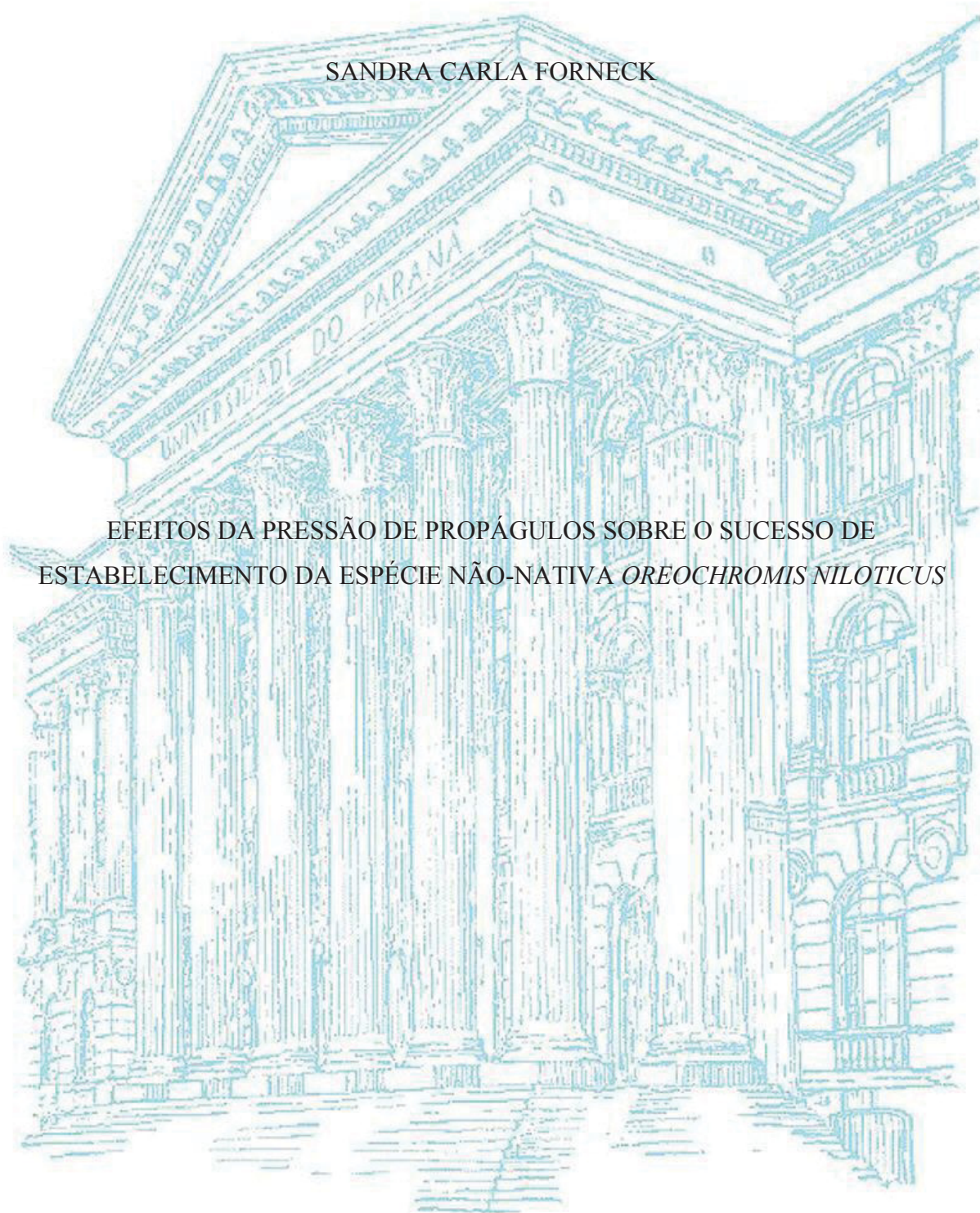


UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

SANDRA CARLA FORNECK

EFEITOS DA PRESSÃO DE PROPÁGULOS SOBRE O SUCESSO DE
ESTABELECIMENTO DA ESPÉCIE NÃO-NATIVA *OREOCHROMIS NILOTICUS*



CURITIBA – PR

2019

SANDRA CARLA FORNECK

EFEITOS DA PRESSÃO DE PROPÁGULOS SOBRE O SUCESSO DE
ESTABELECIMENTO DA ESPÉCIE NÃO-NATIVA *OREOCHROMIS NILOTICUS*

Tese apresentada ao curso de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação, Setor de Ciências Biológicas, da Universidade Federal do Paraná, como requisito parcial à obtenção do título de Doutora em Ecologia e Conservação.

Orientador: Prof. Dr. Jean Ricardo Simões Vitule

Coorientador: Prof. Dr. Almir Manoel Cunico

CURITIBA – PR

2019

Universidade Federal do Paraná. Sistema de Bibliotecas.
Biblioteca de Ciências Biológicas.
(Giana Mara Seniski Silva – CRB/9 1406)

Forneck, Sandra Carla

Efeitos da pressão de propágulos sobre o sucesso de estabelecimento da espécie não-nativa *Oreochromis niloticus*. / Sandra Carla Forneck. – Curitiba, 2019.

115 p.: il.

Orientador: Jean Ricardo Simões Vitule

Coorientador: Almir Manoel Cunico

Tese (doutorado) - Universidade Federal do Paraná, Setor de Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação.

1. Bioinvasão 2. Peixe de água doce I. Título II. Vitule, Jean Ricardo Simões, 1975- III. Cunico, Almir Manoel, 1980- IV. Universidade Federal do Paraná. Setor de Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação.

CDD (22. ed.) 333.9523




MINISTÉRIO DA EDUCAÇÃO
SETOR DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ
PRÓ-REITORIA DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO ECOLOGIA E
CONSERVAÇÃO - 40001016048P6


TERMO DE APROVAÇÃO


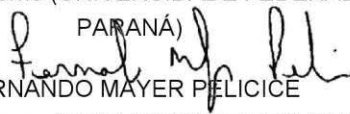
Os membros da Banca Examinadora designada pelo Colegiado do Programa de Pós-Graduação em ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO da Universidade Federal do Paraná foram convocados para realizar a arguição da Tese de Doutorado de **SANDRA CARLA FORNECK**, intitulada: **EFEITOS DA PRESSÃO DE PROPÁGULOS SOBRE O SUCESSO DE ESTABELECIMENTO DA ESPÉCIE NÃO-NATIVA OREOCHROMIS NILOTICUS**, após terem inquirido a aluna e realizado a avaliação do trabalho, são de parecer pela sua APROVAÇÃO no rito de defesa.


A outorga do título de Doutor está sujeita à homologação pelo colegiado, ao atendimento de todas as indicações e correções solicitadas pela banca e ao pleno atendimento das demandas regimentais do Programa de Pós-Graduação.

Curitiba, 14 de Maio de 2019.


JEAN RICARDO SIMÕES VITULE
Presidente da Banca Examinadora


MÁRTIO LUIS ORSI
Avaliador Externo (UNIVERSIDADE ESTADUAL DE
LONDRINA)


ANDRE ANDRIAN PADIAL
Avaliador Interno (UNIVERSIDADE FEDERAL DO
PARANÁ)

FERNANDO MAYER PELICICE
Avaliador Externo (UNIVERSIDADE FEDERAL DO
TOCANTINS)


ANDRE LINCOLN BARROSO DE MAGALHAES
Avaliador Externo (UNIVERSIDADE FEDERAL DE
SÃO JOÃO DEL REI)

*Ao meu pai, Amélio, por sempre me ensinar que o estudo é o
melhor caminho.*

*À minha mãe, Rosânia, por me fazer acreditar que posso ir mais
longe, seja através do seu apoio ou do seu exemplo.*

*Ao meu amor, Fabrício, por ser meu porto seguro e por seu apoio
e incentivo incondicionais.*

Dedico!

Agradecimentos

Este trabalho só foi possível com a ajuda de muitas pessoas que, de alguma forma, contribuíram para o seu planejamento e execução. Sou grata a todos que investiram seu tempo me auxiliando de alguma maneira a percorrer este caminho.

Agradeço a Deus pela saúde e persistência para a construção deste trabalho e pelo amparo nos momentos de dificuldade.

Ao meu orientador, Jean Vitule, pela oportunidade e pelo valioso aprendizado. Ao meu co-orientador, Almir Cunico, pela confiança, apoio e paciência nos momentos de dificuldade e pela oportunidade de trabalhar ao seu lado, sempre dividindo seu conhecimento.

À minha família, Amélio Forneck, Rosânia A. Maltauro, Lair J. Haslinger, Marcos E. Forneck, Vanessa de Bonfim, Adrieli C. Forneck, Alex S. Hungaro e Bernardo Forneck Pereira, pelo apoio e incentivo nesta jornada, pelas conversas, conselhos e também pelo auxílio nas coletas, experimentos, pelos fins de semana e fins de tarde ajudando a solucionar os imprevistos. A vocês todo o meu amor e gratidão.

Ao meu marido, Fabrício M. Dutra, pelo amor e companheirismo incondicionais, sempre ao meu lado, apoiando, incentivando, encontrando as soluções mais impensáveis para tudo e não me deixando desistir nunca. Muito obrigada por essa maravilhosa parceria na vida e na ciência.

Aos amigos e colegas Leonardo B. Ribas, Malu C. Trassi, Natali O. R. Miiller, Gabriela S. Rio, Camila Moura, Thiago Augusto da Silva, Ronaldo O. Gregório, Natalia F. Garcia, Matheus F. Bertini, Arthur M. Costa, Claudia C. Brazão, Rafael Kracizy, Ataize L. Cardoso, Antônio Carlos Muniz Jr., Isaac Brasil, Brenno D. Barbosa e àqueles que eu possa ter esquecido, agradeço pelo auxílio nas coletas, experimentos, biometrias, pelas discussões, científicas ou não, que muito acrescentaram a este trabalho e à minha formação e pelo companheirismo nestes anos. Especialmente à Mariele Pasuch de Camargo, pelo acima mencionado e por estar sempre disposta a ajudar, seja com a estatística, com a ecologia, dividindo as broncas do orientador ou com um ombro amigo.

Ao professor Eduardo Ballester, por ter auxiliado através do empréstimo de estruturas experimentais, equipamentos e materiais e pelas conversas, trocas de conhecimento e momentos de confraternização.

Ao técnico Ademir Heldt, pelo auxílio na realização deste trabalho e por estar sempre pronto a ajudar, independente da hora ou dia da semana.

Aos motoristas da UFPR, pelo auxílio nos trabalhos de campo, especialmente ao Marcos Forneck, o sexto homem da pesca elétrica.

Aos piscicultores José Roberto da Silva, Dorival S. Comarella, Ronei Comarella, Neudi José Pellin e Edmilson Zabotti pela doação das tilápias para os experimentos.

Ao meu avô Alberto L. Maltauro e meu tio Rosângelo A. Maltauro pelo empréstimo do tanque para a manutenção dos peixes para os experimentos.

Ao Programa de Pós-graduação em Ecologia e Conservação, pelo acolhimento juntamente com seus docentes, discentes, técnicos e funcionários.

À Universidade Federal do Paraná, pela estrutura fornecida.

À Capes, pela concessão da bolsa de estudo.

E a todos os funcionários da UFPR-Palotina, pelo auxílio na realização deste trabalho e pelas conversas e trocas de experiência de vida.

Muito obrigada!

“Nossa maior fraqueza está em desistir. O caminho mais certo para ter sucesso é sempre tentar mais uma vez.”

Thomas A. Edison

RESUMO

Invasões biológicas são a segunda maior ameaça à biodiversidade global, constituindo um dos maiores desafios para a conservação dos recursos naturais e o desenvolvimento sustentável. A pressão de propágulos tem sido reconhecida como fundamental determinante do sucesso de invasão de uma espécie não-nativa. Os ecossistemas aquáticos estão sofrendo considerável aumento da pressão de propágulos de espécies não-nativas, principalmente, devido ao crescimento da atividade de aquicultura nas últimas décadas. No âmbito da aquicultura brasileira, a espécie não-nativa *Oreochromis niloticus* (Tilápia-do-Nilo) é a espécie com maior produção e amplamente introduzida nos ambientes aquáticos continentais, sendo associada à diminuição de populações nativas e extinção de espécies. Neste contexto, o objetivo geral desta tese foi avaliar os efeitos da pressão de propágulos sobre o sucesso de estabelecimento de *O. niloticus*. O Capítulo I objetivou avaliar experimentalmente o efeito do tamanho de propágulos (número de indivíduos introduzidos) e número de propágulos (frequência de introdução) sobre atributos ecológicos da espécie que influenciam no sucesso de estabelecimento. Foram realizados dois experimentos em mesocosmos, a fim de investigar o efeito do tamanho e número de propágulos sobre a sobrevivência, crescimento (massa e comprimento padrão final), condição corporal, avaliada pelo Índice escalonado de massa, acúmulo de gordura visceral, estado funcional dos ovários e estágio de maturação gonadal dos indivíduos adultos introduzidos, bem como, sobre a abundância e biomassa da prole F1. O aumento no tamanho dos propágulos exerceu influência negativa no comprimento padrão dos indivíduos, enquanto o fator de condição corporal, calculado pelo Índice escalonado de massa, revelou maior higidez dos indivíduos nos mesocosmos com maior tamanho e número de propágulos. Estes resultados evidenciaram o efeito do tamanho e número de propágulos sobre atributos ecológicos relacionados ao *fitness* de indivíduos da espécie. O Capítulo II objetivou investigar se o aumento da pressão de propágulos da aquicultura, medida como a intensidade de ocupação de bacias hidrográficas pela atividade, impulsiona a introdução e estabelecimento de *O. niloticus*. Foram realizadas amostragens em nove riachos com diferentes intensidades de ocupação aquícola em sua microbacia. Foi detectada a ocorrência de *O. niloticus* em todas as microbacias com presença de pisciculturas, sendo observado em riachos com intensa pressão de propágulos, maior frequência de captura e densidade da espécie, bem como maior higidez dos indivíduos capturados. A predominância de fêmeas e a presença de densidades relativamente altas de indivíduos em estágio reprodutivo e de indivíduos jovens evidenciaram sucesso reprodutivo das populações nos riachos sob intensa pressão de propágulos. Em riachos com pressão moderada, encontramos evidência de sucesso reprodutivo, porém, com baixo recrutamento. Os resultados obtidos nos possibilitam denotar claramente a influência positiva da pressão de propágulos na introdução e no estabelecimento da espécie em ecossistemas naturais. De maneira geral, demonstramos a influência positiva da pressão de propágulos em atributos ecológicos de *O. niloticus* em ambiente experimental e em seu estabelecimento em ecossistemas naturais. Logo, o aumento da pressão de propágulos gerada pela aquicultura, sem a efetivação de práticas adequadas de manejo que evitem escapes, aumenta o risco de estabelecimento e invasão da espécie em ecossistemas naturais.

Palavras-chave: Bioinvasão. Esforço de introdução. Espécie invasora. Naturalização. Peixes de água doce.

ABSTRACT

Biological invasions are the second greatest threat to global biodiversity, being one of the main challenges for the conservation of natural resources and sustainable development. Propagule pressure has been recognized as a fundamental determinant of invasion success. In particular, aquatic ecosystems are undergoing a considerable increase of propagule pressure of non-native species due to the growth of production activities of aquatic organisms in the last decades. In Brazilian aquaculture, the non-native species *Oreochromis niloticus* (Nile tilapia) is the species with the highest production and widely introduced in freshwater ecosystems, associated with reduction of native populations and species extinctions. The general aim of this study was to evaluate the effects of propagule pressure on establishment success of *O. niloticus*. Chapter I aimed to evaluate experimentally the effect of propagule size (number of individuals introduced) and propagule number (frequency of introduction) on ecological attributes of the species that influence its establishment success. Two experiments were carried out in mesocosms in order to investigate the effect of propagule size and number on survival, growth (body mass and standard length), body condition, evaluated by Scaled mass index, visceral fat accumulation, ovarian function status and gonadal maturation stage, both for adults individuals, and their effects on abundance and biomass of F1 generation. The increase in propagule size had negative influence on standard length of the individuals and the body condition factor, calculated by the Scaled mass index, revealed greater body condition of the individuals in mesocosms with larger propagule size and number. These results evidenced the effect of propagules pressure on ecological attributes related to fitness. Chapter II aimed to investigate whether the increase in propagule pressure from aquaculture, measured by the intensity of occupation of a river basin by the activity, promotes the introduction and establishment of *O. niloticus*. Samples were taken at nine streams with different intensities of aquaculture occupation in its micro-watershed. The occurrence of *O. niloticus* was detected in all micro-watersheds with the presence of fish farms, being observed in streams with intense propagule pressure greater probability of capture and density of the species, as well as greater body condition of the captured individuals. The predominance of females and the presence of relatively high densities of individuals in the reproductive stage and young individuals evidenced the reproductive success of the populations in streams under intense propagule pressure. In streams with moderate pressure, we found evidence of reproductive success, however, with low recruitment. The obtained results allow us to clearly denote the positive influence of propagule pressure on species introduction and establishment in natural ecosystems. In general, we demonstrated a positive influence of propagule pressure on the ecological attributes of *O. niloticus* in experimental environment and its establishment in natural ecosystems. Therefore, the increase in propagule pressure from aquaculture, without the implementation of adequate management practices that avoid escapes, increases the risk of establishment and invasion of the species in natural ecosystems.

Keywords: Bioinvasion. Freshwater fish. Introduction effort. Invasive species. Naturalization.

SUMÁRIO

1. PREFÁCIO	10
REFERÊNCIAS	19
CAPÍTULO I: Efeitos do tamanho e número de propágulos sobre atributos ecológicos da espécie não-nativa Tilápia-do-Nilo <i>Oreochromis niloticus</i>: uma abordagem experimental.....	27
Resumo	29
Abstract.....	30
1. Introdução.....	31
2. Métodos	33
2.1. Procedimentos gerais.....	33
2.2. Ensaio experimental de tamanho de propágulos	36
2.3. Ensaio experimental de número de propágulos.....	37
2.4. Análises estatísticas	37
3. Resultados.....	38
3.1. Ensaio experimental de tamanho de propágulos	38
3.2. Ensaio experimental de número de propágulos	41
4. Discussão	43
5. Referências	47
CAPÍTULO II: Pressão de propágulos por escapes de aquicultura impulsiona o estabelecimento de populações não-nativas de <i>Oreochromis niloticus</i>.....	56
Resumo	58
Abstract.....	59
1. Introdução.....	60
2. Métodos	63
2.1. Área de estudo	63
2.2. Estimativa da pressão de propágulos de <i>O. niloticus</i> gerada pela aquicultura.....	65
2.3. Coleta de dados.....	65
2.4. Indicadores de introdução e estabelecimento de <i>O. niloticus</i> nos riachos.....	66
3. Resultados.....	68
4. Discussão	74
5. Referências	80
REFERÊNCIAS	90
ANEXO I – Material Suplementar – Capítulo I.....	106
ANEXO II - Material Suplementar – Capítulo II	112
ANEXO III - FLUXOGRAMA FINAL.....	115

1. PREFÁCIO

Introduções de espécies não-nativas constituem uma das principais ameaças à biodiversidade global, responsáveis pelo declínio e extinção de populações nativas e modificações nos padrões de biodiversidade (McKinney e Lockwood 1999; Villéger et al. 2011). A redução de populações nativas e extinções locais decorrentes da alteração de hábitat, bem como, das pressões de competição e predação, alterações genéticas e disseminação de patógenos e parasitas são alguns dos efeitos negativos decorrentes das introduções de espécies (Daga et al. 2016; Lima-Junior et al. 2018), os quais, embora comuns, muitas vezes passam despercebidos pelo fato de tornarem-se evidentes somente a longo prazo (Strayer et al. 2006; Simberloff 2014).

Estudos indicam que a maioria das espécies introduzidas em novos ambientes não conseguem estabelecer populações sustentáveis e, das que estabelecem, muitas não se tornam invasoras (Williamson 1996; Jeschke e Strayer 2005; Simberloff 2009). Embora não haja um consenso quanto ao conceito de espécie invasora, Simberloff e Rejmánek (2011) definem o termo como “uma espécie não-nativa que se dispersa rapidamente, causando prejuízos ambientais e econômicos”. O processo complexo composto por uma série de estágios até a espécie tornar-se invasora é chamado de invasão biológica (Williamson e Fitter 1996). Blackburn et al. (2011a) propõe quatro estágios fundamentais distintos (*i.e.* transporte, introdução, estabelecimento e dispersão), nos quais, barreiras precisam ser superadas pela espécie não-nativa para completar o processo de invasão. Segundo os autores, estas compreendem barreiras geográficas, mecanismos artificiais de contenção, além de barreiras de sobrevivência, reprodução e dispersão, que estão relacionadas às características da espécie introduzida e a fatores bióticos e abióticos locais, como presença de inimigos e condições climáticas. Se qualquer uma dessas barreiras for eficiente em impedir a chegada da espécie ao

ambiente, sua sobrevivência, reprodução ou dispersão neste novo ecossistema, ocorrerá falha no processo de invasão. Dentre os quatro estágios fundamentais, destacamos a fase de estabelecimento, na qual, após ser liberada no ambiente, a espécie não-nativa precisa sobreviver e se reproduzir, produzindo descendentes viáveis para ser considerada estabelecida (Blackburn et al. 2011a).

A complexidade do processo de invasão torna difícil prever o sucesso de colonização por espécies não-nativas (Von-Holle e Simberloff 2005). Isso tem motivado um crescente esforço para identificar os fatores determinantes do sucesso de invasão, bem como, para tentar prever os resultados de uma introdução (Williamson e Fitter 1996; Simberloff 2009; Blackburn et al. 2015). Por muito tempo, a maior parte da literatura referente a invasões biológicas concentrou-se no estudo das características bióticas e abióticas dos ambientes suscetíveis à invasão e das espécies invasoras (Kolar e Lodge 2001; Lockwood et al. 2005; Gozlan et al. 2010). Entretanto, nas últimas décadas tem-se proposto que a pressão de propágulos seja fundamental na determinação do sucesso de invasões biológicas (*e.g.* Lockwood et al. 2005; Britton e Gozlan 2013; Blackburn et al. 2015). A pressão de propágulos, também denominada “esforço de introdução”, é uma medida composta pelo tamanho de propágulos, *i.e.* o número de indivíduos introduzidos, e pelo número de propágulos, *i.e.* o número de eventos de introdução em um local (Lockwood et al. 2005).

O reconhecimento de que o número de indivíduos introduzidos é crucial para o sucesso de invasão surgiu a partir do conceito de tamanho de população viável mínima em biologia da conservação (Lockwood et al. 2009; Blackburn et al. 2015). Pequenas populações são mais propensas a tornar-se extintas do que populações maiores, pois sucumbem mais facilmente à estocasticidade ambiental, demográfica e genética (Morris e Doak 2002; Ahlroth et al. 2003; Cassey et al. 2014). Assim, no contexto geral, quanto maior o tamanho da população, maior sua chance de persistir no ambiente em longo prazo. No contexto da ecologia de invasões, o sucesso

de colonização de uma população incipiente pode ser impedido pela extinção aleatória antes que um tamanho de população viável seja atingido (Ahlroth et al. 2003). Logo, o aumento no tamanho dos propágulos deve permitir que a população incipiente supere as inevitáveis reduções na sobrevivência e reprodução, causadas pela estocasticidade ambiental, demográfica ou por catástrofes naturais (Simberloff e Rejmánek 2011; Blackburn et al. 2015). Da mesma forma, a repetida introdução de indivíduos em um local atua na facilitação do estabelecimento em longo prazo, visto que a liberação constante de indivíduos pode sustentar uma população no ambiente, mesmo que o estabelecimento da população inicialmente introduzida tenha falhado (Lockwood et al. 2005). A variabilidade genética das populações introduzidas também tende a ser positivamente relacionada à pressão de propágulos, aumentando a probabilidade de que algum dos genótipos introduzidos tenha capacidade de se adaptar ao novo ambiente (Ahlroth et al. 2003; Signorille et al. 2014; Wang et al. 2019). Além disso, populações fundadoras menores são mais suscetíveis a gargalos populacionais, deriva genética e depressão endogâmica, levando à diminuição de sua aptidão média (Blackburn et al. 2015). Finalmente, a distribuição espacial da liberação de propágulos tem efeito sobre a probabilidade de impactos negativos, estabelecimento de populações sustentáveis e sucesso de invasão, visto que indivíduos introduzidos em diferentes locais podem experimentar condições ambientais muito diferentes, aumentando as chances de pelo menos um destes locais possuir condições favoráveis ao estabelecimento de um destes propágulos (Lockwood et al. 2007).

Tendo em vista o vasto conhecimento científico sobre a importância do tamanho da população para sua persistência em um ambiente a longo prazo, parece evidente que o tamanho e número de propágulos são relevantes para o sucesso de invasão (Lockwood et al. 2005; Cassey et al. 2018). No entanto, os primeiros estudos neste sentido falharam em evidenciar a importância da relação entre a pressão de propágulos e o sucesso de invasão (Lockwood et al. 2005). Esta falha se deve, em parte, pela escassez de informações confiáveis sobre a pressão de

propágulos envolvida em introduções históricas e pela dificuldade de medi-la diretamente em experimentos naturais (Cassey et al. 2018). Posteriormente, diversos estudos demonstraram consistentemente o papel da pressão de propágulos no processo de invasão, seja pela localização de dados históricos acerca do tamanho e/ou número de propágulos introduzidos (*e.g.* Blackburn et al. 2011b), pela realização de análises experimentais (*e.g.* Britton e Gozlan 2013) ou pela utilização de *proxies* como medidas substitutas da pressão de propágulos (Cassey et al. 2004). *Proxies* são variáveis que constituem medidas indiretas da pressão de propágulos, assumidas como indicadores relacionados ao número de indivíduos introduzidos ou eventos de introdução (Wonham et al. 2013). Em estudos com peixes, o número de focos de introdução, *i.e.* o número de pisciculturas e a distância destas ao corpo hídrico são exemplos de medidas utilizadas como substitutas para a pressão de propágulos (Consuegra et al. 2011; Westley e Fleming 2011).

Embora a dificuldade de medir a pressão de propágulos seja evidente para diversos grupos taxonômicos, em ambientes aquáticos continentais esse desafio é ainda maior, especialmente pelo fato de as introduções de espécies não-nativas nestes ambientes tratarem-se de introduções não-intencionais ou clandestinas, dificultando a caracterização dos eventos de introdução (Copp et al. 2007; Azevedo-Santos et al. 2015). A dificuldade de evitar escapes e solturas deliberadas tem submetido estes ecossistemas à crescente pressão de propágulos de espécies não-nativas (Dudgeon et al. 2006), colocando em risco a conservação da biodiversidade aquática (Gherardi 2007; Leprieur et al. 2008; Vitule et al. 2012). Estas introduções estão associadas a múltiplos vetores intencionais e não-intencionais, dentre os quais, destacam-se a pesca esportiva, comércio de peixes ornamentais, programas de peixamento e, especialmente, a aquicultura (Keller et al. 2009; Daga et al. 2016; Forneck et al. 2016; Garcia et al. 2018).

A aquicultura está entre os segmentos de produção de alimentos que mais crescem em todo o mundo e tem sido promovida como uma alternativa sustentável para produção de

proteína visando suprir a demanda da crescente população humana mundial, ao mesmo tempo em que diminui a pressão sobre os estoques pesqueiros nativos (FAO 2018). A atividade já representa 47% da proteína animal de origem aquática consumida no mundo, totalizando 80 milhões de toneladas produzidas em 2016, com perspectiva de aumento nos próximos anos (FAO 2018). Por outro lado, a aquicultura tornou-se o principal vetor de introdução de espécies em ecossistemas aquáticos em todo o mundo (Casal 2006). No Brasil, a aquicultura também é a principal atividade contaminadora e dispersora de espécies aquáticas não-nativas (Vitule 2009; Lima et al. 2018; Ortega et al. 2015), visto que as políticas para o desenvolvimento aquícola têm encorajado práticas insustentáveis, negligenciando os potenciais riscos ambientais decorrentes da atividade, visando apenas seu potencial econômico (Pelicice et al. 2017; Lima-Junior et al. 2018). Embora o Brasil abrigue uma ictiofauna megadiversa, grande parte da produção aquícola é fundamentada em pacotes tecnológicos estrangeiros consolidados para poucas espécies oriundas de outros países (Pelicice et al. 2014). Aliada a isto, a rápida expansão da atividade e a falta de manejo adequado contribuem para o aumento da pressão de propágulos de espécies não-nativas pela atividade (Lima et al. 2018). Escapes ou fugas com a água efluente, esvaziamento dos tanques durante o manejo e o seu rompimento ou transbordamento durante períodos de chuvas extremas que provocam grandes enchentes podem resultar em introduções constantes e de grandes proporções (Magalhães et al. 2011; Casimiro et al. 2018). Logo, os desafios envolvendo a prevenção de novas introduções e invasões biológicas são particularmente difíceis nos países emergentes ou em desenvolvimento, visto que a produção de espécies não-nativas pela aquicultura é priorizada como uma alternativa para promover o crescimento econômico e a diminuição da pobreza, ignorando os riscos decorrentes da introdução destas espécies (Lövei et al. 2012; Pelicice et al. 2014).

Dentro desse cenário, destaca-se a introdução da tilápia-do-Nilo (*Oreochromis niloticus* Linnaeus, 1758). Nativa da bacia do rio Nilo e da África Ocidental, é uma das espécies de peixes

de água doce mais difundidas em todo o mundo, introduzida em pelo menos 75 países, principalmente para fins de aquicultura (Froese e Pauly 2019). Suas características favoráveis à produção, como elevada tolerância às oscilações ambientais, ciclo de vida curto, rápido crescimento e maturação gonadal precoce (Beveridge e Baird 2000; Lowe-McConnell 2000; Attayde et al. 2011), tornam a Tilápia-do-Nilo uma espécie com alto potencial de invasividade, apresentando altas taxas de estabelecimento em ecossistemas fora de sua faixa nativa (Courtenay 1997; Diana 2009). Sua introdução é um dos principais exemplos de impactos negativos aos ecossistemas aquáticos decorrentes da aquicultura, visto que a espécie invadiu ecossistemas em diversas regiões do mundo, impactando inúmeras espécies nativas (Canonico et al. 2005; Latini et al. 2016). Em ambientes onde foi introduzida, *O. niloticus* reduziu populações nativas devido à competição por recursos e locais de desova (Attayde et al. 2007), predação de ovos, larvas e pequenos peixes (Arthington et al. 1994), hibridização com espécies nativas (Bradbeer et al. 2019), introdução de patógenos e parasitas (Bittencourt et al. 2014) e alterações na qualidade da água (Canonico et al. 2005; Latini et al. 2016). Apesar de seu alto potencial invasor, atualmente a Tilápia-do-Nilo é a principal espécie produzida pela aquicultura no Brasil, alcançando produção de aproximadamente 220 mil toneladas em 2015, o que corresponde a 45,4% da produção total de peixes de água doce no país (IBGE 2016). Sua predominância no cenário nacional deve-se à disponibilidade de pacotes tecnológicos consolidados e à alta aceitação pelo mercado (Pedroza-Filho et al. 2015).

Embora *O. niloticus* seja uma espécie mundialmente difundida para produção aquícola, os efeitos da pressão de propágulos gerada pelos escapes oriundos da aquicultura em sua introdução e estabelecimento são desconhecidos, o que constitui uma lacuna significativa na compreensão do processo de invasão da espécie. Tal conhecimento tem fundamental importância, visto que o sucesso de estabelecimento de *O. niloticus* ameaça a conservação dos organismos aquáticos (Canonico et al. 2005), especialmente em regiões neotropicais, que

abrigam a maior diversidade de peixes do mundo, com alto grau de endemismo (Gubiani et al. 2018). Além disso, entender a contribuição da aquicultura para o estabelecimento da espécie permite prever quais áreas estão sujeitas a um alto risco de invasão de *O. niloticus*, a fim de focar esforços de conservação e prevenção de introduções, especialmente frente ao cenário atual de expansão da atividade no Brasil. Logo, a presente tese investigou a relação entre a pressão de propágulos da espécie não-nativa *O. niloticus* e sua introdução e estabelecimento em ambiente não-nativo por meio de estudos experimentais em mesocosmos, manipulando tamanho e número de propágulos, além de um experimento natural utilizando aquicultura em escala de microbacias. A tese divide-se em dois capítulos, apresentados em forma de artigo científico. Conseqüentemente, estes capítulos referem-se a um tema em comum, o que pode ter levado à redundância de informações entre os capítulos.

Visto que a pressão de propágulos frequentemente interage com outros fatores, como características do invasor e do habitat invadido (Colautti et al. 2006), testes experimentais são cruciais para o melhor entendimento do papel do tamanho e número de propágulos na determinação do sucesso de estabelecimento, pois permitem controlar fatores externos e examinar os processos adjacentes (Gertzen et al. 2011). Desta forma, o Capítulo I avaliou experimentalmente os efeitos do tamanho e número de propágulos sobre atributos ecológicos de *O. niloticus* que influenciam no estabelecimento. Especificamente, investigamos o efeito do tamanho e da frequência de introdução dos propágulos sobre a sobrevivência, crescimento (massa e comprimento padrão final), condição corporal, acúmulo de gordura visceral ou celômica, estágio funcional dos ovários e estágio de maturação gonadal dos indivíduos adultos introduzidos, bem como, sobre a abundância e biomassa da prole F1. Os experimentos foram realizados em parceria com o Laboratório de Ecologia, Pesca e Ictiologia (LEPI) e com o Laboratório de Carcinicultura (LABCAR), ambos da Universidade Federal do Paraná – Setor

Palotina, no município de Palotina, estado do Paraná. O capítulo foi formatado seguindo as normas do periódico “Biological Invasions”, ao qual será posteriormente submetido.

Após análise dos resultados experimentais, torna-se clara a necessidade de avaliar os efeitos da pressão de propágulos oriunda da aquicultura em populações não-nativas de *O. niloticus* em ambiente natural. Experimentos naturais, avaliando padrões de estabelecimento por meio de um desenho amostral, fornecem oportunidade para uma compreensão mais profunda dos processos que impulsionam o sucesso de invasão (Holway 1998; Woodford et al. 2013). Tendo em vista que o estado do Paraná é um dos principais produtores de *O. niloticus* no Brasil e que a espécie tem sido registrada em corpos hídricos na bacia hidrográfica do Alto Rio Paraná (Britton e Orsi 2012; Forneck et al. 2016; Ribeiro et al. 2018), as regiões Oeste e Noroeste do estado apresentam-se como modelo ideal para avaliar diferentes intensidades de pressão de propágulos oriundas da aquicultura em tanques escavados. Logo, o Capítulo II objetivou avaliar os efeitos da pressão de propágulos sobre a introdução e o estabelecimento de populações não-nativas de *O. niloticus* em riachos neotropicais. Testou-se as hipóteses de que I) o aumento na pressão de propágulos intensifica a introdução de *O. niloticus* no ambiente natural; e II) o aumento na pressão de propágulos impulsiona o estabelecimento de populações não-nativas da espécie. Especificamente, testamos a relação entre o percentual de ocupação de cada bacia hidrográfica pela atividade aquícola – utilizada como um *proxy* para pressão de propágulos – e a frequência de captura da espécie, suas densidades no ambiente, o fator de condição corporal dos indivíduos, a razão sexual das populações, as densidades de indivíduos em estágio reprodutivo e a ocorrência de recrutamento nas populações. O estudo de campo foi realizado em parceria com o Laboratório de Ecologia, Pesca e Ictiologia (LEPI), da Universidade Federal do Paraná – Setor Palotina e compreendeu amostragens nos municípios de Palotina, Terra Roxa, Francisco Alves, Brasilândia do Sul, Assis Chateaubriand e Formosa

do Oeste, nas regiões Oeste e Noroeste do estado do Paraná, Sul do Brasil. O capítulo está formatado para ser posteriormente submetido ao periódico “Ecological Applications”.

REFERÊNCIAS

- Ahlroth, P., L. V. Alatalo, A. Holopainen, T. Kumpulainen & J. Suhonen, 2003. Founder population size and number of source populations enhance colonization success in waterstriders. *Oecologia* 137: 617-620.
- Arthington, A. H., D. R. Blühdorn & M. Kennard, 1994. Food resource partitioning by *Oreochromis mossambicus*, and two native fishes in a sub-tropical Australian impoundment. In Chou, L. M., A. D. Munro, T. J. Lam, T. W. Chen, L. K. K. Cheong, J. K. Ding, K. K. Hooi, H. W. Khoo, V. P. R. Phang, K. F. Shim & C. H. Tan (eds), The third asian fisheries forum. Asian Fisheries Society, Manila: 425-428.
- Attayde, J. L., J. Brasil & R. A. Menescal, 2011. Impacts of introducing Nile tilapia on the fisheries of a tropical reservoir in North-eastern Brazil. *Fisheries Management and Ecology* 18: 437-443.
- Attayde, J. L., N. Okun, J. Brasil, R. Menezes & P. Mesquita, 2007. Impactos da introdução da tilápia do Nilo, *Oreochromis niloticus*, sobre a estrutura trófica dos ecossistemas aquáticos do Bioma Caatinga. *Oecologia Brasiliensis* 11: 450-461.
- Azevedo-Santos, V. M., F. M. Peicice, D. P. Lima-Junior, A. L. B. Magalhães, M. L. Orsi, J. R. S. Vitule & A. A. Agostinho, 2015. How to avoid fish introductions in Brazil: education and information as alternatives. *Natureza & Conservação* 13: 123-132.
- Beveridge, M. C. M. & D. J. Baird, 2000. Diet, feeding and digestive physiology. In Beveridge, M. C. M. & B. J. McAndrew (eds), *Tilapias: Biology and Exploitation*. Kluwer Academic Publishers, the Netherlands: 59-87.
- Bittencourt, L. S., U. R. L. Silva, L. M. A. Silva & M. Tavares-Dias, 2014. Impact of the invasion from Nile tilapia on natives Cichlidae species in tributary of Amazonas River, Brazil. *Biota Amazônia* 3: 88-94.

- Blackburn, T. M., J. L. Lockwood & P. Cassey, 2015. The influence of numbers on invasion success. *Molecular Ecology* 24: 1942-1953.
- Blackburn, T. M., P. Pyšek, S. Bacher, J. T. Carlton, R. P. Duncan, V. Jarosík, J. R. U. Wilson & D. M. Richardson, 2011a. A proposed unified framework for biological invasions. *Trends in Ecology & Evolution* 26: 333-339.
- Blackburn, T. M., T. A. A. Prowse, J. L. Lockwood & P. Cassey, 2011b. Passerine introductions to New Zealand support a positive effect of propagule pressure on establishment success. *Biodiversity and Conservation* 20: 2189-2199.
- Bradbeer, S. J., J. Harrington, H. Watson, A. Warraich, A. Shechonge, A. Smith, R. Tamatamah, B. P. Ngatunga, G. F. Turner & M. J. Genner, 2019. Limited hybridization between introduced and Critically Endangered indigenous tilapia fishes in northern Tanzania. *Hydrobiologia* 832: 257-268.
- Britton, J. R. & M. L. Orsi, 2012. Non-native fish in aquaculture and sport fishing in Brazil: economic benefits versus risks to fish diversity in the upper River Paraná Basin. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 22: 555-565.
- Britton, J. R. & R. E. Gozlan, 2013. How many founders for a biological invasion? Predicting introduction outcomes from propagule pressure. *Ecology* 94: 2558-2566.
- Canonico, G. C., A. Arthington, J. K. McCrary & M. L. Thieme, 2005. The effects of introduced tilapias on native biodiversity. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 15: 463-483.
- Casal, C. M. V., 2006. Global documentation of fish introductions: The growing crisis and recommendations for action. *Biological Invasions* 8: 3-11.
- Casimiro, A. C. R., D. A. Z. Garcia, A. P. Vidotto-Magnoni, J. R. Britton, A. A. Agostinho, F. S. Almeida & M. L. Orsi, 2018. Escapes of non-native fish from flooded aquaculture facilities: the case of Paranapanema River, southern Brazil. *Zoologia* 35: e14638.

- Cassey, P., S. Delean, J. L. Lockwood, J. Sadowski & T. M. Blackburn, 2018. Dissecting the null model for biological invasions: A meta-analysis of the propagule pressure effect. *PLOS Biology* 23: 1-16.
- Cassey, P., T. A. A. Prowse & T. M. Blackburn, 2014. A population model for predicting the successful establishment of introduced bird species. *Oecologia* 175: 417-428.
- Cassey, P., T. M. Blackburn, D. Sol, R. P. Duncan & J. L. Lockwood, 2004. Global patterns of introduction effort and establishment success in birds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 271: S405-S408.
- Colautti, R. I., I. A. Grigorovich & H. J. MacIsaac, 2006. Propagule pressure: a null model for biological invasions. *Biological Invasions* 8: 1023-1037.
- Consuegra, S., N. Phillips, G. Gajardo & C. G. Leaniz, 2011. Winning the invasion roulette: escapes from fish farms increase admixture and facilitate establishment of non-native rainbow trout. *Evolutionary Applications* 4: 660-671.
- Copp, G. H., M. Templeton & R. E. Gozlan, 2007. Propagule pressure and the invasion risks of non-native freshwater fishes: a case study in England. *Journal of Fish Biology* 71: 148-159.
- Courtenay, W. R., 1997. Tilapias as non-indigenous species in the Americas: environmental, regulatory and legal issues. In Costa-Pierce, B. A. & J. E. Rakocy (eds), *Tilapia Aquaculture in the Americas*. World Aquaculture Society, Baton Rouge: 18-33.
- Daga, V. S., T. Debona, V. Abilhoa, E. A. Gubiani & J. R. S. Vitule, 2016. Non-native fish invasions of a Neotropical ecoregion with high endemism: a review of the Iguaçú River. *Aquatic Invasions* 11: 209-223.
- Diana, J. S., 2009. Aquaculture production and biodiversity conservation. *BioScience* 59: 27-38.

- Dudgeon, D., A. H. Arthington, M. O. Gessner, Z. Kawabata, D. J. Knowler, C. Lévêque, R. J. Naiman, A. H. Prieur-Richard, D. Soto, M. L. Stiassny & C. A. Sullivan, 2006. Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. *Biological Reviews* 81: 163-182.
- FAO, 2018. The state of world fisheries and aquaculture: Meeting the sustainable development goals. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome.
- Forneck, S. C., F. M. Dutra, C. E. Zacarkim & A. M. Cunico, 2016. Invasion risks by non-native freshwater fishes due to aquaculture activity in a Neotropical stream. *Hydrobiologia* 773: 193-205.
- Froese, R. & D. Pauly, 2019. FishBase. World wide web electronic publication. <http://www.fishbase.org>. Acessado em 20 de março de 2019.
- Garcia, D. A. Z., J. R. Britton, A. P. Vidoto-Magnani & M. L. Orsi, 2018. Introductions of non-native fishes into a heavily modified river: rates, patterns and management issues in the Paranapanema River (Upper Parana' ecoregion, Brazil). *Biological Invasions* 20: 1229-1241.
- Gertzen, E. L., B. Leung & N. D. Yan, 2011. Propagule pressure, Allee effects and the probability of establishment of an invasive species (*Bythotrephes longimanus*). *Ecosphere* 2: 1-17.
- Gherardi, F., 2007. Biological invasions in inland waters: An overview. In Gherardi, F. (ed) *Biological Invaders in Inland Waters: Profiles, Distribution, and Threats*. Springer, New York: 3-25.
- Gozlan, R. E., J. R. Britton, I. G. Cowx & G. H. Copp, 2010. Current understanding on non-native freshwater fish introductions. *Journal of Fish Biology* 76: 751-786.
- Gubiani, E. A., R. Ruaro, V. R. Ribeiro, A. C. A. Eichelberger, R. F. Bogoni, A. D. Lira, D. Cavalli, P. A. Piana & W. J. Graça, 2018. Non-native fish species in Neotropical

- freshwaters: how did they arrive, and where did they come from? *Hydrobiologia* 817: 57-69.
- Holway, D. A., 1998. Factors governing rate of invasion: a natural experiment using Argentine ants. *Oecologia* 115: 206-212.
- IBGE – Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, 2017. Produção da Pecuária Municipal 2016. IBGE, Rio de Janeiro.
- Keller, R. P., P. S. E. Z. Ermgassen & D. C. Aldridge, 2009. Vectors and Timing of Freshwater Invasions in Great Britain. *Conservation Biology* 6: 1526-1534.
- Kolar, C. S. & D. M. Lodge, 2001. Progress in invasion biology: predicting invaders. *Trends in Ecology & Evolution* 16: 199-204.
- Latini, A. O., L. T. Oporto, D. P. Lima-Junior, D. C. Resende & R. O. Latini, 2016. Peixes. In Latini, A. O., D. C. Resende, V. B. Pombo & L. Coradin, (org), *Espécies exóticas invasoras de águas continentais no Brasil*. MMA, Brasília: 295-581.
- Leprieur, F., O. Beauchard, S. Blanchet, T. Oberdorff & S. Brosse, 2008. Fish invasions in the world's river systems: When natural processes are blurred by human activities. *PLOS Biology* 6: 404-410.
- Lima, L. B., F. J. M. Oliveira, H. C. Giacomini & D. P. Lima-Junior, 2018. Expansion of aquaculture parks and the increasing risk of non-native species invasions in Brazil. *Reviews in Aquaculture* 10: 111-122.
- Lima-Junior, D. P., A. L. B. Magalhães, F. M. Pelicice, J. R. S. Vitule, V. M. Azevedo-Santos, M. L. Orsi, D. Simberloff & A. A. Agostinho, 2018. Aquaculture expansion in Brazilian freshwaters against the Aichi Biodiversity Targets. *Ambio* 47: 427-440.
- Lockwood J. L., M. F. Hoopes & M. P. Marchetti, 2007. *Invasion Ecology*. Blackwell, Malden.

- Lockwood J. L., P. Cassey & T. M. Blackburn, 2009. The more you introduce the more you get: the role of colonization and propagule pressure in invasion ecology. *Diversity and Distributions* 15: 904-910.
- Lockwood, J. L., P. Cassey & T. Blackburn, 2005. The role of propagule pressure in explaining species invasions. *Trends in Ecology and Evolution* 20: 223-228.
- Lövei, G. L., T. M. Lewinsohn & the Biological Invasions in Megadiverse Regions Network, 2012. Megadiverse developing countries face huge risks from invasives. *Trends in Ecology & Evolution* 27: 2-3.
- Lowe-McConnell, R. H., 2000. The roles of tilapias in ecosystems. In Beveridge, M. C. M. & B. J. McAndrew (eds), *Tilapias: Biology and Exploitation*. Kluwer Academic Publishers, the Netherlands: 129-162.
- Magalhães, A. L. B., L. Casatti & J. R. S. Vitule, 2011. Alterações no Código Florestal Brasileiro Favorecerão Espécies Não-nativas de Peixes de Água Doce. *Natureza e Conservação* 9: 121-124.
- McKinney, M. L. & J. L. Lockwood, 1999. Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends in ecology & evolution*, 14: 450-453.
- Morris, W. F. & D. F. Doak, 2002. *Quantitative Conservation Biology: The Theory and Practice of Population Viability Analysis*. Sinauer Associates Inc., Sunderland.
- Ortega, J. C. G., H. F. Júlio-Jr., L. C. Gomes & A. A. Agostinho, 2015. Fish farming as the main driver of fish introductions in Neotropical reservoirs. *Hydrobiologia* 746: 147-158.
- Pedroza-Filho, M. X., R. M. Valadão-Flores, A. O. Rodrigues & F. P. Rezende, 2015. Análise comparativa de resultados econômicos dos polos piscicultores no segundo trimestre de 2015. EMBRAPA Pesca e Aquicultura, Palmas.

- Pelicice, F. M., J. R. S. Vitule, D. P. Lima Junior, M. L. Orsi & A. A. Agostinho, 2014. A serious new threat to Brazilian freshwater ecosystems: the naturalization of nonnative fish by decree. *Conservation Letters* 7: 55-60.
- Pelicice, F. M., V. M. Azevedo-Santos, J. R. S. Vitule, M. L. Orsi, D. P. Lima-Junior, A. L. B. Magalhães, P. S. Pompeu, M. Petrere-Jr. & A. A. Agostinho, 2017. Neotropical freshwater fishes imperilled by unsustainable policies. *Fish and Fisheries* 18: 1119-1133.
- Ribeiro, V. R., E. A. Gubiani & A. M. Cunico, 2018. Occurrence of non-native fish species in a neotropical river under the influence of aquaculture activities. *Boletim do Instituto de Pesca* 44: 80-90.
- Rius, M. & J. A. Darling, 2014. How important is intraspecific genetic admixture to the success of colonising populations? *Trends in Ecology and Evolution* 29: 233-242.
- Signorile, A. L., J. Wang, P. W. W. Lurz, S. Bertolino, C. Carbone & D. C. Reuman, 2014. Do founder size, genetic diversity and structure influence rates of expansion of North American grey squirrels in Europe? *Diversity and Distributions* 20: 918-930.
- Simberloff, D., 2009. The Role of Propagule Pressure in Biological Invasions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 40: 81-102.
- Simberloff, D. & M. Rejmánek, 2011. *Encyclopedia of Biological Invasions*. University of California Press, London.
- Simberloff, D., 2014. Biological invasions: What's worth fighting and what can be won? *Ecological Engineering* 65: 112-121.
- Strayer, D. L., V. T. Eviner, J. M. Jeschke & M. L. Pace, 2006. Understanding the long-term effects of species invasions. *Trends in Ecology and Evolution* 21: 645-651.

- Villéger, S., S. Blancheta, O. Beauchardd, T. Oberdorffe & S. Brosse, 2011. Homogenization patterns of the world's freshwater fish faunas. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108: 18003-18008.
- Vitule J. R. S., F. Skóra & V. Abilhoa, 2012. Homogenization of freshwater fish faunas after the elimination of a natural barrier by a dam in Neotropics. *Diversity and Distributions* 18: 111-120.
- Vitule, J. R. S., 2009. Introduction of fishes in Brazilian continental ecosystems: review, comments and suggestions for actions against the almost invisible enemy. *Neotropical Biology and Conservation* 4: 111-122.
- Von-Holle, B. & D. Simberloff, 2005. Ecological resistance to biological invasion overwhelmed by propagule pressure. *Ecology* 12: 3212-3218.
- Wang, S., C. Liu, J. Wu, C. Xu, J. Zhang, C. Bai, X. Gao, X. Liu, X. Li, W. Zhu & Y. Li, 2019. Propagule pressure and hunting pressure jointly determine genetic evolution in insular populations of a global frog invader. *Scientific Reports* 9:448.
- Westley, P. A. H. & I. A. Fleming, 2011. Landscape factors that shape a slow and persistent aquatic invasion: brown trout in Newfoundland 1883 - 2010. *Diversity and Distributions* 17: 566-579.
- Williamson, M. & A. Fitter, 1996. The varying success of invaders. *Ecology* 77: 1661-1666.
- Wonham, M. J., J. E. Byers, E. D. Grosholz & B. Leung, 2013. Modeling the relationship between propagule pressure and invasion risk to inform policy and management. *Ecological Applications* 23: 1691-706.
- Woodford, D. J., C. Hui, D. M. Richardson & O. L. F. Weyl, 2013. Propagule pressure drives establishment of introduced freshwater fish: quantitative evidence from an irrigation network. *Ecological Application* 23: 1926-1937.

CAPÍTULO I:

Efeitos do tamanho e número de propágulos sobre atributos ecológicos da espécie não-nativa Tilápia-do-Nilo *Oreochromis niloticus*: uma abordagem experimental

Efeitos da pressão de propágulos sobre atributos ecológicos da espécie não-nativa

Tilápia-do-Nilo *Oreochromis niloticus*: uma abordagem experimental *

Sandra Carla Forneck^{1,3,4**}, Fabrício Martins Dutra^{2,4}, Almir Manoel Cunico^{2,4}, Jean Ricardo Simões Vitule^{1,3}

¹Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação, Setor de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, Paraná, Brasil.

²Programa de Pós-Graduação em Aquicultura e Desenvolvimento Sustentável, Setor Palotina, Universidade Federal do Paraná, Palotina, Paraná, Brasil.

³Laboratório de Ecologia e Conservação, Departamento de Engenharia Ambiental, Setor de Tecnologia, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, Paraná, Brasil.

⁴Laboratório de Ecologia, Pesca e Ictiologia, Setor Palotina, Universidade Federal do Paraná, Palotina, Paraná, Brasil.

**Corresponding author

E-mail: sandraforneck@gmail.com

* Capítulo elaborado para submissão à revista *Biological Invasions* e formatado conforme suas normas.

Resumo

A pressão de propágulos é um consistente determinante do sucesso de invasão de espécies não-nativas e a aquicultura destaca-se como principal vetor de introdução e fonte de propágulos destas espécies em ecossistemas aquáticos continentais. *Oreochromis niloticus*, espécie amplamente utilizada pela aquicultura, tem alto potencial invasor e causa severos impactos sobre a biodiversidade aquática. Logo, o objetivo do presente capítulo foi avaliar experimentalmente o efeito do tamanho de propágulos (número de indivíduos introduzidos) e do número de propágulos (frequência de introdução) sobre atributos ecológicos da espécie que influenciam no seu sucesso de estabelecimento. Dois experimentos individualizados foram conduzidos em mesocosmos, manipulando o tamanho e o número de propágulos. Especificamente, investigamos o efeito do tamanho e número de propágulos sobre a sobrevivência, crescimento (massa e comprimento padrão final), condição corporal, avaliada pelo Índice escalonado de massa, acúmulo de gordura visceral, estado funcional dos ovários e estágio de maturação gonadal dos indivíduos adultos introduzidos, bem como, sobre a abundância e biomassa da prole F1. O aumento no tamanho de propágulos reduziu o comprimento padrão dos indivíduos, com variação de 20,4 cm a 18,9 cm, no menor e maior tamanho de propágulos, respectivamente. O Índice escalonado de massa revelou aumento da hígidez dos indivíduos com o aumento do tamanho de propágulos, com valores variando de 241 à 257. O Índice de gordura visceral tendeu a aumentar com o tamanho de propágulos (0,77 à 1,08). A hígidez dos indivíduos também foi influenciada pelo número de propágulos, com valores de Índice escalonado de massa de 287 e 296 nos tratamentos com menor e maior frequência de introdução, respectivamente. Nossos resultados evidenciam o efeito do tamanho e número de propágulos sobre atributos ecológicos relacionados ao *fitness* dos indivíduos de *O. niloticus*, indicando que o aumento na pressão de propágulos gerada pela aquicultura aumenta o risco de estabelecimento e invasão da espécie em ecossistemas naturais.

Palavras-chave: Bioinvasão; esforço de introdução; espécie exótica; índice de condição; Tilápia-do-Nilo.

Effects of propagule pressure on ecological attributes of nonnative species Tilápia-do-Nilo *Oreochromis niloticus*: an experimental approach

Abstract

Propagule pressure is a consistent determinant of non-native species invasion and aquaculture is main vector of introduction and source of propagules of these species in aquatic inland ecosystems. *Oreochromis niloticus* is a species widely used for aquaculture and has high invasive potential, causing severe impacts on aquatic biodiversity. Thus, this chapter aimed to evaluate experimentally the effect of propagule size (number of individuals introduced) and propagule number (frequency of introduction) on ecological attributes of *O. niloticus*. Two individualized experiments were conducted in mesocosms, manipulating propagule size and propagule number. Specifically, we investigated the effects of propagule size and number on survival, growth (body mass and standard length), body condition, assessed by Scaled mass index, visceral fat accumulation, ovarian function status and gonadal maturation stage, both for adults individuals, and their effects on abundance and biomass of F1 generation. The increase in the propagule size reduced the standard length of the individuals, with variation from 20.4 cm to 18.9 cm, in the smaller and larger propagule size, respectively. Scaled mass index revealed increased individuals' health with the increase of the propagule size, with values varying from 241 to 257. Visceral fat index tended to increase with the propagule size (0.77 to 1.08). The increase in propagule number influenced the individuals' health, with Scaled mass index of 287 and 296 in treatments with lower and higher frequency of introduction, respectively. Our results evidence the effect of propagule size and number on ecological attributes related to fitness of *O. niloticus* individuals, indicating that the increase in propagule pressure from aquaculture increases the risk of establishment and invasion of the species in natural ecosystems.

Keywords: Bioinvasion. Condition index. Exotic species. Introduction effort. Nile tilapia.

1. Introdução

Introduções de espécies de peixes não-nativos constituem uma das principais ameaças aos ambientes aquáticos continentais (Dudgeon et al. 2006), em decorrência de efeitos negativos como alterações na qualidade do hábitat e na ciclagem de nutrientes, hibridização com espécies nativas, introgressão genética, competição, predação e introdução de patógenos e parasitas (Canónico et al. 2005; Vitule et al. 2009; Ellender e Weyl 2014; Esmaili et al. 2015). Estes efeitos resultam em perda de biodiversidade e colocam em risco a conservação de organismos aquáticos (Gherardi 2007; Vitule et al. 2012; Ruaro et al. 2018). Diversas atividades antrópicas estão associadas a introduções intencionais e não-intencionais destas espécies, dentre as quais, a aquicultura destaca-se como o principal vetor (Keller et al. 2009; Daga et al. 2016). Embora a aquicultura seja um eficiente meio de produção de proteína para consumo humano e geração de renda, sua contínua expansão tem levado à introdução e estabelecimento de espécies não-nativas em ecossistemas aquáticos continentais devido ao escape de instalações aquícolas e liberações intencionais (Azevedo-Santos et al. 2011; Forneck et al. 2016; Ortega et al. 2015).

Dentre as inúmeras espécies de peixes introduzidas para aquicultura, a Tilápia-do-Nilo (*Oreochromis niloticus* L.), ciclídeo nativo da bacia do rio Nilo e da África Ocidental (Froese e Pauly 2019), destaca-se como a quarta espécie mais produzida no mundo em 2016, alcançando produção de 4,2 milhões de toneladas (FAO 2018). Suas características favoráveis à produção, como ampla tolerância ambiental, rápido crescimento, maturação precoce, tempo de geração curto, alta frequência de desovas e cuidado parental, também estão associadas ao seu alto potencial de invasividade (Beveridge e Baird, 2000; Lowe-McConnell, 2000; Britton e Orsi 2012). Além disso, a espécie tem demonstrado rápida adaptação a condições ambientais aparentemente desfavoráveis à sua persistência em ecossistemas não-nativos (Schofield et al. 2011; Gutierrez et al. 2013). Logo, uma vez que escapam dos sistemas produtivos, seu

estabelecimento e dispersão são especialmente difíceis de prever (Lowe et al. 2012). Atualmente, a espécie foi introduzida em pelo menos 75 países (Froese e Pauly 2019) e tem colonizado com sucesso diversas regiões em todo o mundo, com ocorrência associada ao declínio de populações nativas (Canónico et al. 2005; Attayde et al. 2011; Gu et al. 2015). A constante expansão na produção desta espécie tem contribuído para o aumento da pressão de propágulos nos ecossistemas aquáticos (Orsi e Agostinho, 1999; Sepúlveda et al. 2013; Lima-Junior et al. 2018).

A pressão de propágulos, que incorpora estimativas do número absoluto de indivíduos liberados em um único evento de introdução, (tamanho de propágulos) e o número desses eventos (número de propágulos), tem sido considerada o principal determinante do sucesso de estabelecimento e invasão por espécies não-nativas (Lockwood et al. 2009; Blackburn et al. 2013; Ketola e Lindstrom 2017). Estocasticidade ambiental ou demográfica, catástrofes naturais ou efeitos genéticos podem levar à extinção de populações incipientes antes que essas consigam atingir um tamanho populacional viável ao estabelecimento (Ahlroth et al. 2003; Simberloff e Rejmánek 2011; Blackburn et al. 2015). Logo, o aumento no número e/ou frequência de indivíduos introduzidos em um local aumenta a probabilidade de que a população incipiente supere as limitações associadas aos pequenos tamanhos populacionais e consiga estabelecer uma população sustentável no ambiente não-nativo (Lockwood et al. 2005). Neste contexto, a aquicultura tem importante papel na superação das barreiras encontradas por uma espécie para completar o processo de invasão, já que falhas nos mecanismos de contenção de escape podem permitir a constante liberação de indivíduos não-nativos para o ambiente (Azevedo-Santos et al. 2011; Lima-Junior et al. 2018). Além disso, a distribuição espacial das pisciculturas pode exercer efeito sobre o sucesso de estabelecimento, em virtude de indivíduos introduzidos em diferentes locais estarem sujeitos a condições ambientais distintas, aumentando

as chances de algum destes propágulos ser liberado em um ambiente favorável ao estabelecimento (Lockwood et al. 2007).

Embora a pressão de propágulos tenha se tornado um dos mais proeminentes tópicos em ecologia de invasão, com seu efeito demonstrado em uma variedade de grupos taxonômicos (Von Holle e Simberloff 2005; Simberloff 2009; Blackburn et al. 2013; Woodford et al. 2013; Ketola e Lindstrom 2017), poucos estudos têm testado experimentalmente os efeitos do tamanho e número de propágulos sobre o estabelecimento de espécies aquáticas (Gertzen et al. 2011; Britton e Gozlan 2013). Visto que a pressão de propágulos frequentemente interage com outros fatores, como características do invasor e do hábitat invadido (Colautti et al. 2006), estudos experimentais podem contribuir para o melhor entendimento do papel do tamanho e número de propágulos na determinação do sucesso de estabelecimento, uma vez que permitem controlar fatores externos e examinar os processos adjacentes (Gertzen et al. 2011).

Neste contexto, o objetivo do presente estudo foi avaliar experimentalmente os efeitos da pressão de propágulos em atributos ecológicos da espécie não-nativa *O. niloticus* que influenciam no seu estabelecimento. Nós hipotetizamos que o aumento do tamanho e número de propágulos exercem efeito em atributos ecológicos da espécie. Especificamente, investigamos o efeito do tamanho e número de propágulos sobre a sobrevivência, crescimento (massa e comprimento padrão final), condição corporal, acúmulo de gordura visceral, estado funcional dos ovários e estágio de maturação gonadal dos indivíduos adultos introduzidos, bem como, sobre a abundância e biomassa da prole F1.

2. Métodos

2.1. Procedimentos gerais

Foram conduzidos dois bioensaios experimentais na Universidade Federal do Paraná, Setor Palotina, Paraná, Brasil, utilizando mesocosmos experimentais de polipropileno com capacidade para 310 litros, em sistema fechado de recirculação, com aeração forçada. Os fundos das unidades foram preenchidos com 15 cm de sedimento argiloso a fim de fornecer substrato para a confecção de ninhos para reprodução.

Para cada bioensaio, um lote de indivíduos adultos de Tilápia-do-Nilo, oriundo de piscicultura comercial do município de Palotina, Paraná, Brasil, foi transferido para o local do experimento e mantido em tanque para aclimatação, com alimentação fornecida duas vezes ao dia a 2% da biomassa dos peixes (ração comercial Anhambi[®] 28% de proteína bruta). Após uma semana, 60 indivíduos foram aleatoriamente selecionados e submetidos à biometria, registrando-se massa e comprimento padrão. Todos os indivíduos foram submetidos ao procedimento de sexagem mediante observação da papila urogenital corada com azul de metileno e as fêmeas foram marcadas com *Carling tags* a fim de facilitar a diferenciação sexual durante a realização dos experimentos. Após a sexagem, os indivíduos foram aleatoriamente alocados nos mesocosmos na proporção de quatro machos para cada fêmea (4:1). As tilápias comumente estocadas nas pisciculturas são submetidas à inversão sexual, com proporções de machos variando de 80 a 99%, o que resulta na introdução de individualmente sexualmente invertidos no ambiente (Lundstedt et al. 1997; Neumann et al. 2009). Logo, consideramos a menor taxa de inversão para determinar a proporção sexual utilizada nos experimentos.

A alimentação foi fornecida duas vezes ao dia a 2% da biomassa dos peixes (ração comercial Anhambi[®] 28% de proteína bruta). As variáveis de qualidade de água – temperatura, oxigênio e pH – foram monitoradas diariamente e as concentrações de amônia e nitrito a cada 15 dias, permitindo assim determinar se as condições experimentais mantiveram-se apropriadas à biologia da espécie ao longo do experimento. O nitrato não foi avaliado devido à sua baixa

toxicidade, causando efeito somente em sistemas intensivos de produção, devido à sua bioacumulação (Vastos et al. 2010).

Ao final dos experimentos, todos os peixes foram anestesiados em solução de eugenol (100 mg.L⁻¹), sacrificados e submetidos à biometria e evisceração. Os indivíduos foram contabilizados para determinar a sobrevivência. Para cada indivíduo adulto, foram registradas as seguintes informações: massa, comprimento padrão, massa da gordura visceral, sexo, massa das gônadas e estágio de maturação gonadal, avaliado com o auxílio de lupas e classificado como não-reprodutivo ou reprodutivo. Foram considerados não-reprodutivos os exemplares com gônadas em estágio imaturo, em desenvolvimento (testículos e ovários em estágio de maturação), e em regeneração (gônadas sexualmente maduras, sem atividade reprodutiva). Os exemplares com gônadas em estágio maduro (aptas à reprodução) e em regressão (cessando a desova) foram classificados como reprodutivos. A classificação das gônadas foi realizada pela observação de seus aspectos macroscópicos, como volume, tamanho em relação à cavidade celomática, coloração, grau de turgidez, irrigação periférica e presença ou ausência de sêmen ou ovócitos, adaptada de Brown-Peterson et al. (2011) (para detalhes dos procedimentos gerais, ver Material Suplementar Apêndice 1).

O fator de condição corporal dos indivíduos foi calculado através do Índice Escalonado de Massa (IEM), desenvolvido por Peig e Green (2009):

$$\widehat{M}_i = M_i \left[\frac{L_0}{L_i} \right]^{b_{SMA}}$$

onde \widehat{M}_i é a massa estimada de cada indivíduo pelo IEM; M_i e L_i compreendem a massa do corpo e o comprimento padrão, respectivamente; L_0 é o valor aritmético médio de L_i ; O expoente escalar b_{SMA} foi calculado indiretamente como: $b_{SMA} = \frac{b_{OLS}}{r}$, em que: b_{OLS} é a

inclinação da regressão linear entre o logaritmo de M_i e de L_i ; r é o coeficiente de correlação de Pearson obtido da mesma relação.

O efeito sobre o acúmulo de gordura na cavidade abdominal dos indivíduos foi avaliado por meio do Índice de gordura visceral ou celômica (IGV):

$$IGV = W_g/W_t \times 100$$

Onde IGV corresponde ao índice de gordura visceral estimado para cada indivíduo; W_g é a massa da gordura visceral; e W_t corresponde à massa do corpo.

Para avaliar o efeito sobre o estado funcional dos ovários foi calculada a Relação gonadossomática (RGS), conforme Vazzoler (1996):

$$RGS = \frac{W_o}{W_c} \times 100$$

onde W_o é a massa dos ovários e W_c ($W_c = W_t - W_o$; W_t = massa total) é a massa do corpo.

A prole foi contabilizada considerando ovos, embriões, larvas e juvenis, os quais foram pesados para determinar a biomassa total. O delineamento experimental consistiu de dois ensaios individuais randomizados.

2.2. Ensaio experimental de tamanho de propágulos

A fim de avaliar o efeito do tamanho de propágulos sobre os atributos ecológicos da Tilápia-do-Nilo, foram utilizados tratamentos com três diferentes densidades (5, 10 ou 20 indivíduos), as quais foram determinadas em função do tamanho mínimo de propágulo

necessário para permitir que pelo menos uma fêmea fosse introduzida, considerando a taxa de inversão sexual. Aos demais tratamentos, foi aplicado um fator de multiplicação (o dobro da densidade anterior) (Material Suplementar Apêndice 2 Figura A8). O experimento foi conduzido no período de novembro de 2016 a fevereiro de 2017, durante 93 dias, utilizando indivíduos adultos ($15,5 \pm 1,8$ cm CP; $131,49 \pm 40,35$ g; média \pm DP), com quatro réplicas cada tratamento.

2.3. Ensaio experimental de número de propágulos

O experimento avaliando o efeito do número de propágulos nos atributos ecológicos da Tilápia-do-Nilo manipulou a frequência de introdução dos propágulos nos mesocoscos, consistindo de dois tratamentos: (i) mesocosmos com introdução de um propágulo de 10 indivíduos no início do experimento e (ii) mesocosmos com introdução de dois propágulos, sendo uma introdução de cinco indivíduos no início do experimento e uma introdução de cinco indivíduos após 23 dias, com um total de 10 peixes introduzidos em ambos os tratamentos ao final do período experimental (Material Suplementar Apêndice 2 Figura A9). O experimento teve duração de 46 dias, no período de dezembro de 2018 à janeiro de 2019, utilizando indivíduos adultos ($18,9 \pm 1,8$ cm; $259,11 \pm 73,0$ g; média \pm DP).

2.4. Análises estatísticas

Diferenças nas variáveis de qualidade de água entre os tratamentos avaliando o efeito do tamanho do propágulo foram testadas por Análise de Variância Unifatorial (*One-way* ANOVA). Para testar a hipótese de que o aumento no tamanho de propágulos exerce influência positiva nos atributos ecológicos de *O. niloticus*, os dados de sobrevivência, massa,

comprimento padrão, IEM, IGV e RGS dos indivíduos adultos introduzidos no início do experimento foram agrupados por tratamento e testados por *One-way* ANOVA, após serem verificados os pressupostos de normalidade e homocedasticidade, com posterior teste de Tukey. Os dados de IGV foram transformados ($\log x+1$) a fim de atender aos pressupostos. As frequências de estádios reprodutivos dos indivíduos adultos foram comparadas entre os tratamentos por meio de teste de Qui-quadrado. Diferenças na abundância e biomassa da prole F1 também foram avaliadas por *One-way* ANOVA, com posterior teste de Tukey.

Para o experimento avaliando o efeito do número de propágulos, diferenças nas variáveis de qualidade de água entre os tratamentos foram testadas por teste *t* de Student. A fim de testar a hipótese de que o aumento na frequência de introdução de propágulos exerce influência positiva nos atributos ecológicos da espécie, os dados de sobrevivência, massa, comprimento padrão, IEM e RGS dos adultos introduzidos foram agrupados por tratamento e as diferenças testadas por teste *t* de Student, após serem verificados os pressupostos de normalidade e homocedasticidade. As frequências de estádios reprodutivos dos indivíduos adultos foram comparadas entre os tratamentos por meio de teste de Qui-quadrado e as diferenças na abundância e biomassa da prole F1 foram testadas por teste *t* de Student. Todas as análises testaram significância estatística para alfa 5%.

3. Resultados

3.1. Ensaio experimental de tamanho de propágulos

Durante o período experimental, os valores de qualidade de água se mantiveram adequados à biologia da espécie e não diferiram entre os tratamentos ($P > 0,05$; Tabela 1).

Tabela 1. Valores médios das variáveis de qualidade de água (\pm DP) nos diferentes tamanhos de propágulos de *O. niloticus*.

Variáveis	Tamanho de propágulos			Valores recomendados*
	5	10	20	
Temperatura (°C)	25,03 \pm 1,60	24,99 \pm 1,51	24,97 \pm 1,52	20 – 30
Oxigênio (mg.L ⁻¹)	4,34 \pm 1,21	4,57 \pm 1,11	3,68 \pm 1,52	> 4
Ph	7,44 \pm 0,37	7,45 \pm 0,30	7,44 \pm 0,30	6 – 8,5
Amônia Total (mg.L ⁻¹)	0,562 \pm 0,315	0,750 \pm 0,289	1,00 \pm 0,408	< 2
Nitrito (mg.L ⁻¹)	0,502 \pm 0,204	0,712 \pm 0,204	0,875 \pm 0,144	< 1

* Valores recomendados por Hussain (2004) e El-sayed (2006) em sistemas de produção de *O. niloticus*.

Os valores de sobrevivência foram semelhantes entre os tratamentos (Tabela 2). Os tamanhos de propágulos não influenciaram a massa dos indivíduos ($F = 1,181$; $P = 0,31$), mas exerceram influência sobre o comprimento padrão ($F = 4,075$; $P = 0,02$) e a higidez, avaliada pelo IEM ($F = 3,422$; $P = 0,04$). O teste *a posteriori* revelou diferenças entre os valores de comprimento padrão e IEM dos tratamentos contendo 5 e 20 indivíduos, isto é, entre o menor e o maior tamanho de propágulo (Figura 1). Não houve diferença estatística nos valores de IGV, no entanto, foi observada tendência de aumento nesta variável com o aumento do tamanho de propágulos (Tabela 2). Os tamanhos de propágulos não tiveram efeito sobre os valores de RGS dos indivíduos (Tabela 2) e as frequências de estádios reprodutivos foram semelhantes entre os tratamentos ($\chi^2 = 0,228$; GL = 2; $P = 0,892$). Embora tenha havido variação na abundância e biomassa da prole F1, o efeito do tamanho de propágulos não foi significativo (Tabela 2).

Tabela 2. Valores médios (\pm DP) de sobrevivência (%), Índice de Gordura Visceral (IGV), Relação Gonadossomática (RGS), abundância e biomassa da prole F1 para os diferentes tamanhos de propágulos de *O. niloticus* submetidos à Análise de Variância Unifatorial.

Parâmetros	Tamanho de propágulos			F	P
	5	10	20		
Sobrevivência	90 \pm 11	88 \pm 10	89 \pm 12	0,047	0,95
IGV	0,77 \pm 0,46	1,04 \pm 0,81	1,08 \pm 0,69	1,452	0,24
RGS	2,31 \pm 1,51	2,35 \pm 1,28	2,19 \pm 1,68	0,928	0,41
Abundância da prole F1	16 \pm 17	19 \pm 10	31 \pm 61	0,701	0,52
Biomassa da prole F1	165,21 \pm 197,05	207,84 \pm 100,70	6,06 \pm 11,40	2,764	0,12

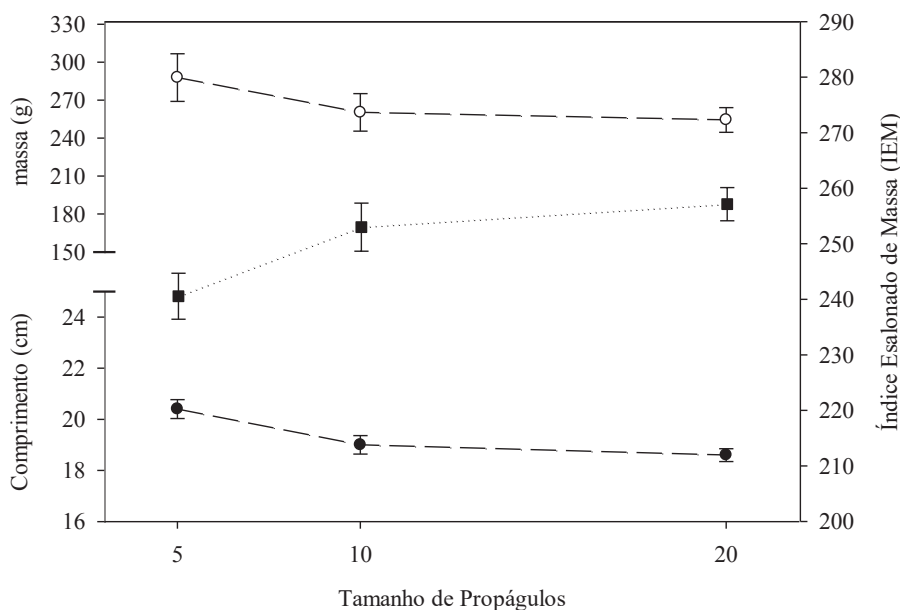


Figura 1. Atributos ecológicos (média \pm EP) da espécie *O. niloticus* submetida a tratamentos com diferentes tamanhos de propágulos. Círculos abertos representam a massa, círculos fechados representam o comprimento padrão e quadrados fechados representam o IEM.

3.2. Ensaio experimental de número de propágulos

Os valores de qualidade de água se mantiveram adequados à biologia da espécie durante o período experimental e foram semelhantes entre os tratamentos ($P > 0,05$; Tabela 3).

Tabela 3. Valores médios das variáveis de qualidade de água (\pm DP) nos tratamentos com diferentes números de propágulos de *O. niloticus*.

Variáveis	Número de propágulos		Valores recomendados*
	1	2	
Temperatura °C	28,40 \pm 1,86	28,20 \pm 1,81	20 – 30
Oxigênio dissolvido (mg.L ⁻¹)	5,00 \pm 0,94	4,60 \pm 0,90	>4
pH	7,00 \pm 0,23	6,95 \pm 0,26	6 – 8,5
Amônia (mg.L ⁻¹)	0,75 \pm 0,25	0,57 \pm 0,22	< 2
Nitrito (mg.L ⁻¹)	0,61 \pm 0,49	0,37 \pm 0,32	< 1

* Valores recomendados por Hussain (2004) e El-sayed (2006) em sistemas de produção de *O. niloticus*.

As diferentes frequências de introdução de *O. niloticus* não exerceram influencia significativa sobre a sobrevivência (Tabela 4), a massa ($t = -0,856$; $P = 0,58$) e o comprimento padrão dos indivíduos ($t = -0,301$; $P = 0,76$), mas tiveram efeito sobre a higidez dos organismos, com valores de IEM maiores nas populações com maior frequência de introdução ($t = -2,135$; $P = 0,03$; Figura 2). Os valores de RGS não diferiram entre os tratamentos com diferentes frequências de introdução (Tabela 4). Não foram observadas diferenças nas frequências de estágio de maturação gonadal entre os tratamentos ($\chi^2 = 0,858$; GL = 1; $P = 0,354$) e o número de propágulos não exerceu efeito significativo sobre a abundância e biomassa da prole F1 (Tabela 4).

Tabela 4. Valores médios (\pm DP) de sobrevivência (%), Relação Gonadossomática (RGS), abundância e biomassa da prole para as diferentes frequências de introdução de *O. niloticus* submetidos a análise por teste *t* de Student.

Parâmetros	Número de propágulos		<i>t</i>	<i>P</i>
	1	2		
Sobrevivência	78 \pm 19	80 \pm 19	-0,167	0,87
RGS	2,83 \pm 1,32	2,45 \pm 1,40	0,780	0,44
Abundância da prole F1	16 \pm 17	19 \pm 10	0,701	0,52
Biomassa da prole F1	165,21 \pm 197,05	207,84 \pm 100,70	2,764	0,12

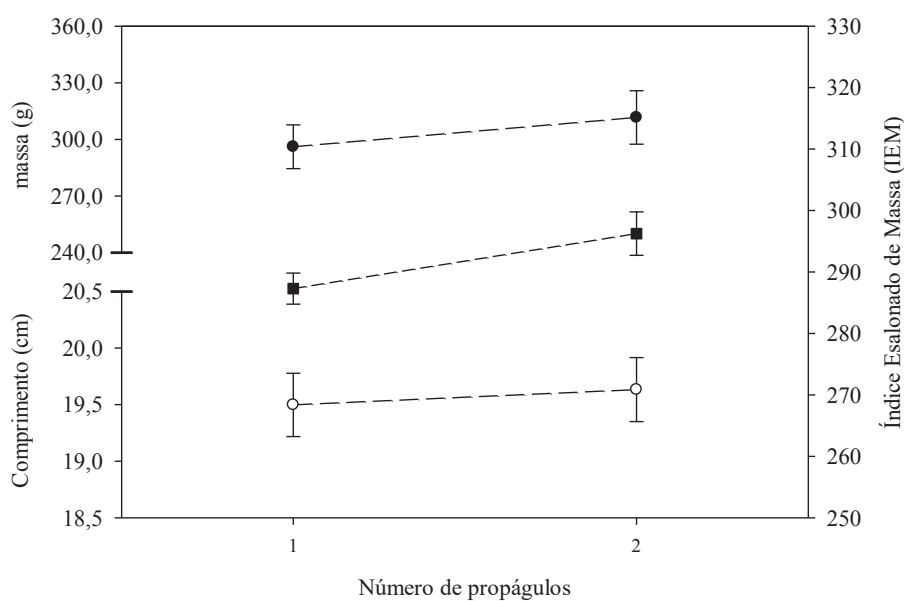


Figura 2. Atributos ecológicos (média \pm EP) da espécie *O. niloticus* submetida a tratamentos com diferentes frequências de introdução (número de propágulos). Círculos fechados representam a massa, círculos abertos representam o comprimento padrão e quadrados fechados representam o IEM.

4. Discussão

Nossos resultados evidenciam o efeito do tamanho e número de propágulos sobre atributos ecológicos que influenciam no sucesso de estabelecimento da espécie não-nativa *O. niloticus*. O estabelecimento de populações não-nativas exige a superação das barreiras de sobrevivência e reprodução no novo ambiente (Richardson et al. 2000; Blackburn et al. 2011). Embora as condições experimentais às quais os indivíduos foram submetidos durante os experimentos pudessem ocasionar diminuição da sobrevivência com o aumento do tamanho e/ou número de propágulos (Chakraborty e Banerjee 2010), altas taxas de sobrevivência foram observadas em todos os tratamentos.

A capacidade de um indivíduo de superar as barreiras para o estabelecimento no ambiente não-nativo (*i.e.* sobrevivência e reprodução) está relacionada ao seu *fitness*, *i.e.* a habilidade de propagar seus genes por meio da sobrevivência e reprodução (Blossey e Notzold 1995; Lockwood et al. 2007). As reservas energéticas de um indivíduo são preditores consistentes do *fitness*, visto que alguns organismos armazenam energia em forma de gordura sob condições adversas para aloca-la na reprodução quando as condições ambientais forem adequadas (Pianka 2000). Neste sentido, os resultados evidenciam o efeito do aumento do tamanho do propágulo em atributos relacionados ao *fitness*. O fator de condição, avaliado pelo IEM, revelou maior hígidez dos indivíduos nos mesocosmos com maior tamanho de propágulos. O IEM, uma métrica morfológica da condição corporal do indivíduo, é considerado um preditor eficiente do estado de saúde e das reservas energéticas dos organismos (Peig e Green 2009; Peig e Green 2010), com aplicabilidade demonstrada em diversos estudos com peixes (Maceda-Veiga et al. 2014; Dalzochio et al. 2018). Corroborando nossa hipótese, foi observada tendência ao aumento no acúmulo de gordura visceral dos indivíduos em propágulos maiores. Isto reflete a capacidade de tilápias de acumular gordura visceral com o intuito de

armazenar moléculas altamente energéticas para alocar essa energia em atividades de desova e cuidado parental, uma vez que as fêmeas incubam os ovos e larvas na boca, cessando a alimentação nesse período (Mireku et al. 2016).

Adicionalmente, observamos diminuição no comprimento dos indivíduos com o aumento do tamanho de propágulos. A diminuição do tamanho corporal é um mecanismo conhecido para *O. niloticus*, onde os indivíduos passam a se reproduzir com menor tamanho corporal (*i.e. stunt* ou nanismo) em condições de adensamento, (Kolding 1993; Lowe-McConnel 2000), como um mecanismo para elevar o *fitness* (Pianka 2000). O aumento do *fitness* de indivíduos de uma espécie não-nativa impulsiona sua dominância competitiva no ambiente em relação às demais espécies, favorecendo seu estabelecimento e conseqüentemente, sua invasão, visto que populações estabelecidas podem se tornar invasoras ao atingir grandes densidades populacionais e altas taxas de crescimento (Britton et al. 2000; MacDougall et al. 2009). Esta vantagem competitiva deve-se à maior capacidade da espécie em atrair recursos limitados, à menor suscetibilidade à predação ou à variação no número de descendentes produzidos por indivíduo (MacDougall et al. 2009). Desta forma, o aumento da pressão de propágulos influencia atributos ecológicos de *O. niloticus* diretamente relacionadas ao *fitness*, aumentando o risco de estabelecimento e invasão da espécie em ecossistemas naturais.

A ausência de diferenças na abundância e biomassa da prole entre os tratamentos pode estar relacionada às condições de adensamento às quais os indivíduos foram submetidos, especialmente nos maiores tamanhos de propágulos. Machos de *O. niloticus* constroem e defendem ninhos para fertilização dos ovos (Froese e Pauly 2019), assim, a limitação de espaço nas unidades experimentais, concomitante à alta densidade de machos com comportamento competitivo pode ter dificultado a construção e defesa de ninhos, diminuindo a taxa de reprodução durante o período experimental. Adicionalmente, observamos acidentalmente a presença de alevinos no estômago de um dos indivíduos, indicando a ocorrência de canibalismo

nos mesocosmos. Esse é um comportamento comum para a espécie, relacionado ao aumento da densidade populacional (Fessehaye et al. 2006). A grande variação na abundância média da prole no maior tamanho de propágulos corrobora a possibilidade de ocorrência de comportamento de canibalismo nestes mesocosmos, visto que uma única desova pode gerar uma prole de aproximadamente 200 indivíduos (Froese e Pauly 2019).

A frequência de introdução dos propágulos também influenciou a condição corporal dos indivíduos, com maior higidez individual no tratamento com maior número de propágulos. Este achado tem importantes implicações no contexto da aquicultura. Sistemas de produção visam incremento no ganho de massa individual para melhor rendimento econômico (Azevedo et al. 2015). Logo, indivíduos que escapam das instalações aquícolas tendem a estar bem nutridos, apresentando melhor condição corporal do que aqueles que já se encontram no ambiente, visto que estes necessitarão de um gasto energético maior para obtenção de alimento (Pianka 2000). Embora o manejo eficaz de espécies não-nativas envolva a prevenção de introduções (Gozlan et al. 2010), os sistemas de produção, tanto em viveiros de terra, quanto em tanques-rede, não garantem a efetiva contenção dos indivíduos, criando uma contínua fonte de propágulos para o ambiente (Diana 2009; Magalhães e Jacobi 2017; Lima et al. 2018).

Desta forma, os constantes escapes de peixes oriundos da aquicultura (Azevedo-Santos et al. 2011; Casimiro et al. 2018) podem levar à melhora no *fitness* em populações de *O. niloticus* em ambientes submetidos à maior pressão de propágulos, aumentando, conseqüentemente, o risco de estabelecimento da espécie em ambiente não-nativo. Apesar do alto potencial de invasividade e impacto ecológico da Tilápia-do-Nilo (Britton e Orsi 2012; Forneck et al. 2016; Casimiro et al. 2018), a espécie continua sendo a opção preferida para o desenvolvimento da atividade aquícola em diversos países (Lima et al. 2018; Casemiro et al. 2018). O Brasil é um exemplo emblemático deste cenário, com o desenvolvimento de políticas governamentais para incentivo à produção da espécie (Pelicice et al. 2017; Lima-Junior et al.

2018). O Projeto de Lei Federal 5.989/2009 (parcialmente aprovado) pretende naturalizar espécies não-nativas por decreto, revogando as restrições legais para a produção destas espécies no país (Pelicice et al. 2014, 2017; Lima-Junior et al. 2018). O governo federal também tem como meta incentivar a produção intensiva de peixes em tanques-rede, especialmente tilápias, em parques aquícolas a serem instalados em reservatórios em todo o território brasileiro (Pelicice et al. 2017; Lima et al. 2018). Neste sentido, o fato de nossos resultados indicarem influência positiva da pressão de propágulos sobre atributos ecológicos de *O. niloticus* relacionados ao *fitness*, levanta preocupações adicionais sobre o efeito das políticas de incentivo à produção na facilitação do estabelecimento e invasão de *O. niloticus* em ecossistemas naturais. O aumento da pressão de propágulos promovida pela expansão da aquicultura pode levar à crescente invasão da espécie em ambientes não-nativos, comprometendo consideravelmente a diversidade dos ecossistemas aquáticos.

Agradecimentos

Os autores agradecem ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pelo suporte financeiro (Processo nº 405766/2016-5, Coordenador A. M. Cunico). S. C. Forneck agradece à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (Capes) pela bolsa de estudos (Código de Financiamento 001) e J. R. S. Vitule agradece ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela bolsa de Produtividade em Pesquisa (PQ Processo: 310850/2012-6 e 303776/2015-3).

5. Referências

- Ahlroth P, Alatalo LV, Holopainen A, Kumpulainen T, Suhonen J (2003) Founder population size and number of source populations enhance colonization success in waterstriders. *Oecologia* 137:617–620. <https://doi.org/10.1007/s00442-003-1344-y>
- Attayde JL, Brasil J, Menescal RA (2011) Impacts of introducing Nile tilapia on the fisheries of a tropical reservoir in North-eastern Brazil. *Fisheries Manag Ecol* 18:437–443. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2400.2011.00796.x>
- Azevedo RV, Fosse-Filho JC, Cardoso LM, Mattos DC, Vidal-Junior MV, Andrade DR (2015) Economic evaluation of prebiotics, probiotics and symbiotics in juvenile Nile tilapia. *Rev Ciênc Agron* 46:72–79. <http://dx.doi.org/10.1590/S1806-66902015000100009>
- Azevedo-Santos VM, Rigolin-Sá O, Pelicice FM (2011) Growing, losing or introducing? Cage aquaculture as a vector for the introduction of non-native fish in Furnas Reservoir, Minas Gerais, Brazil. *Neotrop Ichthyol* 9:915–919. <http://dx.doi.org/10.1590/S1679-62252011000400024>
- Beveridge MCM, Baird DJ (2000) Diet, feeding and digestive physiology. In: Beveridge MCM, McAndrew BJ (eds) *Tilapias: Biology and Exploitation*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp 59–87
- Blackburn TM, Lockwood JL, Cassey P (2015) The influence of numbers on invasion success. *Mol Ecol* 24:1942–1953. <https://doi.org/10.1111/mec.13075>
- Blackburn TM, Prowse TAA, Lockwood JL, Cassey P (2013) Propagule pressure as a driver of establishment success in deliberately introduced exotic species: fact or artefact? *Biol Invasions* 15: 1459–1469. <https://doi.org/10.1007/s10530-013-0451-x>

- Blackburn TM, Pyšek P, Bacher S, Carlton JT, Duncan RP, Jarošík V, Wilson JRU, Richardson DM (2011) A proposed unified framework for biological invasions. *Trends Ecol Evol* 26:333–339. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.03.023>
- Blossey B, Notzold R (1995) Evolution of Increased Competitive Ability in Invasive Nonindigenous Plants: A Hypothesis. *J Ecol* 83:887–889. <https://doi.org/10.2307/2261425>
- Britton JR, Gozlan RE (2013) How many founders for a biological invasion? Predicting introduction outcomes from propagule pressure. *Ecology* 94:2558–2566. <https://doi.org/10.1890/13-0527.1>
- Britton JR, Harper DM, Oyugi DO (2010) Is the fast growth of an equatorial *Micropterus salmoides* population explained by high water temperature? *Ecology of Freshwater Fish* 19:228–238. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.2010.00407.x>
- Britton JR, Orsi ML (2012) Non-native fish in aquaculture and sport fishing in Brazil: economic benefits versus risks to fish diversity in the upper River Paraná Basin. *Rev Fish Biol Fisheries* 22: 555-565. <https://doi.org/10.1007/s11160-012-9254-x>
- Brown-Peterson NJ, Wyanski DM, Saborido-Rey F, Macewicz BJ, Lowerre-Barbieri SK (2011) A Standardized Terminology for Describing Reproductive Development in Fishes. *Mar Coast Fish* 3:52–70. <https://doi.org/10.1080/19425120.2011.555724>
- Canonico GC, Arthington A, McCrary JK, Thieme ML (2005) The effects of introduced tilapias on native biodiversity. *Aquat Conserv* 15:463–483. <https://doi.org/10.1002/aqc.699>
- Casimiro ACR, Garcia DAZ, Vidotto-Magnoni AP, Britton JR, Agostinho AA, Almeida FS, Orsi ML (2018) Escapes of non-native fish from flooded aquaculture facilities: the case of Paranapanema River, southern Brazil. *Zoologia* 35:e14638. <http://dx.doi.org/10.3897/zoologia.35.e14638>

- Casemiro FAZ, Bailly D, Graça WJ, Agostinho AA (2018) The invasive potential of tilapias (Osteichthyes, Cichlidae) in the Americas. *Hydrobiologia* 817:133–154. <https://doi.org/10.1007/s10750-017-3471-1>
- Chakraborty SB, Banerjee S (2010) Effect of Stocking Density on Monosex Nile Tilapia Growth during Pond Culture in India. *IJSRIT* 4:646–650.
- Colautti RI, Grigorovich IA, MacIsaac HJ (2006) Propagule pressure: a null model for biological invasions. *Biol Invasions* 8:1023–1037. <https://doi.org/10.1007/s10530-005-3735-y>
- Daga VS, Debona T, Abilhoa V, Gubiani EA, Vitule JRS (2016) Non-native fish invasions of a Neotropical ecoregion with high endemism: a review of the Iguazu River. *Aquat Invasions* 11:209–223. <http://dx.doi.org/10.3391/ai.2016.11.2.10>
- Dalzochio T, Rodrigues GZP, Simões LAR, Souza MS, Petry IE, Andrigueti NB, Silva GJH, Silva SB, Gehlen G (2018) *Environ Sci Pollut R* 25:9485–9500 <https://doi.org/10.1007/s11356-018-1244-7>
- Diana JS (2009) Aquaculture production and biodiversity conservation. *BioScience* 59:27–38. <https://doi.org/10.1525/bio.2009.59.1.7>
- Dudgeon D, Arthington AH, Gessner MO, Kawabata Z, Knowler DJ, Lévêque C, Naiman RJ, Prieur-Richard AH, Soto D, Stiassny ML, Sullivan CA (2006) Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. *Biol Rev* 81:163–182. <https://doi.org/10.1017/S1464793105006950>
- Ellender BR, Weyl OL (2014) A review of current knowledge, risk and ecological impacts associated with non-native freshwater fish introductions in South Africa. *Aquat Invasions* 2:117–132. <http://dx.doi.org/10.3391/ai.2014.9.2.01>
- El-Sayed AFM (2006) *Tilapia culture*. CABI, Wallingford

- Esmaeili HR, Teimori A, Feridon OWI, Abbasi K, Brian WC (2015) Alien and invasive freshwater fish species in Iran: Diversity, environmental impacts and management. *Iran. J. Ichthyol* 1:61–72. <http://dx.doi.org/10.22034/iji.v1i2.4>
- FAO (2018) The state of world fisheries and aquaculture: Meeting the sustainable development goals. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome.
- Fessehaye Y, Kabir A, Bovenhuis H, Komen H (2006) Prediction of cannibalism in juvenile *Oreochromis niloticus* based on predator to prey weight ratio, and effects of age and stocking density. *Aquaculture* 255:314–322. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2005.11.033>
- Forneck SC, Dutra FM, Zacarkim CE, Cunico AM (2016) Invasion risks by non-native freshwater fishes due to aquaculture activity in a Neotropical stream. *Hydrobiologia* 773:193–205. <https://doi.org/10.1007/s10750-016-2699-5>
- Froese R, Pauly D (2019) FishBase. World wide web electronic publication. <http://www.fishbase.org>. Accessed 20 March 2019
- Gertzen EL, Leung B, Yan ND (2011) Propagule pressure, Allee effects and the probability of establishment of an invasive species (*Bythotrephes longimanus*). *Ecosphere* 2:1–17. <https://doi.org/10.1890/ES10-00170.1>
- Gherardi F (2007) Biological invasions in inland waters: An overview. In: Gherardi F (ed) *Biological Invaders in Inland Waters: Profiles, Distribution, and Threats*. Springer, New York, pp 3–25
- Gozlan RE, Britton JR, Cowx IG, Copp GH (2010) Current understanding on non-native freshwater fish introductions. *J Fish Biol* 76:751–786. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2010.02566.x>
- Gu DE, Ma GM, Zhu YJ, Xu M, Luo D, Li YY, Wei H, Um XD, Luo JR, Huo YC (2015) The impacts of invasive Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) on the fisheries in the main

- rivers of Guangdong Province, China. *Biochem Syst Ecol* 59:1–7.
<https://doi.org/10.1016/j.bse.2015.01.004>
- Gutierre SMM, Vitule JRS, Freire CA, Prodocimo V (2013) Physiological tools to predict invasiveness and spread via estuarine bridges: tolerance of Brazilian native and worldwide introduced freshwater fishes to increased salinity. *Mar Freshwater Res* 65:425–436. <https://doi.org/10.1071/MF13161>
- Hussain MG (2004) Farming of tilapia: Breeding plans, mass seed production and aquaculture techniques. Habiba Akter Hussain, Mymensingh
- Keller RP, Ermgassen PSEZ, Aldridge DC (2009) Vectors and Timing of Freshwater Invasions in Great Britain. *Conserv Biol* 6:1526–1534. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2009.01249.x>
- Ketola T, Saarinen K, Linström L (2017) Propagule pressure increase and phylogenetic diversity decrease community's susceptibility to invasion. *BMC Ecology* 17:1–6.
<https://doi.org/10.1186/s12898-017-0126-z>
- Kolding J (1993) Population dynamics and life-history styles of Nile tilapia, *Oreochromis niloticus*, in Ferguson's Gulf, Lake Turkana, Kenya. *Environ Biol Fish* 37:25–46.
<https://doi.org/10.1007/BF00000710>
- Lima LB, Oliveira FJM, Giacomini HC, Lima-Junior DP (2018) Expansion of aquaculture parks and the increasing risk of non-native species invasions in Brazil. *Rev Aquacult* 10:111–122. <https://doi.org/10.1111/raq.12150>
- Lima-Junior DP, Magalhães ALB, Pelicice FM, Vitule JRS, Azevedo-Santos VM, Orsi ML, Simberloff D, Agostinho AA (2018) Aquaculture expansion in Brazilian freshwaters against the Aichi Biodiversity Targets. *Ambio* 47:427–440.
<https://doi.org/10.1007/s13280-017-1001-z>

- Lockwood JL, Cassey P, Blackburn TM (2005) The role of propagule pressure in explaining species invasions. *Trends Ecol Evol* 20:223–228. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.02.004>
- Lockwood JL, Cassey P, Blackburn TM (2009) The more you introduce the more you get: the role of colonization and propagule pressure in invasion ecology. *Divers Distrib* 15:904–910. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2009.00594.x>
- Lockwood JL, Hoopes MF, Marchetti MP (2007) *Invasion Ecology*. Blackwell, Malden
- Lowe MR, Wu W, Peterson MS, Brown-Peterson NJ, Slack WT, Schofield PJ (2012) Survival, Growth and Reproduction of Non-Native Nile Tilapia II: Fundamental Niche Projections and Invasion Potential in the Northern Gulf of Mexico. *PLOS One* 7:1–10. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0041580>
- Lowe-McConnell RH (2000) The roles of tilapias in ecosystems. In: Beveridge MCM, McAndrew BJ (eds) *Tilapias: Biology and Exploitation*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp 129–162.
- Lundstedt LM, Leonhardt JH, Dias AL (1997) Alterações morfológicas induzidas pela reversão sexual em tilápia do Nilo *Oreochromis niloticus* (Linnaeus, 1757). *Unimar* 19: 461–472.
- MacDougall AS, Gilbert B, Levine JM (2009) Plant invasions and the niche. *J Ecol* 97:609–615. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2009.01514.x>
- Maceda-Veiga A, Green AJ, Sostoa A (2014) Scaled body-mass index shows how habitat quality influences the condition of four fish taxa in north-eastern Spain and provides a novel indicator of ecosystem health. *Freshwater Biol* 59:1145–1160. <https://doi.org/10.1111/fwb.12336>
- Magalhães ALB, Jacobi CM (2017) Colorful invasion in permissive Neotropical ecosystems: establishment of ornamental non-native poeciliids of the genera *Poecilia/Xiphophorus*

- (Cyprinodontiformes: Poeciliidae) and management alternatives. *Neotrop. Ichthyol.* 15: e160094. <https://doi.org/10.1590/1982-0224-20160094>
- Mireku KK, Blay J, Yankson K (2016) Reproductive biology of Blackchin tilapia, *Sarotherodon melanotheron* (Pisces: Cichlidae) from Brimsu Reservoir, Cape Coast, Ghana. *Int J Fish Aquac* 8:42–54. <https://doi.org/10.5897/IJFA2015.0511>
- Neumann E, Koberstein TCRD, Braga FMS (2009) Desempenho de três linhagens de tilápia submetidas ao tratamento com 17- α -metilttestosterona em condições ambientais não controladas. *Rev Bras Zootecn* 38:973–979. <http://dx.doi.org/10.1590/S1516-35982009000600001>.
- Orsi ML, Agostinho AA (1999) Introdução de peixes por escape acidental de tanques de cultivo em rios da Bacia do Rio Paraná. *Rev Bras Zool* 16:557–560. <http://dx.doi.org/10.1590/S0101-81751999000200020>
- Ortega JCG, Júlio-Jr. HF, Gomes LC, Agostinho AA (2015) Fish farming as the main driver of fish introductions in Neotropical reservoirs. *Hydrobiologia* 746:147–158.
- Peig J, Green AJ (2009) New perspectives for estimating body condition from mass/length data: the scaled mass index as an alternative method. *Oikos* 118:1883–1891. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2009.17643.x>
- Peig J, Green AJ (2010) The paradigm of body condition: a critical reappraisal of current methods based on mass and length. *Funct Ecol* 24:1323–1332. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01751.x>
- Pelicice FM, Azevedo-Santos VA, Vitule JRS, Orsi ML, Lima-Junior DP, Magalhães ALB, Pompeu PS, Petrere-Jr M, Agostinho AA (2017) Neotropical freshwater fishes imperilled by unsustainable policies. *Fish Fish* 18:1119–1133. <https://doi.org/10.1111/faf.12228>

- Pelicice FM, Vitule JRS, Lima Junior DP, Orsi ML, Agostinho AA (2014). A serious new threat to Brazilian freshwater ecosystems: the naturalization of nonnative fish by decree. *Conserv Lett* 7:55–60. <https://doi.org/10.1111/conl.12029>
- Pianka ER (2000) *Evolutionary ecology*. 6 ed. Addison Wesley Longman, San Francisco
- Richardson DM, Pyšek P, Rejmánek M, Barbour MG, Panetta DF, West CJ (2000) Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Divers Distrib* 6:93–107. <https://doi.org/10.1046/j.1472-4642.2000.00083.x>
- Ruaro R, Mormul RP, Gubiani EA, Piana PA, Cunico AM, Graça WJ (2018) Non-native fish species are related to the loss of ecological integrity in Neotropical streams: a multivariate approach. *Hydrobiologia* 817:413–430. <https://doi.org/10.1007/s10750-018-3542-y>
- Schofield PJ, Peterson MS, Lowe MR, Brown-Peterson NJ, Slack WT (2011) Survival, growth and reproduction of non-indigenous Nile tilapia, *Oreochromis niloticus* (Linnaeus 1758). I. Physiological capabilities in various temperatures and salinities. *Mar Freshwater Res* 62:439–449. <https://doi.org/10.1071/MF10207>
- Sepúlveda M, Arismendi I, Soto D, Jara F, Farias F (2013) Escaped farmed salmon and trout in Chile: incidence, impacts, and the need for an ecosystem view. *Aquacult Env Interac* 4:273–283. <https://doi.org/10.3354/aei00089>
- Simberloff D (2009) The Role of Propagule Pressure in Biological Invasions. *Annu Rev Ecol Evol S* 40:81–102. https://doi.org/10.1007/978-3-540-79236-9_7
- Simberloff D, Rejmánek M (2011) *Encyclopedia of Biological Invasions*. University of California Press, London.
- Vastos IN, Kotzamanis Y, Henry M, Angelidis P, Alexis MN (2010) Monitoring stress in fish by applying image analysis to their skin mucous cells. *Eur J Histochem* 54:107–111. <https://doi.org/10.4081/ejh.2010.e22>

- Vazzoler AEAM (1996) *Biologia da reprodução de peixes teleósteos: teoria e prática*. Eduem, Maringá
- Vitule JRS, Freire CA, Simberloff D (2009) Introduction of non-native freshwater fish can certainly be bad. *Fish Fish* 10:98–108. <https://doi.org/10.1111/j.1467-2979.2008.00312.x>
- Vitule JRS, Skóra F, Abilhoa V (2012) Homogenization of freshwater fish faunas after the elimination of a natural barrier by a dam in Neotropics. *Divers Distrib* 18:111–120. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2011.00821.x>
- Von-Holle B, Simberloff D (2005) Ecological resistance to biological invasion overwhelmed by propagule pressure. *Ecology* 12:3212–3218. <https://doi.org/10.1890/05-0427>
- Woodford DJ, Hui C, Richardson DM, Weyl OLF (2013) Propagule pressure drives establishment of introduced freshwater fish: quantitative evidence from an irrigation network. *Ecol Appl* 23:1926–1937. <https://doi.org/10.1890/12-1262.1>

CAPÍTULO II:

Pressão de propágulos por escapes de aquicultura impulsiona o estabelecimento de populações não-nativas de *Oreochromis niloticus*

Pressão de propágulos por escapes de aquicultura impulsiona o estabelecimento de populações não-nativas de *Oreochromis niloticus**

Sandra Carla Forneck^{1,3,4**}, Fabrício Martins Dutra^{2,4}, Almir Manoel Cunico^{2,4}, Jean Ricardo Simões Vitule^{1,3}

¹Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação, Setor de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, Paraná, Brasil.

²Programa de Pós-Graduação em Aquicultura e Desenvolvimento Sustentável, Setor Palotina, Universidade Federal do Paraná, Palotina, Paraná, Brasil.

³Laboratório de Ecologia e Conservação, Departamento de Engenharia Ambiental, Setor de Tecnologia, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, Paraná, Brasil.

⁴Laboratório de Ecologia, Pesca e Ictiologia, Setor Palotina, Universidade Federal do Paraná, Palotina, Paraná, Brasil.

**Corresponding author

E-mail: sandraforneck@gmail.com

* Capítulo elaborado para submissão à revista *Ecological Applications* e formatado conforme suas normas.

Resumo

Em ecossistemas aquáticos continentais, a pressão de propágulos de peixes não-nativos tem sido amplificada pela recente e rápida expansão da aquicultura. No Brasil, *Oreochromis niloticus* é a espécie mais produzida e amplamente introduzida nos ambientes. No entanto, os efeitos da pressão de propágulos sobre seu estabelecimento são desconhecidos. Logo, o presente estudo investigou se o aumento na pressão de propágulos gerada pela aquicultura, medida pela área percentual de uma bacia hidrográfica ocupada por tanques de piscicultura, impulsiona a introdução e estabelecimento de *O. niloticus*. Amostragens foram realizadas em nove riachos com diferentes intensidades de ocupação aquícola (ausente, moderada e intensa). Avaliou-se a relação entre o percentual de ocupação aquícola e a frequência de captura da espécie, suas densidades no ambiente, o fator de condição corporal dos indivíduos, a razão sexual das populações, as densidades de indivíduos em estágio reprodutivo e a ocorrência de recrutamento nas populações. Indivíduos de *O. niloticus* foram coletados em todos os riachos com presença de pisciculturas em sua microbacia e o percentual de ocupação aquícola foi um bom preditor da probabilidade de captura e das densidades da espécie no ambiente. O fator de condição corporal, avaliado pelo Índice Escalonado de Massa, revelou maior hígidez dos indivíduos nos riachos com intensa pressão de propágulos. Nos riachos sob moderada pressão de propágulos, houve predominância de machos capturados, com baixas densidades de indivíduos reprodutivos e de indivíduos jovens, indicando baixo recrutamento nessas populações. Em contraste, nos riachos sob intensa pressão de propágulos, fêmeas predominaram e densidades relativamente altas de machos e fêmeas em estágio reprodutivo e de indivíduos jovens foram registradas. Estes resultados sugerem que *O. niloticus* alcançou sucesso reprodutivo em ambientes com intensa pressão de propágulos, constituindo forte evidência de seu estabelecimento. Nossos resultados demonstram claramente a influência positiva da pressão de propágulos na introdução e no estabelecimento da espécie em ecossistemas naturais. Logo, o aumento na pressão de propágulos gerada pela expansão da aquicultura representa elevado risco de invasão de *O. niloticus* em ambientes onde a espécie está ausente ou não-estabelecida, agravando a ameaça à conservação da biodiversidade aquática.

Palavras-chave: ecossistemas de água doce; esforço de introdução; espécie exótica; índice de condição; produção aquícola; riachos Neotropicais; sucesso de colonização; Tilápia-do-Nilo.

Propagule pressure from aquaculture escapes drives establishment of non-native populations of *Oreochromis niloticus*

Abstract

In aquatic inland ecosystems, propagule pressure of non-native fish has been increased by recent and rapid expansion of aquaculture. In Brazil, *Oreochromis niloticus* is the most widely produced and introduced species in inland aquatic environments. However, the effects of propagule pressure on its establishment are unknown. Therefore, the present study investigated whether the increase in propagule pressure from aquaculture, measured by the percentage area of the micro-watershed occupied by fish farms, promotes the introduction and establishment of *O. niloticus*. Samples were taken at nine streams with different intensities of aquaculture occupation (absent, moderate and intense). The relationship between aquaculture occupation and capture frequency of *O. niloticus*, its densities in the environment, body condition of the individuals, sexual ratio of the populations, densities of reproductive individuals and the occurrence of recruitment in the populations were evaluated. *O. niloticus* individuals were collected in all streams with presence of fish farms in their micro-watershed and the occupation percentage by aquaculture was a good predictor of species probability of capture and densities in the environment. The condition factor, evaluated by the Mass Index Scaled, revealed greater health of the individuals in streams with intense propagule pressure. In streams under moderate propagule pressure males predominated, and low densities of reproductive individuals and young individuals were collected, indicating low recruitment in these populations. In contrast, in streams with intense propagule pressure, females predominated. Relatively high densities of reproductive males and females and young individuals were collected. These results suggest that *O. niloticus* achieved reproductive success in environments with intense propagule pressure, constituting strong evidence of its establishment. Our results clearly demonstrate the positive influence of propagule pressure on the species introduction and establishment in natural ecosystems. Therefore, the increase in propagule pressure from aquaculture represents a high risk of invasion of *O. niloticus* in environments where the species is absent or non-established, increasing the threat for conservation of aquatic biodiversity.

Keywords: aquaculture production; colonization success; condition index; exotic species; freshwater ecosystems; introduction effort; Neotropical streams; Nile tilapia.

1. Introdução

A introdução de espécies não-nativas tem tomado grandes proporções nos últimos séculos, tornando-se uma das principais ameaças à biodiversidade global (Simberloff 2003; Bellard et al. 2016; Ricciardi et al. 2017). Espécies não-nativas podem gerar impactos que vão desde alterações na variabilidade genética até o ecossistema (Vitule et al. 2009; Cucherousset e Olden 2011), sendo reconhecidas como uma das principais responsáveis por extinções recentes (Bellard et al. 2016). Visto que nem todas as espécies translocadas estabelecem populações viáveis fora de sua área nativa (Williamson 1996; Simberloff 2009), a variabilidade no sucesso de invasão tem motivado o esforço para identificar fatores que distinguem populações não-nativas bem-sucedidas daquelas que falham (Simberloff 2009; Blackburn et al. 2015; Cassey et al. 2018).

Processos de invasão são complexos e envolvem uma série de estágios fundamentais para uma espécie tornar-se invasora, *i.e.* translocação, introdução, estabelecimento e dispersão, nos quais a espécie precisa superar barreiras ou filtros ambientais para atingir o próximo estágio (Lockwood et al. 2005; Blackburn et al. 2011a). O estágio de introdução envolve a superação das barreiras geográficas e de cativeiro/cultivo para uma espécie ser introduzida em um novo ambiente, enquanto o estágio de estabelecimento exige que a espécie sobreviva e se reproduza, produzindo descendentes viáveis (Blackburn et al. 2011a). Embora estes estágios envolvam inúmeros mecanismos que influenciam na falha ou sucesso da invasão, tem havido crescente consenso na literatura de que o número de indivíduos liberados e o número de eventos de liberação, *i.e.* a pressão de propágulos, é fundamental para o sucesso de estabelecimento (Blackburn et al. 2011b; Cassey et al. 2014; Ketola et al. 2017). A teoria sugere que quanto maior for a pressão de propágulos, maior a probabilidade de uma população sobreviver e tornar-se sustentável no ambiente não-nativo (Lockwood et al. 2005; Blackburn et al. 2015), visto que

pequenas populações são mais propensas a tornar-se extintas do que populações maiores, pois são mais suscetíveis a fatores como a estocasticidade ambiental e demográfica, efeitos Allee e efeitos genéticos (Morris e Doak 2002; Blackburn et al. 2009; Cassey et al. 2014).

A pressão de propágulos de espécies não-nativas tem sido amplificada em ecossistemas de água doce, os quais são particularmente vulneráveis a invasões biológicas (Villéger et al. 2011). No Brasil, a aquicultura é apontada como a principal atividade contaminadora e dispersora de espécies aquáticas não-nativas (Vitule 2009; Ortega et al. 2015; Lima-Junior et al. 2018). A rápida expansão da atividade, aliada a falta de manejo adequado e o uso de espécies não-nativas com pacotes tecnológicos consolidados contribuem para este aumento da pressão de propágulos, tendo como principais vias de introdução os escapes com a água efluente, o esvaziamento dos tanques durante o manejo e o seu rompimento ou transbordamento durante períodos de cheia (Magalhães et al. 2011; Pelicice et al. 2014; Casimiro et al. 2018). A construção de tanques de produção nas proximidades dos corpos hídricos, em áreas sujeitas a alagamentos é uma prática comum e constitui importante fonte de propágulos (Magalhães e Jacobi 2013; Forneck et al. 2016).

Dentre as espécies de peixes mais introduzidas em todo o mundo para a aquicultura destaca-se a tilápia-do-Nilo, *Oreochromis niloticus* (Linnaeus, 1758) (Attayde et al. 2011). Nativa da bacia do rio Nilo e da África Ocidental, a espécie tem hábito alimentar onívoro, apresenta elevada tolerância às oscilações ambientais, tem curto ciclo de vida e rápido crescimento (Beveridge e Baird 2000; Lowe-McConnell 2000; Attayde et al. 2011). Embora algumas estas características a tornem adequada para a produção aquícola, sua maturação sexual precoce e a alta sobrevivência da prole podem tornar-se desfavoráveis aos sistemas de produção, uma vez que levam a menores taxas de crescimento pelo desvio de energia para a reprodução e a problemas de superpopulação nos tanques (Phels e Popma 2000). Assim, diversas técnicas têm sido utilizadas para obtenção de populações monossexo, sendo o

tratamento de larvas com hormônio masculinizante (17α -metiltestosterona) a técnica mais difundida (Neumann et al. 2009).

Embora os eventos de liberação de tilápias em ambientes não-nativos envolvam indivíduos sexualmente invertidos, com proporções de machos variando de 80 a 99% (Lundstedt et al. 1997; Neumann et al. 2009), a espécie tem colonizado com sucesso diversas regiões do mundo (Costa-Pierce 2003; Attayde et al. 2007; Martin et al. 2010; Grammer et al. 2012) e, em conjunto com outras espécies de tilápia, é considerada um dos principais exemplos de impactos ecológicos negativos decorrente da atividade de aquicultura, culminando na redução de populações de peixes nativos (Diana 2009). Atualmente, *O. niloticus* está presente em bacias hidrográficas em todas as regiões brasileiras (Pavanelli et al. 2007; Linde et al. 2008; Attayde et al. 2011; Bittencourt et al. 2014; Orsi e Britton 2014; Forneck et al. 2016) e destaca-se como a principal espécie produzida no país, representando 45,4% da produção pela aquicultura continental, com aproximadamente 220 mil toneladas produzidas em 2015 (IBGE 2016). No entanto, os efeitos da pressão de propágulos gerada pelos escapes das pisciculturas no estabelecimento da espécie são desconhecidos. Tal conhecimento tem fundamental importância, visto que o sucesso de estabelecimento de *O. niloticus* é uma consistente ameaça à conservação dos organismos aquáticos (Canónico et al. 2005; Gu et al. 2015; Cassemiro et al. 2018), especialmente em regiões neotropicais, que abrigam a maior diversidade de peixes do mundo, com alto grau de endemismo (Gubiani et al. 2018).

Neste contexto, o presente estudo objetivou avaliar os efeitos da pressão de propágulos sobre a introdução e o estabelecimento de populações não-nativas de *O. niloticus* em riachos neotropicais. Testamos as hipóteses de que I) o aumento na pressão de propágulos intensifica a introdução de *O. niloticus* no ambiente natural; e II) o aumento na pressão de propágulos impulsiona o estabelecimento de populações não-nativas da espécie. Especificamente, testamos a relação entre o percentual de ocupação de cada bacia hidrográfica pela atividade aquícola –

utilizada como um *proxy* para pressão de propágulos – e a frequência de captura da espécie, suas densidades no ambiente, o fator de condição corporal dos indivíduos, a razão sexual das populações, as densidades de indivíduos em estágio reprodutivo e a ocorrência de recrutamento nas populações.

2. Métodos

2.1. Área de estudo

O estudo foi conduzido nas regiões Oeste e Noroeste do estado do Paraná, Sul do Brasil, que se caracterizam pela presença de propriedades rurais que desenvolvem atividade de aquicultura em tanques escavados. A região Oeste do estado do Paraná constitui um dos principais polos aquícolas do país, responsável por 73% da produção de tilápias do estado do Paraná (PTI 2018). A região Noroeste do estado, por sua vez, tem produção aquícola menos expressiva (SEAB 2018). Logo, a área de estudo contempla microbacias com diferentes escalas de produção aquícola, apresentando-se como modelo ideal para avaliar diferentes intensidades de pressão de propágulos oriundas da aquicultura. Desta forma, foram selecionados nove riachos de pequena ordem (2^a e 3^a ordem; *sensu* Strahler 1957), pertencentes à bacia hidrográfica do Rio Piquiri (Figura 1). Ecologicamente, o rio Piquiri destaca-se como importante local de desova de espécies de peixes nativos migradores e desenvolvimento de juvenis e constitui um dos últimos trechos livres de barramentos na bacia hidrográfica do Alto Rio Paraná (Holzbach et al. 2009).

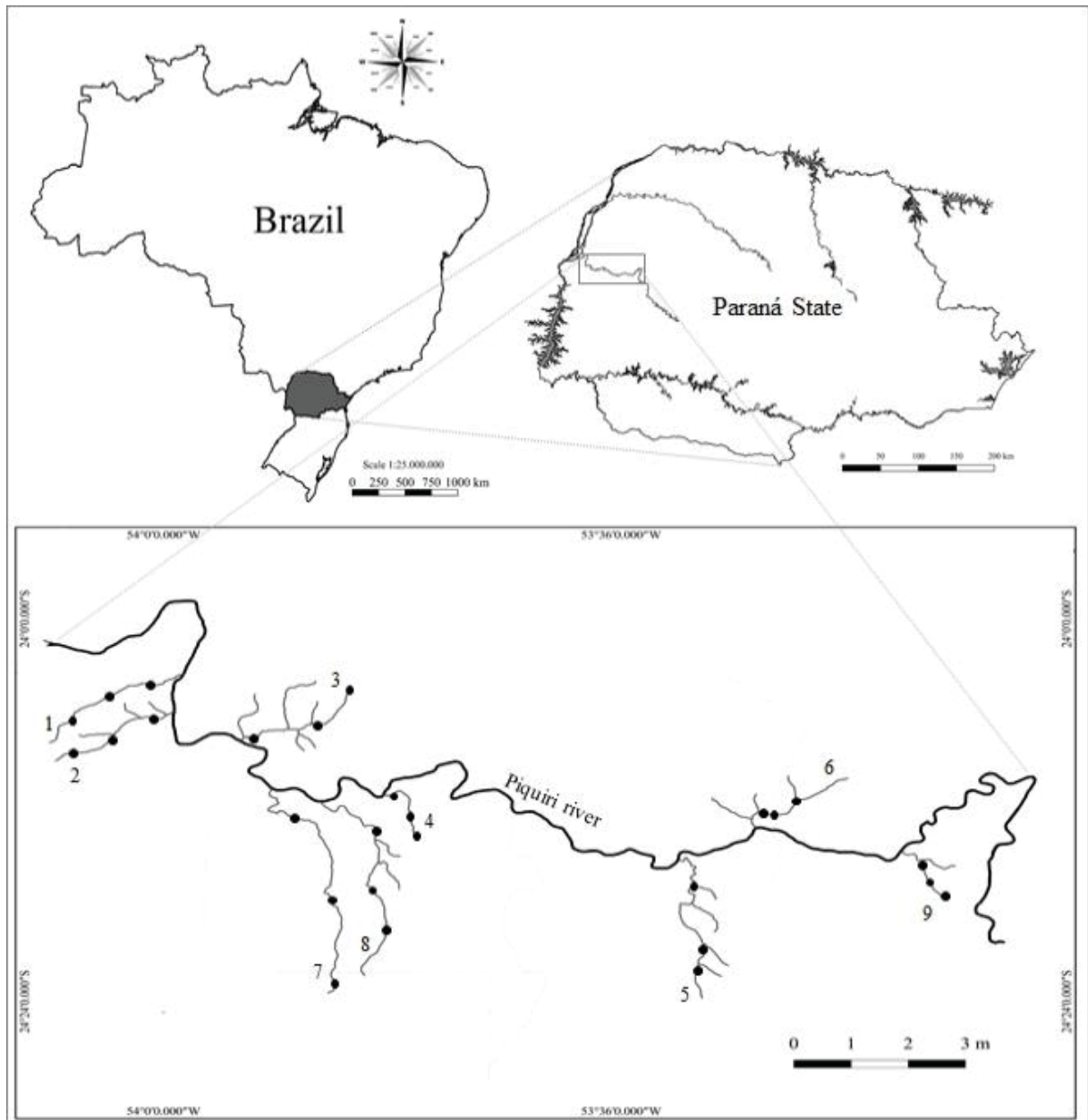


Figura 1. Mapa dos riachos amostrados na bacia hidrográfica do Rio Piquiri, Paraná, Brasil. Riachos sem pressão de propágulos por aquicultura: 1) Córrego Tapera, 2) Córrego Taquari, 3) Rio do Bagre. Riachos com moderada pressão de propágulos: 4) Sanga 16 de Janeiro; 5) Rio Baiano; 6) Rio das Antas. Riachos com intensa pressão de propágulos: 7) Arroio Santa Fé, 8) Arroio Pioneiro, 9) Córrego Tatu. Os pontos indicam os locais de amostragem ao longo do gradiente longitudinal dos riachos (cabeceira, intermediário e foz).

2.2. Estimativa da pressão de propágulos de *O. niloticus* gerada pela aquicultura

A pressão de propágulos é difícil de ser medida diretamente, logo, *proxies* são frequentemente utilizados para estimar o esforço de introdução (Cassey et al. 2004). Para o objetivo deste estudo foi utilizada a área percentual de lâmina d'água ocupada por tanques de aquicultura, calculada em função da área de drenagem de cada microbacia, para estimar a provável contribuição de escapes ou fugas de *O. niloticus* para o ambiente. A área de todos os tanques de produção foi medida a partir de imagens de satélite utilizando o programa *Google Earth Pro*[®] (Material Suplementar Apêndice 3 Figura A10). Embora dados sobre as espécies de peixes produzidas em cada piscicultura não estejam disponíveis, *O. niloticus* representa aproximadamente 84% da produção de peixes no local de estudo (SEAB 2018).

As nove microbacias foram classificadas em três categorias, compreendendo três microbacias por categoria: pressão de propágulos ausente (sem atividade aquícola), moderada pressão de propágulos (microbacias com 0,27 a 0,37% de ocupação aquícola) e intensa pressão de propágulos (microbacias com 0,60 a 0,84% de ocupação aquícola). Foram classificadas como intensa pressão de propágulos as microbacias que apresentaram aproximadamente o dobro do percentual de ocupação aquícola daquelas classificadas como moderada.

2.3. Coleta de dados

O levantamento da ocorrência de *O. niloticus* no ambiente foi realizado em três pontos de amostragem ao longo do curso principal de cada riacho (cabeceira, intermediário e foz), por meio de coletas trimestrais, no período de dezembro de 2017 a setembro de 2018. As assembleias foram amostradas utilizando equipamento de pesca elétrica (gerador portátil de corrente alternada, 2,5 kW, 400 V, 2A), por meio de três capturas sucessivas e unidade de esforço

constante (CPUE), em segmentos de aproximadamente 50 metros delimitados por redes de multifilamento com 0,5 cm entre nós (Material Suplementar Apêndice 4 Figuras A11 e A12). Os exemplares capturados foram anestesiados em solução de eugenol (100 mg.L⁻¹), sacrificados e preservados em solução de formol 10%. Em laboratório, os peixes foram identificados conforme Ota et al. (2018), medidos em comprimento total (CT) e padrão (CP), pesados, eviscerados e conservados em álcool 70%. De cada exemplar capturado, foram registrados o sexo e o estágio de maturação gonadal, avaliado com o auxílio de lupas e classificado como não-reprodutivo ou reprodutivo. Foram considerados não-reprodutivos os exemplares com gônadas em estágio imaturo, em desenvolvimento (testículos e ovários em estágio de maturação), e em regeneração (gônadas sexualmente maduras, sem atividade reprodutiva). Os exemplares com gônadas em estágio maduro (aptas à reprodução) e em regressão (cessando a desova) foram classificados como reprodutivos. A classificação das gônadas foi realizada pela observação de seus aspectos macroscópicos, como volume, tamanho em relação à cavidade celomática, coloração, grau de turgidez, irrigação periférica e presença ou ausência de sêmen ou ovócitos, adaptada de Brown-Peterson et al. (2011)

2.4. Indicadores de introdução e estabelecimento de *O. niloticus* nos riachos

Utilizamos dados de frequência de captura e densidades populacionais de *O. niloticus* nos riachos como indicadores da incidência de escapes para o ambiente. A frequência de captura foi calculada para cada ponto de amostragem por meio da relação entre o número de amostragens em que *O. niloticus* foi capturada e o número total de amostragens. A relação entre o percentual de ocupação aquícola e a frequência de captura média em cada riacho foi testada por regressão linear.

As densidades de *O. niloticus* em cada riacho foram estimadas e calculadas em hectare a partir do segmento de área amostrado. As estimativas de densidade utilizaram o método de verossimilhança máxima de Zippin (1956), baseado nas três remoções sucessivas em cada segmento amostrado, que considera a premissa de esforço e eficiência de capturas constantes e é adequado para ambientes com áreas delimitadas. Para os casos em que houve restrições à aplicação do método, ou seja, $0 < R < (s-1)/2$, onde R é o índice de restrição e s o número de capturas, foi acatado o procedimento de Agostinho e Penczak (1995). A relação entre o percentual de ocupação aquícola e as densidades estimadas em cada riacho foram testadas através de regressão linear, após os dados serem transformados (\log^{y+1}), com o intuito de atender aos pressupostos de normalidade dos resíduos e homocedasticidade.

Para avaliar o sucesso de estabelecimento das populações de *O. niloticus* nos ambientes amostrados, o fator de condição corporal dos indivíduos capturados, razão ou proporção sexual, densidade de indivíduos maduros e densidade das fases de vida das populações foram avaliados como indicadores indiretos de estabelecimento, visto que estas variáveis estão direta ou indiretamente relacionadas ao sucesso reprodutivo nas populações. Calculamos o fator de condição dos indivíduos através do Índice Escalonado de Massa (IEM), desenvolvido por Peig & Green (2009):

$$\widehat{M}_i = M_i \left[\frac{L_0}{L_i} \right]^{b_{SMA}}$$

onde \widehat{M}_i é a massa estimada de cada indivíduo pelo IEM; M_i e L_i compreendem a massa do corpo e o comprimento padrão, respectivamente; L_0 é o valor aritmético médio de L_i . O expoente escalar b_{SMA} foi calculado indiretamente como: $b_{SMA} = \frac{b_{OLS}}{r}$, em que: b_{OLS} é a inclinação da regressão linear entre M_i e L_i ; r é o coeficiente de correlação de Pearson obtido

da mesma relação. O efeito da pressão de propágulos sobre os valores de IEM dos indivíduos capturados foi testado através de teste *t* de Student, após serem verificados os pressupostos de normalidade e homocedasticidade.

Em razão dos escapes de *O. niloticus* para o ambiente resultarem na introdução de animais sexualmente revertidos, com prevalência de machos, foi avaliada a razão ou proporção sexual dos indivíduos capturados. Por meio de teste de Qui-quadrado, a razão sexual nos riachos sob moderada e intensa pressão de propágulos foi comparada com a descrita na literatura para a espécie em ambiente nativo, onde apresenta, em média, razão de 1 macho para 0,92 fêmea (Tadesse 1997; Teferi e Adamassu 2002; Offem et al. 2007; Inuwa 2013).

A partir das estimativas de densidade total, foram calculadas as densidades de machos e fêmeas maduros. As densidades dos estágios de vida também foram calculadas para cada riacho a fim de evidenciar a ocorrência de recrutamento nas populações. Visto que as tilápias usualmente comercializadas por produtores de alevinos para estocagem nas pisciculturas apresentam massa mínima de 2 g, correspondendo a aproximadamente 4 cm CP (Nandlal e Pickering 2004), categorizamos os indivíduos capturados em três classes de tamanho, considerados alevinos (≤ 3 cm CP), juvenis (3,1 – 6 cm CP) e adultos (> 6 cm CP).

3. Resultados

Um total de 271 indivíduos de *O. niloticus* foram coletados nos riachos com presença de pisciculturas na área de sua microbacia (Tabela 1). O percentual de ocupação aquícola foi positivamente relacionado com a frequência de captura média de *O. niloticus* em cada riacho ($R^2 = 0,77$; $F_{1,7} = 23,43$; $P = 0,002$; Figura 2-A), bem como, com as densidades estimadas da espécie por hectare ($R^2 = 0,61$; $F_{1,7} = 11,18$; $P = 0,012$; Figura 2-B).

Tabela 1 – Percentuais de ocupação aquícola das microbacias e densidades de *O. niloticus* coletadas nos três locais de amostragem em cada riacho na bacia hidrográfica do rio Piquiri, Paraná, Brasil.

Riacho	% de ocupação aquícola	Densidade (N.ha ⁻¹)		
		Cabeceira	Intermediário	Foz
Córrego Tapera	–	–	–	–
Córrego Taquari	–	–	–	–
Rio do Bagre	–	–	–	–
Sanga 16 de Janeiro	0,37	65,59	346,10	20,56
Rio Baiano	0,27	–	9,43	37,11
Rio das Antas	0,37	–	–	30,58
Arroio Santa Fé	0,60	88,82	71,70	17,76
Arroio Pioneiro	0,84	3.708,66	1.210,68	186,67
Córrego Tatu	0,77	–	62,14	47,64

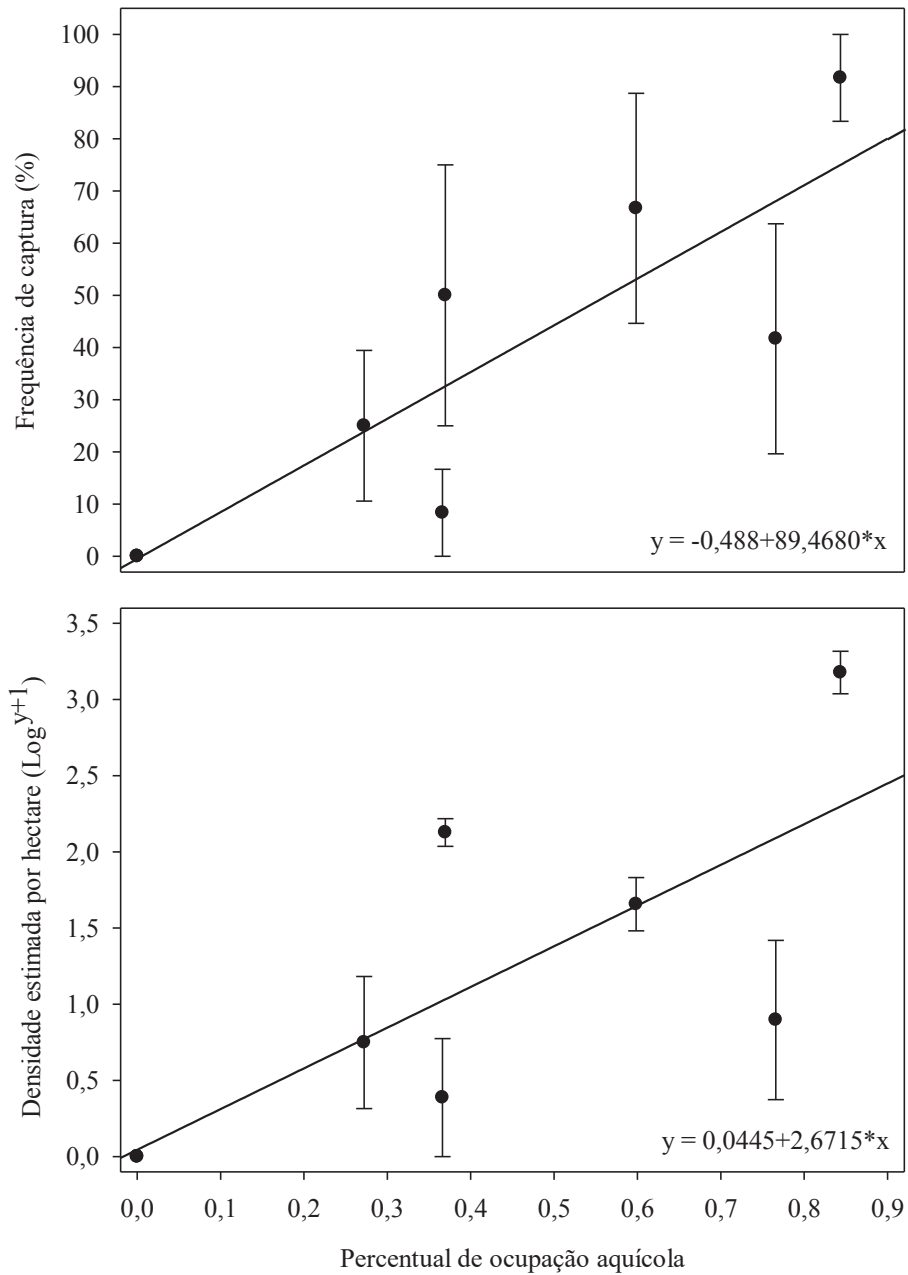


Figura 2 – Relação entre o percentual de ocupação aquícola e (A) frequência de captura (média dos pontos de amostragem \pm EP) de *O. niloticus* em cada riacho e (B) densidade estimada (média das coletas trimestrais \pm EP) da espécie por hectare em cada riacho na bacia hidrográfica do rio Piquiri, Paraná, Brasil.

A pressão de propágulos exerceu influência sobre a higidez dos indivíduos, observando-se maiores valores de IEM nos riachos com pressão de propágulos intensa ($t = 2,175$; $P = 0,031$; Figura 3).

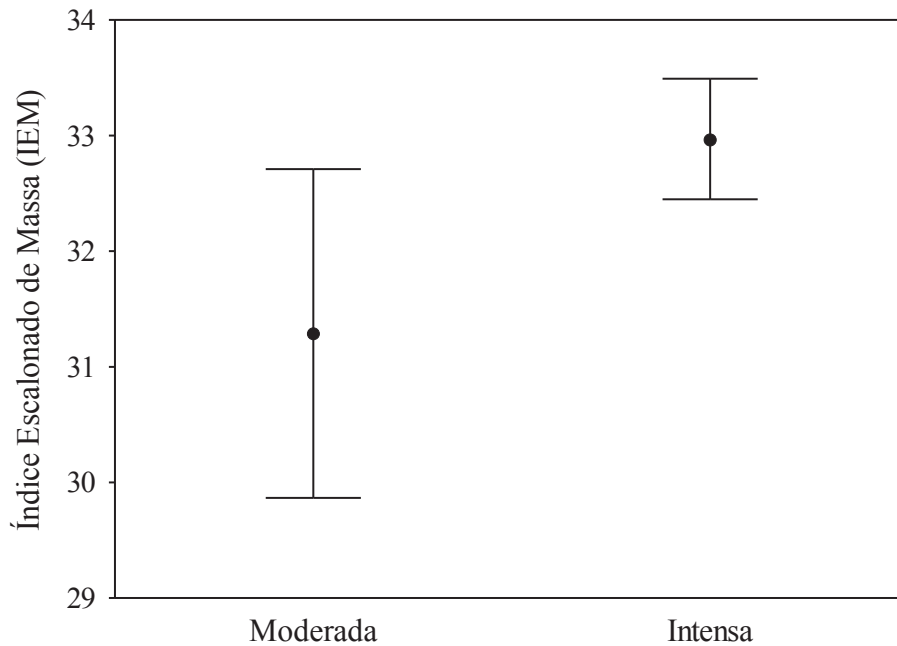


Figura 3 – Índice Escalonado de Massa (média \pm 95% IC) dos indivíduos de *O. niloticus* capturados nos riachos com moderada e intensa ocupação aquícola na bacia hidrográfica do rio Piquiri, Paraná, Brasil.

Considerando machos e fêmeas de todo o período amostrado, a razão sexual nos riachos sob moderada pressão de propágulos diferiu da observada para a espécie em ambientes nativos ($\chi^2 = 21,23$; GL = 1; $P < 0,001$), apresentando razão sexual de 1:0,38 (macho:fêmea). Nos riachos sob intensa pressão de propágulos, a razão sexual também diferiu da descrita em áreas nativas ($\chi^2 = 18,37$; GL = 1; $P < 0,001$), porém, com predominância de fêmeas capturadas, com razão de 1:0,76 (fêmea:macho).

Através da análise dos estádios de maturação gonadal, foi possível observar a presença de fêmeas reprodutivas em ambas as categorias de pressão de propágulos, porém, em maior densidade nos riachos com pressão de propágulos intensa. Machos em estágio reprodutivo foram capturados somente nos riachos sob intensa pressão de propágulos (Figura 4-A).

Em relação às densidades dos estágios de vida, em ambas as intensidades de pressão de propágulos houve prevalência de indivíduos adultos. Em riachos com moderada pressão de propágulos, indivíduos jovens (≤ 6 cm CP) apresentaram baixa densidade de captura e alevinos (≤ 3 cm CP) foram capturados em uma única amostragem. Nos riachos com intensa pressão de propágulos, indivíduos jovens representaram aproximadamente 30% da densidade total de captura e alevinos foram coletados em todas as amostragens realizadas, evidenciando a ocorrência de reprodução em todas as estações do ano. (Figura 4-B).

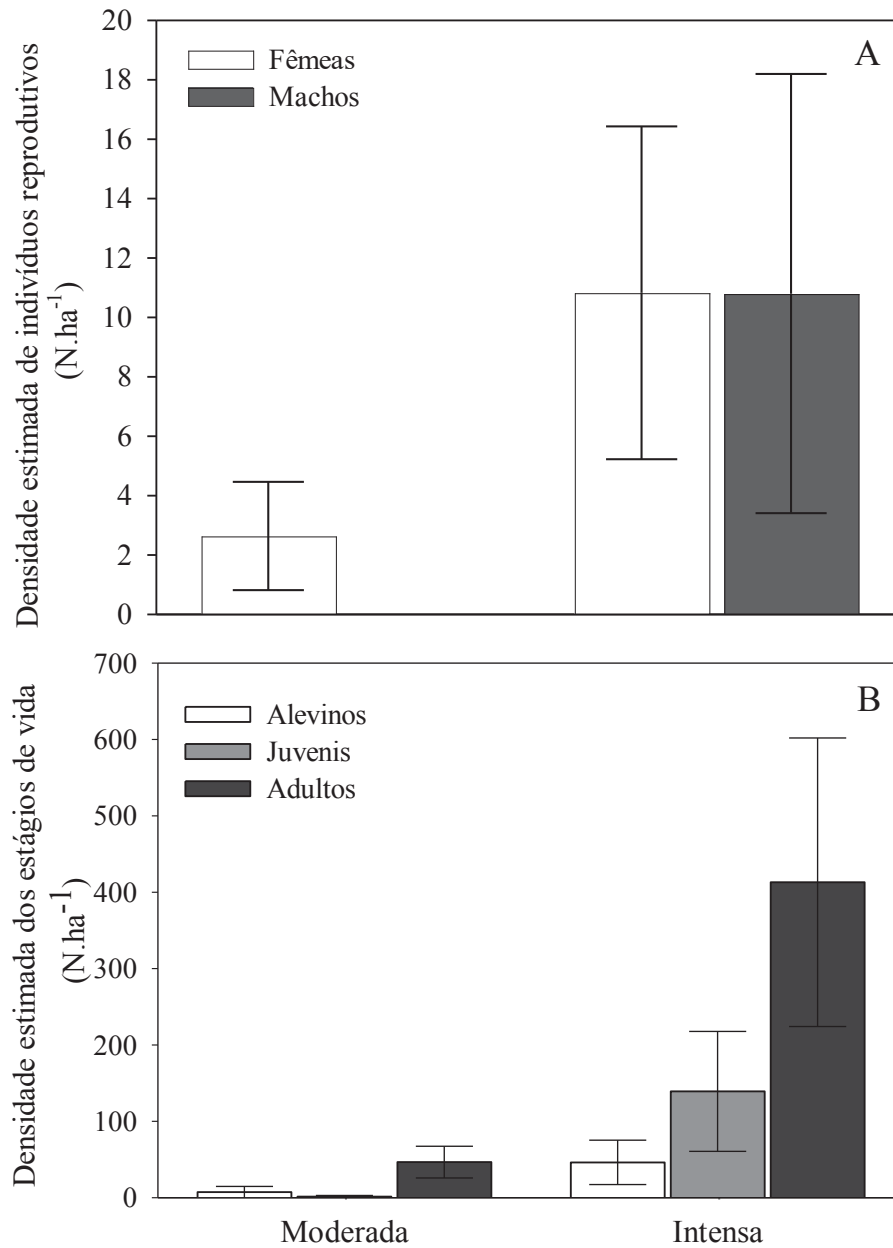


Figura 4 – Densidades estimadas (média \pm EP) de (A) machos e fêmeas reprodutivos e (B) alevinos, juvenis e adultos de *O. niloticus* em riachos com moderada e intensa pressão de propágulos.

4. Discussão

O papel da pressão de propágulos em determinar o sucesso de estabelecimento de espécies não-nativas tem sido demonstrado para diversos grupos taxonômicos (Cassey et al. 2004; Britton e Gozlan 2013; Zenni e Simberloff 2013). Entretanto, este é um parâmetro difícil de ser medido em peixes de água doce, particularmente no caso de introduções não-intencionais (Copp et al. 2007). Logo, a pressão de propágulos tem sido estimada para este grupo de organismos usando *proxies* como medidas substitutas do total de indivíduos introduzidos (*e.g.* Consuegra et al. 2011; Westley e Fleming 2011). Denotamos com segurança que o percentual de ocupação aquícola em uma bacia hidrográfica é um preditor confiável para estimar a contínua pressão de propágulos gerada pela aquicultura. Embora a introdução de espécies não-nativas seja proibida pela legislação brasileira, tais liberações ocorrem constantemente, seja de forma acidental ou intencional (*e.g.* Azevedo-Santos et al. 2011; Magalhães e Jacobi 2013; Forneck et al. 2016). Na área de estudo, a aquicultura é realizada em tanques escavados, que isolam os indivíduos estocados dos ambientes naturais. No entanto, a falta de sistemas eficientes para evitar escapes (*e.g.* telas protetoras nas saídas dos canos efluentes e filtros de areia ou cascalho que permitem a passagem apenas de água), bem como, a construção dos tanques muito próximos aos corpos hídricos e práticas inapropriadas de manejo permitem que indivíduos escapem para o ambiente (Azevedo-Santos et al. 2011; Magalhães e Jacobi 2013; Casimiro et al. 2018). Adicionalmente, liberações intencionais de peixes remanescentes nos tanques após a despesca têm sido reportados (Forneck et al. 2016). Este cenário não se restringe ao Brasil, visto que escapes e introduções deliberadas de peixes têm sido registrados em corpos hídricos em todo o mundo (*e.g.* Copp et al. 2010; Shuai et al. 2015; Casemiro et al. 2018). Logo, na ausência de dados quantitativos específicos da pressão de propágulos, a intensidade de

ocupação de uma bacia hidrográfica pela aquicultura pode fornecer um indicador substituto para prever quais áreas estão sujeitas a um alto risco de introduções de *O. niloticus*.

A ocorrência da espécie em todos os riachos com presença de instalações aquícolas em seu entorno demonstra que a atividade de aquicultura permitiu que a espécie atingisse o ambiente natural, mesmo onde a pressão de propágulos foi menos intensa. No entanto, corpos hídricos com maior intensidade de ocupação aquícola tenderam a ter maior frequência de captura e maior densidade de *O. niloticus*, confirmando o papel da pressão de propágulos na superação das barreiras que impedem uma espécie de atingir o estágio de introdução, um estágio fundamental do processo de invasão (Blackburn et al. 2011a; Blackburn et al. 2015). Uma vez que uma espécie é translocada para fora de sua área nativa, barreiras artificiais de contenção podem impedir sua chegada ao ambiente (Blackburn et al. 2011a). Entretanto, nossos resultados indicam que os tanques de piscicultura não têm sido barreiras eficientes nesse sentido.

A dispersão das tilápias na área de estudo foi claramente relacionada à presença de pisciculturas e impulsionada pela pressão de propágulos, uma vez que sua ocorrência foi registrada nos locais próximos a instalações aquícolas, que parecem ter criado múltiplos focos de introdução. Por outro lado, nenhum indivíduo foi capturado em riachos sem atividade aquícola, embora estes se localizem à jusante daqueles com presença de pisciculturas. Embora *O. niloticus* tenha se espalhado rapidamente em todo o mundo (Cassemiro et al. 2018), a espécie frequentemente não migra por longas distâncias (Kolding 1993), tendendo a formar populações em locais próximos ao ponto inicial de introdução. Por essa razão, sua ampla dispersão tem sido associada à ação humana, seja por meio de escapes, inundações de tanques de produção ou liberações intencionais (Arthington et al. 1994; Esselman et al. 2013). Neste sentido, nossos resultados reforçam o entendimento de que a ocorrência da espécie em ambientes não-nativos depende da presença de pisciculturas. Logo, as atuais políticas para a expansão da aquicultura tendem a acelerar a introdução e estabelecimento da espécie em ambientes em que essa ainda

não está presente. Um exemplo particularmente preocupante destas políticas de desenvolvimento aquícola é o Projeto de Lei 5.989/2009, que pretende naturalizar espécies não-nativas por decreto, revogando as restrições legais para sua produção no país, baseado no argumento de que espécies não-nativas, incluindo tilápias, já estão presentes no ambiente natural (Pelicice et al. 2014, 2017). O projeto, parcialmente aprovado e atualmente tramitando no Senado Federal, ameaça substancialmente a conservação dos ambientes aquáticos, pois além de desconsiderar o potencial de invasão e de impactos negativos aos ecossistemas, ignora as evidências de que estas espécies estão ausentes ou não-estabelecidas na maioria dos corpos hídricos brasileiros (Pelicice et al. 2014; Lima-Junior et al. 2018).

Os parâmetros relacionados à reprodução de *O. niloticus* nos riachos demonstraram o papel da pressão de propágulos em impulsionar o sucesso de estabelecimento de populações não-nativas da espécie. Uma população não-nativa pode ser mantida no ambiente tanto por indivíduos que escapam do cativeiro (Guedes et al. 2009) quanto pela atividade reprodutiva (Peterson et al. 2004). Nossos resultados indicam que, além dos escapes, a reprodução também tem um importante papel na manutenção destas populações, especialmente nos riachos sob intensa pressão de propágulos.

O estabelecimento de uma espécie não-nativa exige sua sobrevivência e sucesso reprodutivo no novo ambiente (Richardson et al. 2000; Blackburn et al. 2011a). O aumento do *fitness*, *i.e.* a habilidade de um indivíduo de propagar seus genes por meio da sobrevivência e reprodução, está relacionado à maior capacidade individual de superar essas barreiras, visto que aumenta suas capacidades competitivas e de sobrevivência (Blossey e Notzold 1995). As reservas energéticas de um indivíduo constituem um consistente determinante do *fitness*, uma vez que organismos acumulam energia sob condições adversas para alocar em reprodução quando as condições forem adequadas (Pianka 2000). Tilápias, particularmente, acumulam gordura com o intuito de alocar essa energia em atividades de desova e cuidado parental

(Mireku et al. 2016). O IEM indica com eficiência seu estado de saúde e suas reservas energéticas (Peig e Green 2009; Peig e Green 2010). Logo, o aumento no fator de condição corporal dos indivíduos capturados em ambientes com intensa ocupação aquícola demonstra o efeito positivo da pressão de propágulos no *fitness* e, conseqüentemente, na probabilidade de estabelecimento de *O. niloticus*. Estes resultados corroboram os achados experimentais do capítulo I, onde foi observado aumento no fator de condição dos indivíduos com o aumento do tamanho e número de propágulos.

Encontramos evidências de ocorrência de atividade reprodutiva nas populações introduzidas em riachos com moderada pressão de propágulos, porém, com baixo recrutamento. A predominância de machos nestes ambientes (aproximadamente 78% da densidade) indica a prevalência de captura de indivíduos sexualmente invertidos, oriundos de escapes das pisciculturas, visto que tilápias são submetidas a processos de masculinização para fins de produção, pelo fato dos machos serem maiores e apresentarem maior rendimento de filé, além de evitar recrutamento nos tanques (Neumann et al. 2009). A ausência de machos em estágio reprodutivo e as baixas densidades de fêmeas aptas à reprodução e de indivíduos jovens também evidenciam que o sucesso reprodutivo nestas populações é baixo. Embora os indivíduos possam ter superado a barreira de sobrevivência nestes ambientes, a baixa pressão de propágulos parece ter sido um fator limitante para a reprodução. Populações fundadas por propágulos muito pequenos são mais propensas a serem extintas por eventos causados pela estocasticidade ambiental ou demográfica ou por catástrofes naturais (Ahlroth et al. 2003; Simberloff e Rejmánek 2011; Blackburn et al. 2015). Além disso, os indivíduos introduzidos podem fracassar em encontrar um parceiro para reprodução em densidades populacionais muito baixas (Lockwood et al. 2007).

Por outro lado, nos riachos com intensa pressão de propágulos, os resultados sugerem que *O. niloticus* alcançou sucesso reprodutivo, constituindo forte evidência de estabelecimento nestes locais. Tal fato fica evidente em nossos resultados pela proporção sexual nestes ambientes. Considerando a proporção sexual utilizada pela aquicultura (e.g. Lundstedt et al. 1997; Neumann et al. 2009), pode-se inferir que a proporção de fêmeas nestes riachos está aumentando em função da reprodução. Além disso, a ocorrência de densidades relativamente altas de machos e fêmeas em estágio reprodutivo e de indivíduos jovens, bem como, a presença de alevinos com tamanho menor do que o comumente comercializado para piscicultura indica a ocorrência de reprodução em todas as estações do ano nestes ambientes.

Nossos resultados apoiam a hipótese de que a crescente pressão de propágulos oriunda da aquicultura impulsiona o sucesso de estabelecimento de *O. niloticus* em ambiente não-nativo. Estes resultados corroboram diversos estudos anteriores (Ahlroth et al. 2003; Cassey et al. 2004; Woodford et al. 2013), que indicam que o aumento do tamanho da população fundadora aumenta o estabelecimento de populações não-nativas. No entanto, a presença de fêmeas em estágio reprodutivo e de alevinos em ambientes com moderada pressão de propágulos indica que as condições ambientais são favoráveis à reprodução nestes locais e contínuas liberações de indivíduos podem permitir que a população incipiente supere os problemas associados aos pequenos tamanhos populacionais, vindo a se estabelecer no futuro (Lockwood et al. 2007; Blackburn et al. 2011b). Logo, mesmo escapes de propágulos menores e menos frequentes não devem ser negligenciados. Em ambientes onde há constante liberação de propágulos, como é o caso de bacias hidrográficas com presença de pisciculturas, mesmo que uma população introduzida seja extremamente reduzida ou extinta, essa extinção não será definitiva, pois o vetor dos propágulos originais continuará liberando novos indivíduos para o ambiente (Blackburn et al. 2015).

Destacamos que, embora os principais impactos da aquicultura no ambiente sejam frequentemente associados a sistemas intensivos, a poluição biológica é relevante em todos os sistemas de produção aquícola. Neste sentido, torna-se evidente a necessidade de priorizar a adoção de práticas apropriadas para prevenir a introdução de *O. niloticus* em ecossistemas naturais, tais como tratamento da água efluente, instalação de filtros e telas nas saídas dos tanques para evitar escapes, além de ações mais eficazes para divulgação de informações de qualidade acerca da introdução de espécies não-nativas junto à cadeia produtiva. Infelizmente, esta necessidade contrasta com as políticas governamentais brasileiras para o desenvolvimento aquícola (Gubiani et al. 2018; Lima et al. 2018; Lima-Junior et al. 2018). Neste sentido, nossos resultados evidenciaram a ausência de *O. niloticus* em riachos neotropicais sem atividade aquícola. Logo, o aumento da pressão de propágulos promovido pelas atuais políticas para o desenvolvimento aquícola tende a facilitar a invasão de *O. niloticus* em locais onde a espécie está ausente ou com populações não estabelecidas, agravando o problema das invasões biológicas nos ecossistemas aquáticos e, conseqüentemente, a conservação da biodiversidade aquática.

Agradecimentos

Os autores agradecem ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pelo suporte financeiro (Processo nº 405766/2016-5, Coordenador A. M. Cunico). Também agradecemos aos pesquisadores do Núcleo de Pesquisa em Limnologia, Ictiologia e Aquicultura (Nupélia) da Universidade Estadual de Maringá por suas contribuições na identificação taxonômica dos espécimes coletados. S. C. Forneck agradece à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (Capes) pela bolsa de estudos (Código de Financiamento 001) e J. R. S. Vitule agradece ao Conselho Nacional de Desenvolvimento

Científico e Tecnológico (CNPq) pela bolsa de Produtividade em Pesquisa (PQ Processo: 310850/2012-6 e 303776/2015-3).

5. Referências

- Agostinho, A. A., and T. Penczak. 1995. Populations and production of fish in two small tributaries of the Paraná River, Paraná, Brazil. *Hydrobiologia* 166:312–153.
- Ahlroth, P., L. V. Alatalo, A. Holopainen, T. Kumpulainen, and J. Suhonen. 2003. Founder population size and number of source populations enhance colonization success in waterstriders. *Oecologia* 137:617–620.
- Arthington, A. H., D. R. Blühdorn, and M. Kennard. 1994. Food resource partitioning by *Oreochromis mossambicus*, and two native fishes in a sub-tropical Australian impoundment. Pages 425-258 in Chou, L. M., A. D. Munro, T. J. Lam, T. W. Chen, L. K. K. Cheong, J. K. Ding, K. K. Hooi, H. W. Khoo, V. P. R. Phang, K. F. Shim, and C. H. Tan, editors. The third asian fisheries forum. Asian Fisheries Society, Manila, Philippines.
- Attayde, J. L., J. Brasil, and R. A. Menescal. 2011. Impacts of introducing Nile tilapia on the fisheries of a tropical reservoir in North-eastern Brazil. *Fisheries Management and Ecology* 18:437–443.
- Attayde, J. L., N. Okun, J. Brasil, R. Menezes, and P. Mesquita. 2007. Impactos da introdução da tilápia do Nilo, *Oreochromis niloticus*, sobre a estrutura trófica dos ecossistemas aquáticos do Bioma Caatinga. *Oecologia Brasiliensis* 11:450–461.
- Azevedo-Santos, V. M., O. Rigolin-Sá, and F. M. Pelicice. 2011. Growing, losing or introducing? Cage aquaculture as a vector for the introduction of non-native fish in Furnas Reservoir, Minas Gerais, Brazil. *Neotropical Ichthyology* 9:915–919.

- Bellard, C., P. Cassey, and T. M. Blackburn. 2016. Alien species as a driver of recent extinctions. *Biology Letters* 12:1–4.
- Beveridge, M. C. M., and D. J. Baird. 2000. Diet, feeding and digestive physiology. Pages 59–87 *in* Beveridge, M. C. M., and B. J. McAndrew, editors. *Tilapias: Biology and Exploitation*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, the Netherlands.
- Bittencourt, L. S., U. R. L. Silva, L. M. A. Silva, and M. Tavares-Dias. 2014. Impact of the invasion from Nile tilapia on natives Cichlidae species in tributary of Amazonas River, Brazil. *Biota Amazônia* 3:88–94.
- Blackburn, T. M., J. L. Lockwood, and P. Cassey. 2015. The influence of numbers on invasion success. *Molecular Ecology* 24:1942–1953.
- Blackburn, T. M., P. Pyšek, S. Bacher, J. T. Carlton, R. P. Duncan, V. Jarosík, J. R. U. Wilson, and D. M. Richardson. 2011a. A proposed unified framework for biological invasions. *Trends in Ecology & Evolution* 26:333–339.
- Blackburn, T. M., T. A. A. Prowse, J. L. Lockwood, and P. Cassey. 2011b. Passerine introductions to New Zealand support a positive effect of propagule pressure on establishment success. *Biodiversity and Conservation* 20:2189–2199.
- Blossey, B., and R. Notzold. 1995. Evolution of Increased Competitive Ability in Invasive Nonindigenous Plants: A Hypothesis. *Journal of Ecology* 83:887–889.
- Britton, J. R., and R. E. Gozlan. 2013. How many founders for a biological invasion? Predicting introduction outcomes from propagule pressure. *Ecology* 94:2558–2566.
- Brown-Peterson, N. J., D. M. Wyanski, F. Saborido-Rey, B. J. Macewicz, and S. K. Lowerre-Barbieri. 2011. A Standardized Terminology for Describing Reproductive Development in Fishes. *Marine and Coastal Fisheries* 3:52–70.

- Canonico, G. C., A. Arthington, J. K. McCrary, and M. L. Thieme. 2005. The effects of introduced tilapias on native biodiversity. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 15: 463–483.
- Casimiro, A. C. R., D. A. Z. Garcia, A. P. Vidotto-Magnoni, J. R. Britton, A. A. Agostinho, F. S. Almeida, and M. L. Orsi. 2018. Escapes of non-native fish from flooded aquaculture facilities: the case of Paranapanema River, southern Brazil. *Zoologia* 35:e14638.
- Casemiro, F. A. S., D. Bailly, W. J. Graça, and A. A. Agostinho. 2018. The invasive potential of tilapias (Osteichthyes, Cichlidae) in the Americas. *Hydrobiologia* 817:133–154.
- Cassey, P., S. Delean, J. L. Lockwood, J. Sadowski, and T. M. Blackburn. 2018. Dissecting the null model for biological invasions: A meta-analysis of the propagule pressure effect. *PLOS Biology* 16:1–15.
- Cassey, P., T. A. A. Prowse, and T. M. Blackburn. 2014. A population model for predicting the successful establishment of introduced bird species. *Oecologia* 175:417–428.
- Cassey, P., T. M. Blackburn, D. Sol, R. P. Duncan, and J. L. Lockwood. 2004. Global patterns of introduction effort and establishment success in birds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 271:S405–S408.
- Consuegra, S., N. Phillips, G. Gajardo, and C. G. Leaniz. 2011. Winning the invasion roulette: escapes from fish farms increase admixture and facilitate establishment of non-native rainbow trout. *Evolutionary Applications* 4:660–671.
- Copp, G. H., L. Vilizzi, and R. E. Gozlan. 2010. The demography of introduction pathways, propagule pressure and occurrences of non-native freshwater fish in England. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 20:595–601.
- Copp, G. H., M. Templeton, and R. E. Gozlan. 2007. Propagule pressure and the invasion risks of non-native freshwater fishes: a case study in England. *Journal of Fish Biology* 71:148–159.

- Costa-Pierce, B. A. 2003. Rapid evolution of an established feral tilapia (*Oreochromis* spp.): the need to incorporate invasion science into regulatory structures. *Biological Invasions* 5:71–84.
- Cucherousset, J., and J. D. Olden. 2011. Ecological impacts of non-native freshwater fishes. *Fisheries* 36:215–230.
- Diana, J. S. 2009. Aquaculture production and biodiversity conservation. *BioScience* 59:27–38.
- Esselman, P. E., J. J. Schmitter-Soto, and J. D. Allan. 2013. Spatiotemporal dynamics of the spread of African tilápias (Pisces: *Oreochromis* spp.) into rivers of northeastern Mesoamerica. *Biological Invasions* 15:1471–1491.
- Forneck, S. C., F. M. Dutra, C. E. Zacarkim, and A. M. Cunico. 2016. Invasion risks by non-native freshwater fishes due to aquaculture activity in a Neotropical stream. *Hydrobiologia* 773:193–205.
- Grammer, G. L., W. T. Slack, M. S. Peterson, and M. A. Dugo. 2012. Nile tilapia *Oreochromis niloticus* (Linnaeus, 1758) establishment in temperate Mississippi, USA: multi-year survival confirmed by otolith ages. *Aquatic Invasion* 3:367–376.
- Gu, D. E., G. M. Ma, Y. J. Zhu, M. Xu, D. Luo, Y. Y. Li, H. Wei, X. D. Um, J. R. Luo, Y. C. Huo. 2015. The impacts of invasive Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) on the fisheries in the main rivers of Guangdong Province, China. *Biochemical Systematics and Ecology* 59:1–7.
- Gubiani, E. A., R. Ruaro, V. R. Ribeiro, A. C. A. Eichelberger, R. F. Bogoni, A. D. Lira, D. Cavalli, P. A. Piana, and W. J. Graça. 2018. Non-native fish species in Neotropical freshwaters: how did they arrive, and where did they come from? *Hydrobiologia* 817:57–69.

- Guedes, K. T., P. Sánchez-Jerez, G. González-Lorenzo, and A. B. Hernández. 2009. Detecting the degree of establishment of a non-indigenous species in coastal ecosystems: sea bass *Dicentrarchus labrax* escapes from sea cages in Canary Islands (Northeastern Central Atlantic). *Hydrobiologia* 623:203–212.
- Holzbach, A. J., E. A. Gubiani, and G. Baumgartner. 2009. *Iheringichthys labrosus* (Siluriformes: Pimelodidae) in the Piquiri River, Paraná, Brazil: population structure and some aspects of its reproductive biology. *Neotropical Ichthyology* 7:55–64.
- IBGE – Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, 2017. Produção da Pecuária Municipal 2016. IBGE, Rio de Janeiro, Brazil.
- Inuwa, B. 2013. Fecundity and length relationship of fish species collected from jakara dam, kano, Nigeria. *Journal of Biological Sciences and Bioconservation* 5:143–153.
- Ketola, T., K. Saarinen, and L. Linström. 2017. Propagule pressure increase and phylogenetic diversity decrease community's susceptibility to invasion. *BMC Ecology* 17:1–6.
- Kolding, J. 1993. Population dynamics and life-history styles of Nile tilapia, *Oreochromis niloticus*, in Ferguson's Gulf, Lake Turkana, Kenya. *Environmental Biology of Fishes* 37:25–46.
- Lima, L. B., F. J. M. Oliveira, H. C. Giacomini, and D. P. Lima-Junior. 2018. Expansion of aquaculture parks and the increasing risk of non-native species invasions in Brazil. *Reviews in Aquaculture* 10:111–122.
- Lima-Junior, D. P., A. L. B. Magalhães, F. M. Pelicice, J. R. S. Vitule, V. M. Azevedo-Santos, M. L. Orsi, D. Simberloff, and A. A. Agostinho. 2018. Aquaculture expansion in Brazilian freshwaters against the Aichi Biodiversity Targets. *Ambio* 47:427–440.
- Linde, A. R., J. I. Izquierdo, J. C. Moreira, and E. Garcia-Vazquez. 2008. Invasive tilapia juveniles are associated with degraded river habitats. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 18:891–895.

- Lockwood, J. L., M. F. Hoopes, and M. P. Marchetti. 2007. *Invasion Ecology*. Blackwell Publishing, Malden, USA.
- Lockwood, J. L., P. Cassey, and T. Blackburn. 2005. The role of propagule pressure in explaining species invasions. *Trends in Ecology and Evolution* 20:223–228.
- Lowe-McConnell, R. H. 2000. The roles of tilapias in ecosystems. Pages 129-162 *in* Beveridge, M. C. M., and B. J. McAndrew, editors. *Tilapias: Biology and Exploitation*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, the Netherlands.
- Lundstedt, L. M., J. H. Leonhardt, and A. L. Dias. 1997. Alterações morfológicas induzidas pela reversão sexual em tilápia do Nilo *Oreochromis niloticus* (Linnaeus, 1757). *Unimar* 19:461–472.
- Magalhães, A. L. B., and C. M. Jacobi. 2013. Asian aquarium fishes in a Neotropical biodiversity hotspot: impeding establishment, spread and impacts. *Biological Invasions* 15:2157–2163.
- Magalhães, A. L. B., L. Casatti, and J. R. S. Vitule. 2011. Alterações no Código Florestal Brasileiro Favorecerão Espécies Não-nativas de Peixes de Água Doce. *Natureza e Conservação* 9:121–124.
- Martin, C. W., M. M. Valentine, and J. F. Valentine. 2010. Competitive interactions between invasive Nile tilapia and native fish: the potential for altered trophic exchange and modification of food webs. *PLOS One* 5:1–6.
- Mireku, K. K., J. Blay, and K. Yankson. 2016. Reproductive biology of Blackchin tilapia, *Sarotherodon melanotheron* (Pisces: Cichlidae) from Brimsu Reservoir, Cape Coast, Ghana. *International Journal of Fisheries and Aquaculture* 8:42–54.
- Morris, W. F., and D. F. Doak. 2002. *Quantitative Conservation Biology: The Theory and Practice of Population Viability Analysis*. Sinauer Associates Inc., Sunderland, UK.

- Nandlal, S., and T. Pickering. 2004. Tilapia fish farming in Pacific Island countries. Vol. 2: Tilapia Grow-out in Ponds. SPC, Secretariat of the Pacific Community, Noumea, New Caledonia.
- Neumann, E., T. C. R. D. Koberstein, and F. M. S. Braga. 2009. Desempenho de três linhagens de tilápia submetidas ao tratamento com 17- α -metiltestosterona em condições ambientais não controladas. *Revista Brasileira de Zootecnia* 38:973–979.
- Offem, B. O., Y. Akegbejo-Samsons, and I. T. Omoniyi. 2007. Biological assessment of *Oreochromis niloticus* (Pisces: Cichlidae; Linne, 1958) in a tropical floodplain river. *African Journal of Biotechnology* 6:1966–1971.
- Orsi, M. L., and J. R. Britton. 2014. Long-term changes in the fish assemblage of a neotropical hydroelectric reservoir. *Journal of Fish Biology* 84:1964–1970.
- Ota, R. R., G. C. Deprá, W. J. Graça, and C. S. Pavanelli. 2018. Peixes da planície de inundação do alto rio Paraná e áreas adjacentes: revised, annotated and updated. *Neotropical Ichthyology* 16:e170094.
- Pavanelli, C. S., W. J. Graça, C. H. Zawadzki, H. A. Britski, A. P. Vidotti, G. S. Avelinos, and S. Veríssimo. 2007. Fishes from the Corumbá Reservoir, Paranaíba River drainage, upper Paraná River basin, State of Goiás, Brazil. *Check List* 3:58–64.
- Peig, J., and A. J. Green. 2009. New perspectives for estimating body condition from mass/length data: the scaled mass index as an alternative method. *Oikos* 118:1883–1891.
- Peig, J., and A. J. Green. 2010. The paradigm of body condition: a critical reappraisal of current methods based on mass and length. *Functional Ecology* 24:1323–1332.
- Pelicice, F. M., J. R. S. Vitule, D. P. Lima Junior, M. L. Orsi, and A. A. Agostinho. 2014. A serious new threat to Brazilian freshwater ecosystems: the naturalization of nonnative fish by decree. *Conservation Letters* 7:55–60.

- Pelicice, F. M., V. M. Azevedo-Santos, J. R. S. Vitule, M. L. Orsi, D. P. Lima-Junior, A. L. B. Magalhães, P. S. Pompeu, M. Petrere-Jr., and A. A. Agostinho. 2017. Neotropical freshwater fishes imperilled by unsustainable policies. *Fish and Fisheries* 18:1119–1133.
- Peterson, M. S., W. T. Slack, N. J. Brown-Peterson, and J. L. McDonald. 2004. Reproduction in Nonnative Environments: Establishment of Nile Tilapia, *Oreochromis niloticus*, in Coastal Mississippi Watersheds. *Copeia* 4:842–849.
- Phelps, R. P., and T. J. Popma. 2000. Sex reversal of tilapia. Pages 34-59 in Costa-Pierce, B. A., and J. E. Rakocy, editors. *Tilapia Aquaculture in the Americas*. World Aquaculture Society, Louisiana, USA.
- Pianka, E. R. 2000. *Evolutionary ecology*. 6 ed. Addison Wesley Longman, San Francisco, USA.
- PTI – Parque Tecnológico Itaipu. 2018. *Oeste do Paraná em números*. PTI, Foz do Iguaçu, Brazil.
- Ricciardi, A., T. M. Blackburn, J. T. Carlton, J. T. A. Dick, P. E. Hulme, J. C. Iacarella, J. M. Jeschke, A. M. Liebhold, J. L. Lockwood, H. J. MacIsaac, P. Pyšek, D. M. Richardson, G. M. Ruiz, D. Simberloff, W. J. Sutherland, D. A. Wardle, and D. C. Aldridge. 2017. Invasion Science: A Horizon Scan of Emerging Challenges and Opportunities. *Trends in Ecology & Evolution* 32:464–474.
- Richardson, D. M., P. Pyšek, M. Rejmánek, M. G. Barbour, F. D. Panetta, and C. J. West. 2000. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and Distributions* 6:93–107.
- SEAB – Secretaria de Estado de Agricultura e Abastecimento. 2018. *Piscicultura: Análise da conjuntura*. SEAB, Curitiba, Brazil.

- Shuai, F., X. Li, Y. Li, L. Jie, Y. Jiping, and S. Lek. 2015. Forecasting the invasive potential of Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) in a large subtropical river using a univariate approach. *Fundamental and Applied Limnology* 187:165–176.
- Simberloff, D. 2009. The Role of Propagule Pressure in Biological Invasions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 40:81–102.
- Simberloff, D. 2003. How much information on population biology is needed to manage introduced species? *Conservation Biology* 17:83–92.
- Simberloff, D., and M. Rejmánek. 2011. *Encyclopedia of Biological Invasions*. University of California Press, London, UK.
- Strahler, A. N. 1957. Quantitative analysis of watershed geomorphology. *Transactions of the American Geophysical Union* 38:913–920.
- Tadesse, Z. 1997. Breeding season, fecundity, length-weight relationship and condition factor of *Oreochromis niloticus* L. (Pisces: Cichlidae) in Lake Tana, Ethiopia. *SINET: Ethiopian Journal of Science* 20:31–47.
- Teferi, Y., and D. Adamassu. 2002. Length-weight relationship, body condition and sex ratio of tilapia (*Oreochromis niloticus* L.) in Lake Chamo, Ethiopia. *SINET: Ethiopian Journal of Science* 25:19–26.
- Villéger, S., S. Blancheta, O. Beauchard, T. Oberdorffe, and S. Brosse. 2011. Homogenization patterns of the world's freshwater fish faunas. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108:18003–18008.
- Vitule, J. R. S. 2009. Introduction of fishes in Brazilian continental ecosystems: review, comments and suggestions for actions against the almost invisible enemy. *Neotropical Biology and Conservation* 4:111–122.
- Vitule, J. R. S., C. A. Freire, and D. Simberloff. 2009. Introduction of non-native freshwater fish can certainly be bad. *Fish and Fisheries* 10:98–108.

- Westley, P. A. H., and I. A. Fleming. 2011. Landscape factors that shape a slow and persistent aquatic invasion: brown trout in Newfoundland 1883 - 2010. *Diversity and Distributions* 17:566–579.
- Williamson, M. 1996. *Biological invasions*. Chapman & Hall, London, UK.
- Woodford, D. J., C. Hui, D. M. Richardson, and O. L. F. Weyl. 2013. Propagule pressure drives establishment of introduced freshwater fish: quantitative evidence from an irrigation network. *Ecological Application* 23:1926–1937.
- Zenni, R. D., and D. Simberloff. 2013. Number of source populations as a potential driver of pine invasions in Brazil. *Biological Invasions* 15:1623–1639.
- Zippin, C. 1956. An evaluation of the removal method of estimating animal populations. *Biometrics* 12:163–169.

REFERÊNCIAS

- Agostinho, A. A. & T. Penczak, 1995. Populations and production of fish in two small tributaries of the Paraná River, Paraná, Brazil. *Hydrobiologia* 166: 312-153.
- Ahlroth, P., L. V. Alatalo, A. Holopainen, T. Kumpulainen & J. Suhonen, 2003. Founder population size and number of source populations enhance colonization success in waterstriders. *Oecologia* 137: 617-620.
- Arthington, A. H., D. R. Blühdorn & M. Kennard, 1994. Food resource partitioning by *Oreochromis mossambicus*, and two native fishes in a sub-tropical Australian impoundment. In Chou, L. M., A. D. Munro, T. J. Lam, T. W. Chen, L. K. K. Cheong, J. K. Ding, K. K. Hooi, H. W. Khoo, V. P. R. Phang, K. F. Shim & C. H. Tan (eds), *The third asian fisheries forum*. Asian Fisheries Society, Manila: 425-428.
- Attayde, J. L., J. Brasil & R. A. Menescal, 2011. Impacts of introducing Nile tilapia on the fisheries of a tropical reservoir in North-eastern Brazil. *Fisheries Management and Ecology* 18: 437-443.
- Attayde, J. L., N. Okun, J. Brasil, R. Menezes & P. Mesquita, 2007. Impactos da introdução da tilápia do Nilo, *Oreochromis niloticus*, sobre a estrutura trófica dos ecossistemas aquáticos do Bioma Caatinga. *Oecologia Brasiliensis* 11: 450-461.
- Azevedo, R. V., J. C. Fosse-Filho, L. M. Cardoso, D. C. Mattos, M. V. Vidal-Junior & D. R. Andrade, 2015. Economic evaluation of prebiotics, probiotics and symbiotics in juvenile Nile tilapia. *Revista Ciência Agronômica* 46: 72-79.
- Azevedo-Santos, V. M., F. M. Peicice, D. P. Lima-Junior, A. L. B. Magalhães, M. L. Orsi, J. R. S. Vitule & A. A. Agostinho, 2015. How to avoid fish introductions in Brazil: education and information as alternatives. *Natureza & Conservação* 13: 123-132.

- Azevedo-Santos, V. M., O. Rigolin-Sá & F. M. Pelicice, 2011. Growing, losing or introducing? Cage aquaculture as a vector for the introduction of non-native fish in Furnas Reservoir, Minas Gerais, Brazil. *Neotropical Ichthyology* 9: 915-919.
- Bellard, C., P. Cassey & T. M. Blackburn, 2016. Alien species as a driver of recent extinctions. *Biology Letters* 12: 1-4.
- Beveridge, M. C. M. & D. J. Baird, 2000. Diet, feeding and digestive physiology. In Beveridge, M. C. M. & B. J. McAndrew (eds), *Tilapias: Biology and Exploitation*. Kluwer Academic Publishers, the Netherlands: 59-87.
- Bittencourt, L. S., U. R. L. Silva, L. M. A. Silva & M. Tavares-Dias, 2014. Impact of the invasion from Nile tilapia on natives Cichlidae species in tributary of Amazonas River, Brazil. *Biota Amazônia* 3: 88-94.
- Blackburn, T. M., J. L. Lockwood & P. Cassey, 2015. The influence of numbers on invasion success. *Molecular Ecology* 24: 1942-1953.
- Blackburn, T. M., P. Pyšek, S. Bacher, J. T. Carlton, R. P. Duncan, V. Jarosík, J. R. U. Wilson & D. M. Richardson, 2011a. A proposed unified framework for biological invasions. *Trends in Ecology & Evolution* 26: 333-339.
- Blackburn, T. M., T. A. A. Prowse, J. L. Lockwood & P. Cassey, 2013. Propagule pressure as a driver of establishment success in deliberately introduced exotic species: fact or artefact? *Biological Invasions* 15: 1459-1469.
- Blackburn, T. M., T. A. A. Prowse, J. L. Lockwood & P. Cassey, 2011b. Passerine introductions to New Zealand support a positive effect of propagule pressure on establishment success. *Biodiversity and Conservation* 20: 2189-2199.
- Blossey, B. & R. Notzold, 1995. Evolution of Increased Competitive Ability in Invasive Nonindigenous Plants: A Hypothesis. *Journal of Ecology* 83:887-889.

- Bradbeer, S. J., J. Harrington, H. Watson, A. Warraich, A. Shechonge, A. Smith, R. Tamatamah, B. P. Ngatunga, G. F. Turner & M. J. Genner, 2019. Limited hybridization between introduced and Critically Endangered indigenous tilapia fishes in northern Tanzania. *Hydrobiologia* 832: 257-268.
- Britton, J. R. & M. L. Orsi, 2012. Non-native fish in aquaculture and sport fishing in Brazil: economic benefits versus risks to fish diversity in the upper River Paraná Basin. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 22: 555-565.
- Britton, J. R. & R. E. Gozlan, 2013. How many founders for a biological invasion? Predicting introduction outcomes from propagule pressure. *Ecology* 94: 2558-2566.
- Britton, J. R., D. M. Harper & D. O. Oyugi, 2010. Is the fast growth of an equatorial *Micropterus salmoides* population explained by high water temperature? *Ecology of Freshwater Fish* 19: 228-238.
- Brown-Peterson, N. J., D. M. Wyanski, F. Saborido-Rey, B. J. Macewicz & S. K. Lowerre-Barbieri, 2011. A Standardized Terminology for Describing Reproductive Development in Fishes. *Marine and Coastal Fisheries* 3: 52-70.
- Canonico, G. C., A. Arthington, J. K. McCrary & M. L. Thieme, 2005. The effects of introduced tilapias on native biodiversity. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 15: 463-483.
- Casal, C. M. V., 2006. Global documentation of fish introductions: The growing crisis and recommendations for action. *Biological Invasions* 8: 3-11.
- Casimiro, A. C. R., D. A. Z. Garcia, A. P. Vidotto-Magnoni, J. R. Britton, A. A. Agostinho, F. S. Almeida & M. L. Orsi, 2018. Escapes of non-native fish from flooded aquaculture facilities: the case of Paranapanema River, southern Brazil. *Zoologia* 35:e14638.
- Casemiro, F. A. S., D. Bailly, W. J. Graça & A. A. Agostinho, 2018. The invasive potential of tilapias (Osteichthyes, Cichlidae) in the Americas. *Hydrobiologia* 817:133-154.

- Cassey, P., S. Delean, J. L. Lockwood, J. Sadowski & T. M. Blackburn, 2018. Dissecting the null model for biological invasions: A meta-analysis of the propagule pressure effect. *PLOS Biology* 23: 1-16.
- Cassey, P., T. A. A. Prowse & T. M. Blackburn, 2014. A population model for predicting the successful establishment of introduced bird species. *Oecologia* 175: 417-428.
- Cassey, P., T. M. Blackburn, D. Sol, R. P. Duncan & J. L. Lockwood, 2004. Global patterns of introduction effort and establishment success in birds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 271: S405-S408.
- Chakraborty, S. B. & S. Banerjee, 2010. Effect of Stocking Density on Monosex Nile Tilapia Growth during Pond Culture in India. *International Journal of Scientific Research and Innovative Technology* 4: 646-650.
- Colautti, R. I., I. A. Grigorovich & H. J. MacIsaac, 2006. Propagule pressure: a null model for biological invasions. *Biological Invasions* 8: 1023-1037.
- Consuegra, S., N. Phillips, G. Gajardo & C. G. Leaniz, 2011. Winning the invasion roulette: escapes from fish farms increase admixture and facilitate establishment of non-native rainbow trout. *Evolutionary Applications* 4: 660-671.
- Copp, G. H., L. Vilizzi & R. E. Gozlan, 2010. The demography of introduction pathways, propagule pressure and occurrences of non-native freshwater fish in England. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 20: 595-601.
- Copp, G. H., M. Templeton & R. E. Gozlan, 2007. Propagule pressure and the invasion risks of non-native freshwater fishes: a case study in England. *Journal of Fish Biology* 71: 148-159.
- Costa-Pierce, B. A., 2003. Rapid evolution of an established feral tilapia (*Oreochromis* spp.): the need to incorporate invasion science into regulatory structures. *Biological Invasions* 5: 71-84.

- Courtenay, W. R., 1997. Tilapias as non-indigenous species in the Americas: environmental, regulatory and legal issues. In Costa-Pierce, B. A. & J. E. Rakocy (eds), *Tilapia Aquaculture in the Americas*. World Aquaculture Society, Baton Rouge: 18-33.
- Cucherousset, J. & J. D. Olden, 2011. Ecological impacts of non-native freshwater fishes. *Fisheries* 36: 215-230.
- Daga, V. S., T. Debona, V. Abilhoa, E. A. Gubiani & J. R. S. Vitule, 2016. Non-native fish invasions of a Neotropical ecoregion with high endemism: a review of the Iguazu River. *Aquatic Invasions* 11: 209-223.
- Dalzochio, T., G. Z. P. Rodrigues, L. A. R. Simões, M. S. Souza, I. E. Petry, N. B. Andrigueti, G. J. H. Silva, S. B. Silva & G. Gehlen, 2018. *Environmental Science and Pollution Research* 25: 9485-9500
- Diana, J. S., 2009. Aquaculture production and biodiversity conservation. *BioScience* 59: 27-38.
- Dudgeon, D., A. H. Arthington, M. O. Gessner, Z. Kawabata, D. J. Knowler, C. Lévêque, R. J. Naiman, A. H. Prieur-Richard, D. Soto, M. L. Stiassny & C. A. Sullivan, 2006. Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. *Biological Reviews* 81: 163-182.
- Ellender, B. R. & O. L. Weyl, 2014. A review of current knowledge, risk and ecological impacts associated with non-native freshwater fish introductions in South Africa. *Aquatic Invasions* 2:117–132.
- El-Sayed, A. F. M., 2006. *Tilapia culture*. CABI, Wallingford.
- Esmaeili, H. R., A. Teimori, O. W. I. Feridon, K. Abbasi & W. C. Brian, 2015. Alien and invasive freshwater fish species in Iran: Diversity, environmental impacts and management. *Iranian Journal of Ichthyology* 1: 61-72.

- Esselman, P. E., J. J. Schmitter-Soto & J. D. Allan, 2013. Spatiotemporal dynamics of the spread of African tilápias (Pisces: *Oreochromis* spp.) into rivers of northeastern Mesoamerica. *Biological Invasions* 15: 1471-1491.
- FAO, 2018. The state of world fisheries and aquaculture: Meeting the sustainable development goals. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome.
- Fessehaye, Y., A. Kabir, H. Bovenhuis & H. Komen, 2006. Prediction of cannibalism in juvenile *Oreochromis niloticus* based on predator to prey weight ratio, and effects of age and stocking density. *Aquaculture* 255: 314-322.
- Forneck, S. C., F. M. Dutra, C. E. Zacarkim & A. M. Cunico, 2016. Invasion risks by non-native freshwater fishes due to aquaculture activity in a Neotropical stream. *Hydrobiologia* 773: 193-205.
- Froese, R. & D. Pauly, 2019. FishBase. World wide web electronic publication. <http://www.fishbase.org>. Acessado em 20 de março de 2019.
- Garcia, D. A. Z., J. R. Britton, A. P. Vidoto-Magnani & M. L. Orsi, 2018. Introductions of non-native fishes into a heavily modified river: rates, patterns and management issues in the Paranapanema River (Upper Parana' ecoregion, Brazil). *Biological Invasions* 20: 1229-1241.
- Gertzen, E. L., B. Leung & N. D. Yan, 2011. Propagule pressure, Allee effects and the probability of establishment of an invasive species (*Bythotrephes longimanus*). *Ecosphere* 2: 1-17.
- Gherardi, F., 2007. Biological invasions in inland waters: An overview. In Gherardi, F. (ed) *Biological Invaders in Inland Waters: Profiles, Distribution, and Threats*. Springer, New York: 3-25.
- Gozlan, R. E., J. R. Britton, I. G. Cowx & G. H. Copp, 2010. Current understanding on non-native freshwater fish introductions. *Journal of Fish Biology* 76: 751-786.

- Grammer, G. L., W. T. Slack, M. S. Peterson & M. A. Dugo, 2012. Nile tilapia *Oreochromis niloticus* (Linnaeus, 1758) establishment in temperate Mississippi, USA: multi-year survival confirmed by otolith ages. *Aquatic Invasion* 3: 367-376.
- Gu, D. E., G. M. Ma, Y. J. Zhu, M. Xu, D. Luo, Y. Y. Li, H. Wei, X. D. Um, J. R. Luo & Y. C. Huo, 2015. The impacts of invasive Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) on the fisheries in the main rivers of Guangdong Province, China. *Biochemical Systematics and Ecology* 59: 1-7.
- Gubiani, E. A., R. Ruaro, V. R. Ribeiro, A. C. A. Eichelberger, R. F. Bogoni, A. D. Lira, D. Cavalli, P. A. Piana & W. J. Graça, 2018. Non-native fish species in Neotropical freshwaters: how did they arrive, and where did they come from? *Hydrobiologia* 817: 57-69.
- Guedes, K. T., P. Sánchez-Jerez, G. González-Lorenzo & A. B. Hernández, 2009. Detecting the degree of establishment of a non-indigenous species in coastal ecosystems: sea bass *Dicentrarchus labrax* escapes from sea cages in Canary Islands (Northeastern Central Atlantic). *Hydrobiologia* 623: 203-212.
- Gutierrez, S. M. M., J. R. S. Vitule, C. A. Freire & V. Prodocimo, 2013. Physiological tools to predict invasiveness and spread via estuarine bridges: tolerance of Brazilian native and worldwide introduced freshwater fishes to increased salinity. *Marine & Freshwater Research* 65: 425-436.
- Holway, D. A., 1998. Factors governing rate of invasion: a natural experiment using Argentine ants. *Oecologia* 115: 206-212.
- Holzbach, A. J., E. A. Gubiani & G. Baumgartner, 2009. *Iheringichthys labrosus* (Siluriformes: Pimelodidae) in the Piquiri River, Paraná, Brazil: population structure and some aspects of its reproductive biology. *Neotropical Ichthyology* 7: 55-64.

- Hussain, M. G., 2004. Farming of tilapia: Breeding plans, mass seed production and aquaculture techniques. Habiba Akter Hussain, Mymensingh.
- IBGE – Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, 2017. Produção da Pecuária Municipal 2016. IBGE, Rio de Janeiro.
- Inuwa, B., 2013. Fecundity and length relationship of fish species collected from jakara dam, kano, Nigeria. *Journal of Biological Sciences and Bioconservation* 5: 143-153.
- Keller, R. P., P. S. E. Z. Ermgassen & D. C. Aldridge, 2009. Vectors and Timing of Freshwater Invasions in Great Britain. *Conservation Biology* 6: 1526-1534.
- Ketola, T., K. Saarinen & L. Linström, 2017. Propagule pressure increase and phylogenetic diversity decrease community's susceptibility to invasion. *BMC Ecology* 17: 1-6.
- Kolar, C. S. & D. M. Lodge, 2001. Progress in invasion biology: predicting invaders. *Trends in Ecology & Evolution* 16: 199-204.
- Kolding, J., 1993. Population dynamics and life-history styles of Nile tilapia, *Oreochromis niloticus*, in Ferguson's Gulf, Lake Turkana, Kenya. *Environmental Biology of Fishes* 37:25-46.
- Latini, A. O., L. T. Oporto, D. P. Lima-Junior, D. C. Resende & R. O. Latini, 2016. Peixes. In Latini, A. O., D. C. Resende, V. B. Pombo & L. Coradin, (org), *Espécies exóticas invasoras de águas continentais no Brasil*. MMA, Brasília: 295-581.
- Leprieur, F., O. Beauchard, S. Blanchet, T. Oberdorff & S. Brosse, 2008. Fish invasions in the world's river systems: When natural processes are blurred by human activities. *PLOS Biology* 6: 404-410.
- Lima, L. B., F. J. M. Oliveira, H. C. Giacomini & D. P. Lima-Junior, 2018. Expansion of aquaculture parks and the increasing risk of non-native species invasions in Brazil. *Reviews in Aquaculture* 10: 111-122.

- Lima-Junior, D. P., A. L. B. Magalhães, F. M. Pelicice, J. R. S. Vitule, V. M. Azevedo-Santos, M. L. Orsi, D. Simberloff & A. A. Agostinho, 2018. Aquaculture expansion in Brazilian freshwaters against the Aichi Biodiversity Targets. *Ambio* 47: 427-440.
- Linde, A. R., J. I. Izquierdo, J. C. Moreira & E. Garcia-Vazquez, 2008. Invasive tilapia juveniles are associated with degraded river habitats. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 18: 891-895.
- Lockwood J. L., M. F. Hoopes & M. P. Marchetti, 2007. *Invasion Ecology*. Blackwell, Malden.
- Lockwood J. L., P. Cassey & T. M. Blackburn, 2009. The more you introduce the more you get: the role of colonization and propagule pressure in invasion ecology. *Diversity and Distributions* 15: 904-910.
- Lockwood, J. L., P. Cassey & T. Blackburn, 2005. The role of propagule pressure in explaining species invasions. *Trends in Ecology and Evolution* 20: 223-228.
- Lövei, G. L., T. M. Lewinsohn & the Biological Invasions in Megadiverse Regions Network, 2012. Megadiverse developing countries face huge risks from invasives. *Trends in Ecology & Evolution* 27: 2-3.
- Lowe, M. R., W. Wu, M. S. Peterson, N. J. Brown-Peterson, W. T. Slack & P. J. Schofield, 2012. Survival, Growth and Reproduction of Non-Native Nile Tilapia II: Fundamental Niche Projections and Invasion Potential in the Northern Gulf of Mexico. *PLOS One* 7: 1-10.
- Lowe-McConnell, R. H., 2000. The roles of tilapias in ecosystems. In Beveridge, M. C. M. & B. J. McAndrew (eds), *Tilapias: Biology and Exploitation*. Kluwer Academic Publishers, the Netherlands: 129-162.
- Lundstedt, L. M., J. H. Leonhardt & A. L. Dias, 1997. Alterações morfométricas induzidas pela reversão sexual em tilápia do Nilo *Oreochromis niloticus* (Linnaeus, 1757). *Unimar* 19: 461-472.

- MacDougall, A. S., B. Gilbert & J. M. Levine, 2009. Plant invasions and the niche. *J Ecol* 97: 609-615.
- Maceda-Veiga, A., A. J. Green & A. Sostoa, 2014. Scaled body-mass index shows how habitat quality influences the condition of four fish taxa in north-eastern Spain and provides a novel indicator of ecosystem health. *Freshwater Biology* 59: 1145-1160.
- Magalhães, A. L. B. & C. M. Jacobi, 2013. Asian aquarium fishes in a Neotropical biodiversity hotspot: impeding establishment, spread and impacts. *Biological Invasions* 15:2157-2163.
- Magalhães, A. L. B. & C. M. Jacobi, 2017. Colorful invasion in permissive Neotropical ecosystems: establishment of ornamental non-native poeciliids of the genera *Poecilia/Xiphophorus* (Cyprinodontiformes: Poeciliidae) and management alternatives. *Neotropical Ichthyology* 15: e160094.
- Magalhães, A. L. B., L. Casatti & J. R. S. Vitule, 2011. Alterações no Código Florestal Brasileiro Favorecerão Espécies Não-nativas de Peixes de Água Doce. *Natureza e Conservação* 9: 121-124.
- Martin, C. W., M. M. Valentine & J. F. Valentine, 2010. Competitive interactions between invasive Nile tilapia and native fish: the potential for altered trophic exchange and modification of food webs. *PLOS One* 5: 1-6.
- McKinney, M. L. & J. L. Lockwood, 1999. Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends in ecology & evolution*, 14: 450-453.
- Mireku, K. K., J. Blay & K. Yankson, 2016. Reproductive biology of Blackchin tilapia, *Sarotherodon melanotheron* (Pisces: Cichlidae) from Brimsu Reservoir, Cape Coast, Ghana. *International Journal of Fisheries and Aquaculture* 8: 42-54.
- Morris, W. F. & D. F. Doak, 2002. *Quantitative Conservation Biology: The Theory and Practice of Population Viability Analysis*. Sinauer Associates Inc., Sunderland.

- Nandlal, S. & T. Pickering, 2004. Tilapia fish farming in Pacific Island countries. Vol. 2: Tilapia Grow-out in Ponds. SPC, Secretariat of the Pacific Community, Noumea.
- Neumann, E., T. C. R. D. Koberstein & F. M. S. Braga, 2009. Desempenho de três linhagens de tilápia submetidas ao tratamento com 17- α -metiltestosterona em condições ambientais não controladas. *Revista Brasileira de Zootecnia* 38: 973-979.
- Offem, B. O., Y. Akegbejo-Samsons & I. T. Omoniyi, 2007. Biological assessment of *Oreochromis niloticus* (Pisces: Cichlidae; Linne, 1958) in a tropical floodplain river. *African Journal of Biotechnology* 6: 1966-1971.
- Orsi, M. L. & A. A. Agostinho, 1999. Introdução de peixes por escape acidental de tanques de cultivo em rios da Bacia do Rio Paraná. *Revista Brasileira de Zoologia* 16: 557-560.
- Orsi, M. L. & J. R. Britton, 2014. Long-term changes in the fish assemblage of a neotropical hydroelectric reservoir. *Journal of Fish Biology* 84: 1964-1970.
- Ortega, J. C. G., H. F. Júlio-Jr., L. C. Gomes & A. A. Agostinho, 2015. Fish farming as the main driver of fish introductions in Neotropical reservoirs. *Hydrobiologia* 746: 147-158.
- Ota, R. R., G. C. Deprá, W. J. Graça & C. S. Pavanelli, 2018. Peixes da planície de inundação do alto rio Paraná e áreas adjacentes: revised, annotated and updated. *Neotropical Ichthyology* 16: e170094.
- Pavanelli, C. S., W. J. Graça, C. H. Zawadzki, H. A. Britski, A. P. Vidotti, G. S. Avelinos & S. Veríssimo, 2007. Fishes from the Corumbá Reservoir, Paranaíba River drainage, upper Paraná River basin, State of Goiás, Brazil. *Check List* 3: 58-64.
- Pedroza-Filho, M. X., R. M. Valadão-Flores, A. O. Rodrigues & F. P. Rezende, 2015. Análise comparativa de resultados econômicos dos polos piscicultores no segundo trimestre de 2015. EMBRAPA Pesca e Aquicultura, Palmas.
- Peig, J. & A. J. Green, 2009. New perspectives for estimating body condition from mass/length data: the scaled mass index as an alternative method. *Oikos* 118: 1883-1891.

- Peig, J. & A. J. Green, 2010. The paradigm of body condition: a critical reappraisal of current methods based on mass and length. *Functional Ecology* 24: 1323-1332.
- Pelicice, F. M., J. R. S. Vitule, D. P. Lima Junior, M. L. Orsi & A. A. Agostinho, 2014. A serious new threat to Brazilian freshwater ecosystems: the naturalization of nonnative fish by decree. *Conservation Letters* 7: 55-60.
- Pelicice, F. M., V. M. Azevedo-Santos, J. R. S. Vitule, M. L. Orsi, D. P. Lima-Junior, A. L. B. Magalhães, P. S. Pompeu, M. Petrere-Jr. & A. A. Agostinho, 2017. Neotropical freshwater fishes imperilled by unsustainable policies. *Fish and Fisheries* 18: 1119-1133.
- Peterson, M. S., W. T. Slack, N. J. Brown-Peterson & J. L. McDonald, 2004. Reproduction in Nonnative Environments: Establishment of Nile Tilapia, *Oreochromis niloticus*, in Coastal Mississippi Watersheds. *Copeia* 4: 842-849.
- Phelps, R. P. & T. J. Popma, 2000. Sex reversal of tilapia. In Costa-Pierce, B. A. & J. E. Rakocy (eds), *Tilapia Aquaculture in the Americas*. World Aquaculture Society, Louisiana: 34-59.
- Pianka, E. R., 2000. *Evolutionary ecology*. 6 ed. Addison Wesley Longman, San Francisco.
- PTI – Parque Tecnológico Itaipu, 2018. Oeste do Paraná em números. PTI, Foz do Iguaçu.
- Ribeiro, V. R., E. A. Gubiani & A. M. Cunico, 2018. Occurrence of non-native fish species in a neotropical river under the influence of aquaculture activities. *Boletim do Instituto de Pesca* 44: 80-90.
- Ricciardi, A., T. M. Blackburn, J. T. Carlton, J. T. A. Dick, P. E. Hulme, J. C. Iacarella, J. M. Jeschke, A. M. Liebhold, J. L. Lockwood, H. J. MacIsaac, P. Pyšek, D. M. Richardson, G. M. Ruiz, D. Simberloff, W. J. Sutherland, D. A. Wardle & D. C. Aldridge, 2017. Invasion Science: A Horizon Scan of Emerging Challenges and Opportunities. *Trends in Ecology & Evolution* 32: 464-474.

- Richardson, D. M., P. Pyšek, M. Rejmánek, M. G. Barbour, F. D. Panetta & C. J. West, 2000. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and Distributions* 6: 93-107.
- Rius, M. & J. A. Darling, 2014. How important is intraspecific genetic admixture to the success of colonising populations? *Trends in Ecology and Evolution* 29: 233-242.
- Ruaro, R., R. P. Mormul, E. A. Gubiani, P. A. Piana, A. M. Cunico & W. J. Graça, 2018. Non-native fish species are related to the loss of ecological integrity in Neotropical streams: a multimetric approach. *Hydrobiologia* 817: 413-430.
- Schofield, P. J., M. S. Peterson, M. R. Lowe, N. J. Brown-Peterson & W. T. Slack, 2011. Survival, growth and reproduction of non-indigenous Nile tilapia, *Oreochromis niloticus* (Linnaeus 1758). I. Physiological capabilities in various temperatures and salinities. *Marine and Freshwater Research* 62: 439-449.
- SEAB – Secretaria de Estado de Agricultura e Abastecimento, 2018. Piscicultura: Análise da conjuntura. SEAB, Curitiba.
- Sepúlveda, M., I. Arismendi, D. Soto, F. Jara & F. Farias, 2013. Escaped farmed salmon and trout in Chile: incidence, impacts, and the need for an ecosystem view. *Aquaculture Environment Interactions* 4: 273-283.
- Shuai, F., X. Li, Y. Li, L. Jie, Y. Jiping & S. Lek, 2015. Forecasting the invasive potential of Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) in a large subtropical river using a univariate approach. *Fundamental and Applied Limnology* 187: 165-176.
- Signorile, A. L., J. Wang, P. W. W. Lurz, S. Bertolino, C. Carbone & D. C. Reuman, 2014. Do founder size, genetic diversity and structure influence rates of expansion of North American grey squirrels in Europe? *Diversity and Distributions* 20: 918-930.
- Simberloff, D., 2009. The Role of Propagule Pressure in Biological Invasions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 40: 81-102.

- Simberloff, D. & M. Rejmánek, 2011. Encyclopedia of Biological Invasions. University of California Press, London.
- Simberloff, D., 2003. How much information on population biology is needed to manage introduced species? *Conservation Biology* 17: 83-92.
- Simberloff, D., 2014. Biological invasions: What's worth fighting and what can be won? *Ecological Engineering* 65: 112-121.
- Strahler, A. N., 1957. Quantitative analysis of watershed geomorphology. *Transactions of the American Geophysical Union* 38: 913-920.
- Strayer, D. L., V. T. Eviner, J. M. Jeschke & M. L. Pace, 2006. Understanding the long-term effects of species invasions. *Trends in Ecology and Evolution* 21: 645-651.
- Tadesse, Z., 1997. Breeding season, fecundity, length-weight relationship and condition factor of *Oreochromis niloticus* L. (Pisces: Cichlidae) in Lake Tana, Ethiopia. *SINET: Ethiopian Journal of Science* 20: 31-47.
- Teferi, Y. & D. Adamassu, 2002. Length-weight relationship, body condition and sex ratio of tilapia (*Oreochromis niloticus* L.) in Lake Chamo, Ethiopia. *SINET: Ethiopian Journal of Science* 25: 19-26.
- Vastos, I. N., Y. Kotzamanis, M. Henry, P. Angelidis & M. N. Alexis, 2010. Monitoring stress in fish by applying image analysis to their skin mucous cells. *European Journal of Histochemistry* 54: 107-111.
- Vazzoler, A. E. A. M., 1996. *Biologia da reprodução de peixes teleósteos: teoria e prática*. Eduem, Maringá.
- Villéger, S., S. Blancheta, O. Beauchard, T. Oberdorff & S. Brosse, 2011. Homogenization patterns of the world's freshwater fish faunas. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108: 18003-18008.

- Vitule J. R. S., F. Skóra & V. Abilhoa, 2012. Homogenization of freshwater fish faunas after the elimination of a natural barrier by a dam in Neotropics. *Diversity and Distributions* 18: 111-120.
- Vitule, J. R. S., 2009. Introduction of fishes in Brazilian continental ecosystems: review, comments and suggestions for actions against the almost invisible enemy. *Neotropical Biology and Conservation* 4: 111-122.
- Vitule, J. R. S., C. A. Freire & D. Simberloff., 2009. Introduction of non-native freshwater fish can certainly be bad. *Fish and Fisheries* 10: 98-108.
- Von-Holle, B. & D. Simberloff, 2005. Ecological resistance to biological invasion overwhelmed by propagule pressure. *Ecology* 12: 3212-3218.
- Wang, S., C. Liu, J. Wu, C. Xu, J. Zhang, C. Bai, X. Gao, X. Liu, X. Li, W. Zhu & Y. Li, 2019. Propagule pressure and hunting pressure jointly determine genetic evolution in insular populations of a global frog invader. *Scientific Reports* 9:448.
- Westley, P. A. H. & I. A. Fleming, 2011. Landscape factors that shape a slow and persistent aquatic invasion: brown trout in Newfoundland 1883 - 2010. *Diversity and Distributions* 17: 566-579.
- Williamson, M. & A. Fitter, 1996. The varying success of invaders. *Ecology* 77: 1661-1666.
- Williamson, M., 1996. *Biological invasions*. Chapman & Hall, London.
- Wonham, M. J., J. E. Byers, E. D. Grosholz & B. Leung, 2013. Modeling the relationship between propagule pressure and invasion risk to inform policy and management. *Ecological Applications* 23: 1691-706.
- Woodford, D. J., C. Hui, D. M. Richardson & O. L. F. Weyl, 2013. Propagule pressure drives establishment of introduced freshwater fish: quantitative evidence from an irrigation network. *Ecological Application* 23: 1926-1937.

Zenni, R. D. & D. Simberloff, 2013. Number of source populations as a potential driver of pine invasions in Brazil. *Biological Invasions* 15: 1623-1639.

Zippin, C., 1956. An evaluation of the removal method of estimating animal populations. *Biometrics* 12: 163-169.

ANEXO I – Material Suplementar – Capítulo I

Procedimentos experimentais

Os experimentos foram conduzidos na Universidade Federal do Paraná – Setor Palotina, na estrutura experimental do Laboratório de Carcinicultura (LABCAR), na cidade de Palotina, região Oeste do estado do Paraná, Sul do Brasil. Os experimentos foram conduzidos ao ar livre, em mesocosmos com capacidade para 310 litros (Figura A1). Cada mesocosmo foi preenchido com 10 cm de sedimento argiloso e coberto com tela para evitar que os peixes pulem para fora dos tanques. Devido ao comportamento territorialista da espécie, estruturas de PVC (canos de 100 mm; 30 cm de comprimento) foram adicionadas aos mesocosmos para fornecer refúgio aos peixes e evitar comportamento agonístico (Figuras A2 e A3).

Os indivíduos adultos de *O. niloticus* foram submetidos ao processo de sexagem e as fêmeas foram marcadas antes de serem alocados nas unidades experimentais (Figura A4 e A5). Ao final dos experimentos, todos os indivíduos foram submetidos à biometria e evisceração (Figuras A6 e A7).



FIGURA A1 - Estrutura de mesocosmos utilizada para os experimentos manipulando tamanho e número de propágulos.

FONTE: O autor (2019).



FIGURA A2 – Refúgios adicionados aos mesocosmos.

FONTE: O autor (2019).



FIGURA A3 – Mesocosmo experimental.

FONTE: O autor (2019).



FIGURA A4 – Exemplar macho de Tilápia-do-Nilo *Oreochromis niloticus* utilizado em ensaio experimental.

FONTE: O autor (2019).

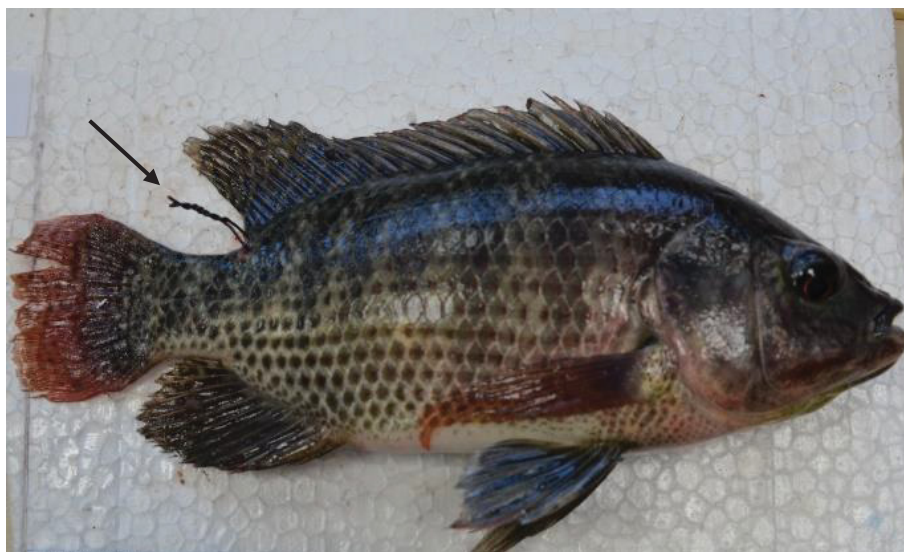


FIGURA A5 - Exemplar fêmea de Tilápia-do-Nilo *Oreochromis niloticus* utilizado em ensaio experimental (a seta indica a marcação colocada nas fêmeas para diferenciação sexual).

FONTE: O autor (2019).



FIGURA A6 - Realização de biometria final dos peixes submetidos aos experimentos de pressão de propágulos.

FONTE: O autor (2019).



FIGURA A7 - Realização de biometria final e evisceração dos peixes submetidos aos experimentos de pressão de propágulos.

FONTE: O autor (2019).

Diagramas esquemáticos dos *designs* experimentais.

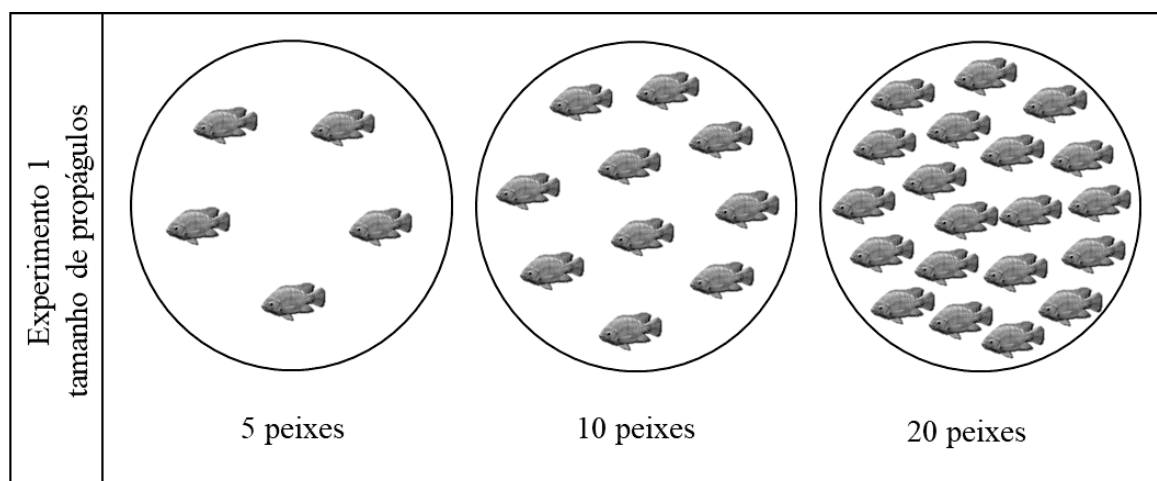


FIGURA A8 – Diagrama esquemático do *design* experimental manipulando tamanho de propágulos, com duração de 93 dias. Três níveis de pressão de propágulos foram aplicados.

FONTE: O autor (2019).

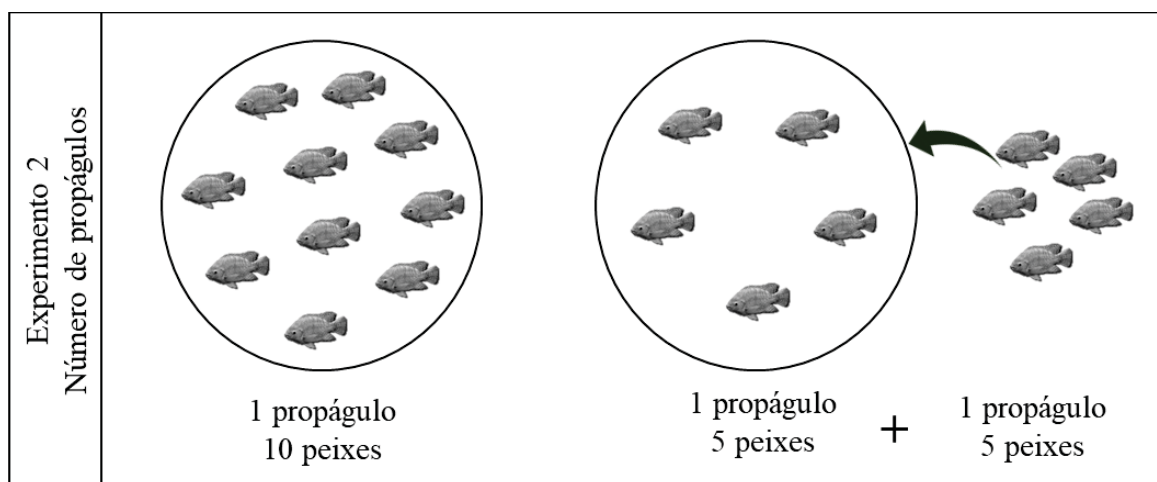


FIGURA A9 – Diagrama esquemático do *design* experimental manipulando número de propágulos, com duração de 46 dias. No primeiro tratamento houve introdução de um propágulo (10 peixes) no início do experimento; no segundo tratamento houve introdução de um propágulo (5 peixes) no início do experimento e uma nova introdução após 23 dias.

FONTE: O autor (2019).

ANEXO II - Material Suplementar – Capítulo II

Metodologia para identificação e marcação dos tanques de produção.

Os tanques de piscicultura foram identificados e medidos a partir de imagens de satélite do programa Google Earth Pro[®] (Figura A10).



FIGURA A10 – Imagens do Google Earth Pro[®] utilizadas para calcular o percentual de ocupação aquícola nas microbacias: a) identificação de tanques de aquicultura na área da microbacia; e b) medição da área de lâmina d'água dos tanques.

FONTE: O autor (2019).

Fotografias das amostragens de campo



FIGURA A11 - Rede de multifilamento delimitando o segmento de amostragem nos riachos.

FONTE: O autor (2019).



FIGURA A12 - Procedimento de amostragem utilizando equipamento de pesca elétrica.

FONTE: O autor (2019).



FIGURA A13 - Espécimes coletados em riacho com atividade aquícola na área de sua microbacia, incluindo a espécie não-nativa *Oreochromis niloticus*.

FONTE: O autor (2019).



FIGURA A14 – Espécime adulto de *Oreochromis niloticus* capturado em riacho submetido à pressão de propágulos pela aquicultura.

FONTE: O autor (2019).

ANEXO III - FLUXOGRAMA FINAL: A imagem mostra um resumo dos resultados dos dois capítulos apresentados nesta tese. Caixas tracejadas indicam os resultados obtidos nos estudos experimentais e de campo. A caixa pontilhada indica as possíveis consequências dos resultados.

