

UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA
INSTITUTO DE BOLOGIA - INBIO

PEDRO AUGUSTO OLIVEIRA

**CONSERVADORISMO DE NICHOS EM CENÁRIOS DE INVASÕES BIOLÓGICAS:
DÉCAPODES COMO MODELOS DE ESTUDO**

UBERLÂNDIA
2023

UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA
INSTITUTO DE BOLOGIA - INBIO

PEDRO AUGUSTO OLIVEIRA

**CONSERVADORISMO DE NICHOS EM CENÁRIOS DE INVASÕES BIOLÓGICAS:
DÉCAPODES COMO MODELOS DE ESTUDO**

Trabalho de Conclusão de Curso
apresentado ao Instituto de Biologia da
Universidade Federal de Uberlândia como
requisito parcial para obtenção do título de
bacharel em Ciências Biológicas.

Orientador: Prof^a. Dr^a. Ariádine Cristine de
Almeida

Coorientador: Dr. Douglas Fernandes
Rodrigues Alves

UBERLÂNDIA
2023

AGRADECIMENTOS

Não poderia começar os agradecimentos sem falar de minha família, fundamentais em todo o meu processo de formação. Agradeço-lhes por todo o incentivo e apoio em seguir meus sonhos e por terem me proporcionado o melhor que poderiam me dar. Aos meus pais, irmã, avô e tios um grande obrigado! É um privilégio ter vocês em minha vida!

Agradeço aos grandes amigos que a UFU me deu. Aos meus queridos amigos da turma 88 e 90, aos queridos petianos que convivi durante todo o meu período no PET Biologia, aos amigos da Universidade de Aveiro e aos meus amigos de infância que continuam fazendo da minha vida algo incrível. Carrego comigo um pouco de cada um de vocês e me sinto grato por todos os momentos únicos que compartilhamos juntos.

Agradeço também a todos os colegas do Laboratório de Ecologia de Ecossistemas Aquáticos da UFU por toda a parceria nesse processo de pesquisa tão enriquecedor, principalmente aos meus queridos orientadores Douglas e Ariádine, por todo o aprendizado e amizade que me ofereceram. Vocês fizeram dessa experiência algo muito leve e significativo. Com vocês sinto o oceano perto de mim, mesmo com ele estando a muitos quilômetros de distância!

Por fim, agradeço ao Instituto de Biologia e todo o seu quadro de funcionários e docentes por toda minha formação nesses últimos cinco anos, e, não menos importante, ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela bolsa de incentivo oferecida no último ano para a realização da presente pesquisa.

“The sea, once it casts its spell, holds
one in its net of wonder forever.”

(JACQUES YVES COUSTEAU)

RESUMO

Invasões biológicas são ótimos objetos de estudo para avaliar dinâmicas de nicho ecológico de espécies. Nesse sentido, os crustáceos decápodes possuem diversos registros de se tornarem invasores em diferentes pontos do globo, provando seu alto potencial invasor de acordo com suas características biológicas generalistas. Logo, no presente estudo foram criados modelos ecológicos para a área nativa e invadida de nove espécies invasoras de decápodes marinhos, a partir dos quais observou-se os pontos de maior adequabilidade ambiental em cada modelo. A partir disso os modelos foram sobrepostos para avaliar a hipótese do conservadorismo de nicho nas áreas invadidas, isto é, se o nicho das espécies sobre uma alteração a partir da colonização de novas áreas. Apenas três espécies mantiveram seu nicho equivalente entre as áreas, o que divergiu nas outras seis espécies. Foi possível identificar padrões relacionados à latitude e variação de temperatura como fatores de influência na expansão de nicho das espécies analisadas, em que espécies com ocorrência fora de áreas tropicais e com maiores variações de temperatura em sua área de invasão divergiram seus nichos. Além de nos responder questões sobre a dinâmica de nicho em cenários de invasões biológicas, tais resultados são importantes considerando o atual panorama de aquecimento global, indicando que espécies de áreas temperadas podem se adaptar melhor a essas condições e possivelmente se sobrepor a espécies de áreas tropicais, que estariam mais fragilizadas por sua menor amplitude de nicho.

Palavras-chave: nicho ecológico; conservação de nicho; modelos ecológicos; espécies invasoras; invasões biológicas; decápodes; aquecimento global; amplitude de nicho.

ABSTRACT

Biological invasions are great objects of study to evaluate species ecological niche dynamics. In this sense, decapod crustaceans have several records of becoming invaders in different parts of the globe, proving their high invasive potential according to their generalist biological characteristics. Therefore, in the present study, ecological models were created for the native and invaded areas of nine invasive species of marine decapods, from which the points of greatest environmental suitability in each model were observed. From this, the models were superimposed to evaluate the hypothesis of niche conservatism in the invaded areas, that is, if the niche of the species on an alteration from the colonization of new areas. Only three species maintained their equivalent niche between areas, which differed in the other six species. It was possible to identify patterns related to latitude and temperature variation as influencing factors in the niche expansion of the analyzed species, in which species occurring outside tropical areas and with greater temperature variations in their area of invasion diverged their niches. In addition to answering questions about niche dynamics in biological invasion scenarios, such results are important considering the current global warming outline, indicating that species from temperate areas can better adapt to these conditions and possibly overlap with species from tropical areas, which would be more fragile due to their smaller niche breadth.

Keywords: ecological niche; niche conservation; ecological models; invasive species; biological invasions; decapods; global warming; niche breadth.

SUMÁRIO

1 Introdução.....	9
2 Justificativa.....	11
3 Objetivos	11
3.1- Objetivo Geral	11
3.2- Objetivos Específicos.....	12
4 Metodologia	12
5 Resultados	14
5.1- Padrão geral dos Modelos de Nicho Ecológico (MNE)	14
5.2- Padrões de Modelos de nicho ecológico por espécie	18
5.2.1- <i>Callinectes sapidus</i>	18
5.2.2- <i>Charybdis (Charybdis) helleri</i>	18
5.2.3- <i>Portunus pelagicus</i>	19
5.2.4- <i>Penaeus aztecus</i>	19
5.2.5- <i>Penaeus monodon</i>	20
5.2.6- <i>Carcinus maenas</i>	20
5.2.7- <i>Hemigrapsus sanguineus</i>	20
5.2.8- <i>Paralithodes camtschaticus</i>	21
5.2.9- <i>Percnon gibbesi</i>	21
5.3 – Padrões de sobreposição de nicho por espécie.....	28
5.3.1 – <i>Callinectes sapidus</i>	28
5.3.2 – <i>Carcinus maenas</i>	29
5.3.3 - <i>Penaeus aztecus</i>	30
5.3.4- <i>Paralithodes camtschaticus</i>	32
5.3.5- <i>Percnon gibbesi</i>	33
5.3.6 - <i>Hemigrapsus sanguineus</i>	35
5.3.7- <i>Penaeus monodon</i>	36
5.3.8 - <i>Portunus pelagicus</i>	37
5.3.9 - <i>Charybdis (Charybdis) helleri</i>	39
5.4 – Panorama geral.....	40
6 Discussão	42
7 Conclusão.....	46
Referências.....	47

1 Introdução

Segundo Hutchinson (1978), nicho corresponde ao conjunto “n-dimensional” de condições bióticas e abióticas no qual uma espécie ou população mantém um crescimento positivo, ou seja, o número de nascimentos ultrapassa o número de mortes. Nesta conjuntura, cada espécie possui uma amplitude de nicho na qual suporta esse crescimento positivo de acordo com seus papéis funcionais no ecossistema e suas divisões nesse. Assim, temos duas definições de nicho que consideram esses aspectos, os chamados nicho fundamental e nicho realizado. O nicho fundamental corresponde àquele definido levando em conta características genéticas e fisiológicas da espécie, enquanto o nicho realizado já engloba a influência de fatores ecológicos, como relações interespecíficas, barreiras físicas, entre outros (PERMAN et al., 2008). Esses conceitos possuem importância no campo da biologia, já que nos ajudam a entender uma série de processos biológicos e ambientais, como a distribuição e abundância de espécies, uso de recursos e processos evolutivos (CASCADDEN et al., 2020).

Nesse cenário, há diversos debates sobre a dinâmica de nicho no espaço ao longo do tempo, isto é, se existe uma variação na amplitude de nicho de espécies a partir do momento em que colonizam novas áreas (PERMAN et al., 2008). Uma das hipóteses mais conhecidas quando analisamos essa temática é chamada de hipótese do conservadorismo de nicho, a qual nos diz que espécies tendem a manter seus nichos pouco alterados em uma escala evolutiva de tempo (PETERSON et al., 1999). Essa hipótese é considerada de suma importância nos campos da ecologia e conservação, pois nos ajuda a explicar aspectos como padrões de riqueza de espécies, assembleia de comunidades, funções ecossistêmicas, respostas a mudanças climáticas, entre outros (WIENS et al., 2010).

Considerando isso, invasões biológicas são uma oportunidade de analisar a dinâmica de nicho de espécies. No processo de invasão, uma espécie invasora coloniza um novo ambiente, se habituando às suas especificidades, levando em conta fatores bióticos e abióticos. Isso leva, conseqüentemente, à uma interferência em seu nicho ecológico, que pode se manter, expandir ou contrair-se (LIU et al., 2020). Nesse contexto, falar sobre conservação de nicho é importante na medida em que esse conceito nos ajuda a prever, com base na amplitude de áreas nativas, potenciais

espécies invasoras, suas áreas de invasão e como ocorreria esse processo nessas regiões (WIENS & GRAHAM, 2005). Porém, especialmente nesses casos, essa hipótese ainda é bastante debatida, e divide opiniões por apresentar diferentes tipos de evidências que a corroboram ou vão contra suas definições (PERMAN et al., 2008).

Em uma revisão de estudos, considerando cenários de invasão, feita por Liu et al. (2020), pode-se perceber uma rejeição da hipótese do conservadorismo de nicho em cerca de 63% das 434 espécies analisadas em 86 estudos. Espécies aquáticas foram as que mais apresentaram esses resultados, em que cerca de 79% dos estudos que consideravam esse grupo, a hipótese foi rejeitada. Isso, segundo a pesquisa, indica possíveis casos de expansão de nicho, relacionando esse fato ao grande potencial de colonizar novas áreas apresentado por esse grupo de organismos. No entanto, os autores consideram que muitos desses estudos demonstraram falhas técnicas, como, por exemplo, houve casos de resultados contrastantes de uma mesma espécie em estudos diferentes.

Os crustáceos da ordem Decapoda constituem um dos principais grupos de invertebrados encontrados em comunidades bentônicas e planctônicas de ambientes aquáticos. Além de desempenhar diversos papéis ecológicos em seus ecossistemas, possuem importância econômica, visto sua elevada exploração e consumo nas indústrias pesqueira e de alimentos. Hoje, no entanto, estão entre as espécies com maior potencial invasor devido a sua plasticidade biológica e comportamental, com diversos casos de invasão já documentados em todo o mundo (WEIS, 2009). Esses processos de invasão se devem principalmente por meio de ações humanas como responsáveis pelos principais meios de dispersão dessas espécies para áreas não-nativas, dentre os quais se destacam o desenvolvimento da aquicultura, a construção de canais e o aumento do transporte marítimo, no qual o mecanismo mais efetivo para a introdução dessas espécies exóticas é a água de lastro (RODRÍGUEZ & SUÁREZ, 2001).

Processos de invasão carregam consigo um alto risco para ecossistemas colonizados, ameaçando recursos naturais, a biodiversidade local, como também podem gerar danos humanos relacionados à economia e saúde (RICCIARDI, 2013). Como exemplo dessa situação no grupo em destaque, temos a espécie *Carcinus maenas*, conhecida popularmente como caranguejo-verde. Nativa de áreas do Atlântico Oriental que compreendem os mares lusitano e do norte europeu, essa espécie é considerada invasora em diversas partes do globo (HOWARD et al., 2018).

Nesse cenário, já foram registrados diversos impactos negativos relacionados à sua colonização. Na região da Nova Escócia, no Canadá, esses animais estão relacionados à destruição de habitats ricos em *Zostera*. Da mesma forma, na Tasmânia, outra região invadida pela espécie, observou-se um aumento significativo na predação de *Katylisia scalarina*, uma espécie de amêijoia com valor econômico na indústria pesqueira da região. Também há outros registros de impactos negativos em populações de peixes e decápodes de outras espécies em áreas não-nativas (GARBARO et al., 2014; WALTON et al., 2002; ENS et al., 2022).

2 Justificativa

Estudos envolvendo a dinâmica de nicho de espécies se tornam essenciais em um mundo em constante transformação. Nos últimos anos, estamos enfrentando profundas alterações globais relacionadas principalmente ao aquecimento global, resultado da constante exploração de recursos naturais pela humanidade. Nesse contexto, com o aumento das temperaturas no globo, descrever e entender como os nichos de espécies reagem e se moldam diante dessa realidade, ao longo do espaço e tempo, é de grande importância (GUINAN et al., 2014). Além disso, com o crescente aumento de casos de invasões biológicas em ambientes marinhos nas últimas décadas, estudos como esse nos ajudam a compreender como esses eventos se distribuem ao redor do globo de acordo com padrões ambientais (WEIS, 2009).

Por fim, falando especificamente sobre a hipótese de conservadorismo de nicho, ainda há controvérsia sobre a sua confirmação, já que há estudos que apresentam divergências quanto aos resultados que a corroboram (LIU et al., 2020). Ao testa-la, na presente pesquisa, podemos contribuir na elucidação dessa questão, amparando um melhor entendimento sobre a colonização de novos ambientes em cenários de invasão.

3 Objetivos

3.1- Objetivo Geral

O presente estudo utiliza como modelo espécies invasoras de decápodes marinhos para testar se espécies desse grupo tendem a conservar seu nicho

ecológico em áreas invadidas de acordo com a hipótese do conservadorismo de nicho, utilizando Modelos de Nicho Ecológico (MNE) como ferramenta metodológica. Essa metodologia é considerada útil para entender as dinâmicas de nicho em casos de invasão biológica, sendo uma aliada nos estudos que procuram demonstrar a presença ou ausência de um conservadorismo entre os nichos nativo e invadido (PERMAN et al., 2008)

3.2- Objetivos Específicos

- Avaliar a adequabilidade de diferentes espécies, considerando áreas nativas e com potencial de invasão;
- Analisar quais variáveis ambientais possuem maior percentual de contribuição na geração dos modelos de áreas nativas e invadidas;
- Discutir aspectos ecológicos e evolutivos quanto à conquista de novas áreas em processos de invasão de decápodes marinhos, considerando os resultados obtidos.

4 Metodologia

Uma base de dados com espécies de decápodes invasores foi criada de acordo com registros obtidos em plataformas virtuais como Registro Mundial de Espécies Marinhas Introduzidas (WRIMS), Compêndio de Espécies Invasoras (CABI), além de revisões bibliográficas especializadas (e.g., SWART, VISSER e ROBINSON, 2018; GALIL et al., 2011). A partir dessa base de dados, foi feita uma coleta de pontos de ocorrência na Rede Global de Informações sobre Biodiversidade (GBIF) e no Sistema de Informação sobre Biodiversidade Oceânica (OBIS) de cada uma das espécies. Assim, uma quantificação foi feita, com intuito de selecionar as espécies com mais pontos de ocorrência em áreas não nativas. Os pontos de ocorrência baixados foram verificados, excluindo erros, duplicatas e pontos com georreferências ambíguas.

Os dados das variáveis climáticas foram obtidos no banco de dados do Bio-Oracle com uma resolução de 5 minutos de arco (ASSIS et al., 2018; TYBERGHEIN et al., 2012). Inicialmente, foram obtidas as seguintes camadas comuns em valores de *Amplitude* e *Média*, considerando áreas marinhas bentônicas, para o cenário presente: Temperatura; Salinidade; Velocidade de Corrente; Nitrato; Fosfato; Silicato;

Oxigênio Molecular Dissolvido; Ferro; Clorofila; Fitoplâncton; Produtividade Primária; Luz de Fundo. Para evitar autocorrelação entre todas as combinações possíveis das camadas marinhas, apenas as variáveis com coeficientes de correlação de Spearman entre -0.50 e 0.50 foram utilizadas no processo de modelagem. As delimitações de províncias e ecorregiões marinhas de Marine Ecoregions of the World – MEOW (SPALDING et al., 2007) foram utilizadas para delinear as áreas de background e diminuir a dimensionalidade das áreas para modelagem.

Para a modelagem dos nichos nativo e invadido, foi utilizado o método de máxima entropia implementado no MaxEnt versão 3.3.3 k (PHILLIPS et al., 2006). Os dados de ocorrência foram particionados utilizando o método de bloco, e então, o ajuste dos parâmetros do MaxEnt foi testado utilizando as recomendações de melhores práticas em modelagem (MUSCARELLA et al., 2014). Os melhores parâmetros, relacionados à complexidade e poder preditivo dos modelos, passaram por verificação entre múltiplas combinações de multiplicador de regularização ($rm = 0,5 - 4,0$) e parâmetros de características (fc , L linear, P = produto, Q = quadrático e H = dobradiça). A robustez dos modelos gerados então foi mensurada por duas métricas: [1] AUC (área sob a curva), interpretada com a representação dos valores: 0,90 = excelente; 0,80 – 0,90 = bom; 0,70 - 0,80 = regular; 0,60 - 0,70 = ruim; 0,50 - 0,60 = reprovado (SWETS, 1988); [2] TSS (“true skill statistics”), que varia de -1 a 1, onde 1 indica concordância perfeita e valores de zero ou menos indicam desempenho não melhor do que aleatório (ALLOUCHE et al., 2006).

Por fim, após a obtenção dos modelos de área nativa e invadida de cada espécie, houve a seleção das variáveis ambientais que apresentaram maior percentual de contribuição nos dois modelos, na qual a média entre os dois valores deveria ultrapassar os 5%. No caso da espécie *Charybdis (Charybdis) helleri*, em que apenas uma variável ultrapassou esse valor, aquela com a segunda maior média dos percentuais de contribuição também foi considerada (Amplitude de Fosfato; PC = 4.7%). Essas variáveis serviram como base para o ajuste do Env, utilizado posteriormente na sobreposição dos nichos através do pacote R *humboldt* (BROWN & CARNAVAL, 2019).

Através desse pacote, foram realizados dois testes estatísticos. O *Niche Divergence Test* (NDT), o primeiro teste, foi usado para avaliar a semelhança do nicho das populações nativa e invadida em um contexto ambiental comum para ambas, nos fornecendo os resultados das estatísticas de Equivalência e de Background para um

espaço ambiental análogo e acessível aos dois grupos da espécie. O segundo teste, chamado de *Niche Overlap Test* (NOT), realiza uma estimativa baseada em todo o espaço ambiental ocupado individualmente pelas populações, estimando a equivalência entre os nichos ocupados por elas através das estatísticas de Equivalência e Background (BROWN & CARNAVAL, 2019). A partir da obtenção dos graus de significância ($p < 0.05$ = significância; $p > 0.05$ = não significância) para as estatísticas de Equivalência e de Background entre os modelos para os dois testes, conseguimos analisar se os nichos das populações se divergem ou apresentam equivalência, o que indicaria uma confirmação da Hipótese do Conservadorismo de Nicho. Essa análise foi feita através de uma chave de interpretação dos resultados disponibilizada em BROWN & CARNAVAL, 2019.

5 Resultados

5.1- Padrão geral dos Modelos de Nicho Ecológico (MNE)

Foram modeladas nove espécies de decápodes, englobando sete diferentes famílias deste grupo: *Portunidae*; *Carcinidae*; *Varunidae*; *Lithoridae*; *Penaeidae*; *Percnidae*. Após o procedimento de limpeza dos pontos de ocorrência obtidos, houve variação de 1378 a 74 pontos para áreas nativas e de 14 a 419 para áreas invadidas (**Tabela 1**). Mesmo com uma significativa diferença nesses valores, após os ajustes dos parâmetros dos modelos (fc & rm), foi observada uma robustez dos modelos gerados de acordo com os valores de AUC e TSS. Enquanto os valores do primeiro variaram de 0,888 a 0,990, com média de 0,958 e desvio padrão médio de 0,002, TSS obteve uma variação entre os valores de 0,548 a 0,911, com média de 0,780 e desvio padrão médio de 0,029 (**Tabela 1**).

Tabela 1 - Métricas utilizadas nos modelos de nicho ecológico de áreas nativa e invadida de cada espécie.

Espécie	Range	Nº OCCS	fc	rm	TSS	AUC	TSS_DP	AUC_DP
<i>C. sapidus</i>	Nativo	684	LQH	1	0,838	0,975	0,008	0,001
	Invadido	94	LQH	3	0,833	0,975	0,017	0,001
<i>C. maenas</i>	Nativo	1378	LQH	1	0,868	0,974	0,003	0,000
	Invadido	419	LQH	3	0,839	0,977	0,008	0,001
<i>P. aztecus</i>	Nativo	326	LQH	3	0,869	0,977	0,002	0,000
	Invadido	69	H	3	0,798	0,972	0,011	0,001
<i>P. camtschaticus</i>	Nativo	74	LQ	1	0,642	0,935	0,082	0,006
	Invadido	42	LQ	1	0,911	0,990	0,005	0,001
<i>P. gibbesi</i>	Nativo	137	LQH	2	0,879	0,981	0,006	0,001
	Invadido	148	LQH	3	0,780	0,949	0,038	0,003
<i>H. sanguineus</i>	Nativo	136	LQ	1	0,748	0,941	0,041	0,004
	Invadido	231	LQH	1	0,906	0,989	0,007	0,001
<i>P. monodon</i>	Nativo	164	LQH	5	0,694	0,916	0,006	0,003
	Invadido	156	LQ	1	0,821	0,978	0,005	0,001
<i>P. pelagicus</i>	Nativo	475	LQH	3	0,660	0,925	0,017	0,002
	Invadido	14	L	2	0,571	0,962	0,157	0,009
<i>C. hellerii</i>	Nativo	103	LQ	1	0,548	0,888	0,098	0,006
	Invadido	57	LQ	1	0,835	0,939	0,007	0,004

Legenda - Nº OCCS: número de pontos de ocorrência utilizados; fc e rm: ajustes de parâmetros utilizados; TSS: *true skill statistic*; AUC: *area under the curve*; NB1 e NB2: índices de amplitude de nicho; DP: desvio padrão.

Quanto às variáveis ambientais utilizadas no processo de modelagem, foram utilizadas doze camadas marinhas. Os valores de *Média* foram usados para as variáveis de Temperatura; Velocidade de Corrente; Salinidade; Ferro; Produção Primária; Luz de Fundo; Nitrato; Oxigênio Molecular Dissolvido. Ademais, os valores de *Amplitude* foram utilizados para as variáveis Fósforo; Sílica; Nitrato; Oxigênio Molecular Dissolvido (**Tabela 2**).

Das doze variáveis utilizadas, Temperatura Média foi a de maior percentual de contribuição para com os modelos de todas as nove espécies analisadas, com valor máximo de 89,6% (*Charybdis hellerii* – área invadida). Médias de Velocidade de Corrente, Salinidade e Luz de Fundo também tiveram contribuição em todas as espécies, mesmo que em valores menores, variando até 20,3% (*Penaeus aztecus* – área invadida), 22,5% (*Portunus pelagicus* – área invadida) e 43,3% (*Portunus pelagicus* – área nativa), respectivamente. A Produtividade Primária Média também apresentou elevado percentual de contribuição em sete espécies, com valor máximo de 69,4% (*Carcinus maenas* – área invadida). Variáveis como Média de Ferro e Amplitude de Oxigênio Molecular Dissolvido apresentaram contribuição em apenas uma espécie, sendo *Carcinus maenas* e *Paralithodes camtschaticus*, respectivamente (**Tabela 2**).

Tabela 2 - Percentual de contribuição das variáveis ambientais para os modelos de áreas nativa e invadida de cada espécie.

Espécie	Range	Temp.Med	Fos.Ampl	Vel.Med	Sil.Ampl	Sali.Med	Ferr.Med	Prod.Med	Luz.Média	Nitr.Med	Nitr.Ampl	Oxi.Ampl	Oxi.Média
<i>C. sapidus</i>	Nativo	14,1	7,7	0,7	-	7,1	-	65,5	4,8	-	-	-	-
	Invadido	36,2	3,6	0,8	-	0,7	-	44,4	14,4	-	-	-	-
<i>C. maenas</i>	Nativo	7,8	-	1,2	0,2	5,8	0,3	84	0,2	-	0,2	-	0,3
	Invadido	1,3	-	<0,001	2,6	9,6	11,4	69,4	0,1	-	3	-	2,5
<i>P. aztecus</i>	Nativo	21,7	1,4	3,5	-	1,1	-	48,4	23,9	-	-	-	0
	Invadido	10,6	0,9	20,3	-	0,6	-	54,1	13,6	-	-	-	0
<i>P. camtschaticus</i>	Nativo	50,1	-	2,7	-	0,9	-	4,1	3,5	2,2	-	36,4	-
	Invadido	42,4	-	0,9	-	10,6	-	2,5	1,7	39,9	-	2,1	-
<i>P. gibbesi</i>	Nativo	16,2	6,6	9,4	3,1	4,7	-	58,1	1,1	-	-	-	0,8
	Invadido	26,5	9,7	12,7	10,2	5,3	-	29,9	1,2	-	-	-	4,4
<i>H. sanguineus</i>	Nativo	53,2	1,5	0,3	-	3,7	-	10,8	0,5	-	-	-	30
	Invadido	12	0,4	3,1	-	13,9	-	64,1	6	-	-	-	0,6
<i>P. monodon</i>	Nativo	79,1	2,5	0,9	1,1	0	-	-	14	-	0,2	-	2,1
	Invadido	63,5	9,6	0,9	4,4	4,4	-	-	0,8	-	19,1	-	0
<i>P. pelagicus</i>	Nativo	41,7	-	4,8	4,5	0,6	-	-	43,3	-	2,5	-	2,6
	Invadido	74,5	-	<0,001	0,1	22,5	-	-	1,8	-	1,1	-	0
<i>C. hellerii</i>	Nativo	81,6	6,9	0,2	1,6	0,5	-	-	4,5	-	0,7	-	4
	Invadido	89,6	2,1	1,1	4	0,3	-	-	1,9	-	0,7	-	0,4

Legenda - Med: média; Ampl: amplitude; Temp: temperatura; Fos: fosfato; Vel: velocidade de corrente; Sil: silicato; Sali: salinidade; Ferr: ferro; Prod: produtividade primária; Luz: luz de fundo; Nitr: nitrato; Oxi: oxigênio molecular dissolvido.

5.2- Padrões de Modelos de nicho ecológico por espécie

5.2.1- *Callinectes sapidus*

Foram utilizados 684 pontos de ocorrência da espécie *C. sapidus* para o modelo de área nativa e 94 pontos para o de área invadida. Após o processo de modelagem, as regiões de adequabilidade apresentadas na área nativa englobaram o Oceano Atlântico Oeste, desde o norte da costa leste dos Estados Unidos, até a Argentina, com valores mais significativos nas províncias *Cold Temperate Northwest Atlantic*, *Warm Temperate Northwest Atlantic* e *Warm Temperate Southwestern Atlantic* (Figura 1.a). Quanto à área invadida, tivemos resultado de área de adequabilidade englobando o Atlântico Leste, desde o Mar do Norte europeu, até a costa africana do extremo norte da Mauritânia. *Mediterranean Sea* e *Lusitanian* foram as províncias com maior destaque nos valores adequáveis (Figura 1.b). As *Médias* de Produtividade Primária e Temperatura apresentaram significativa contribuição em ambos os modelos nativo e invadido, sendo 65,5 e 44,4%, e 14,1 e 36,2%, respectivamente. Enquanto a luz de fundo apresentou uma correlação negativa com a adequabilidade nos dois casos, a temperatura apresentou maior adequabilidade entre 10° e 27°C para a área nativa, e 15° e 23°C para a área invadida. Por outro lado, observamos contribuição de Amplitude de Fosfato (7,7%) na área nativa, com valores ideais entre 0,2 e 0,4 $\mu\text{mol}/\text{m}^3$ e Luz de fundo, correlacionada negativamente com a adequabilidade na área invadida (14,4%).

5.2.2- *Charybdis (Charybdis) helleri*

Para os modelos de área nativa e invadida, foram utilizados 103 e 57 pontos de ocorrência, respectivamente. As áreas de adequabilidade da área nativa englobam todo o Indo-Pacífico, com maiores adequabilidades nas províncias localizadas no reino *Central Indo-Pacific* e nas províncias *Somali/Arabian* e *Western Indian Ocean* (Figura 1.c). Já na área invadida, houve adequabilidade no Oceano Atlântico Ocidental, desde o norte dos Estados Unidos, na província *Cold Temperate Northwest Atlantic* até o Sudeste brasileiro, na província *Tropical Southwestern Atlantic* (Figura 1.d). A variável ambiental com maior contribuição para ambos os modelos foi a Média

de Temperatura, apresentando uma porcentagem de 81,6% para a área nativa e 89,6% para a área invadida com uma correlação positiva junto à adequabilidade.

5.2.3- *Portunus pelagicus*

A espécie foi modelada a partir de 475 pontos de ocorrência em sua área nativa e 14 em área invadida. Quanto às áreas de maior adequabilidade, o Indo-pacífico como um todo se destaca no caso da área nativa (Figura 2.a), enquanto o Mar mediterrâneo apresenta maior adequabilidade no modelo de área invadida (Figura 2.b). A Temperatura apresentou correlação positiva com a adequabilidade em ambos os modelos, com percentual de contribuição de 41,7% em modelo de área nativa e 74,5% em área invadida. Luz de Fundo também apresentou alto percentual de contribuição na área nativa (43,3%), com correlação positiva à adequabilidade. Já em área invadida, salinidade se destaca com percentual de contribuição de 22,5%, sendo os valores entre 38 e 39 os de maior adequabilidade.

5.2.4- *Penaeus aztecus*

Para modelagem de *Penaeus aztecus* foram utilizados 326 pontos de ocorrência em área nativa e 69 pontos em área invadida. Em área nativa, toda a costa Leste dos Estados Unidos, juntamente ao Golfo do México, se destaca quanto à adequabilidade (Figura 2.c), enquanto na área invadida a adequabilidade é destacada na província *North Brazil Shelf* (Figura 2.d). Três variáveis classificadas como *Médias* apresentaram contribuição considerável em ambos os modelos, sendo: Temperatura, com 21,7% em área nativa, apresentando correlação positiva à adequabilidade até os 15°C, decaindo a partir desta temperatura, e 10,6% em área invadida em área invadida, variando positivamente junto à adequabilidade; Produtividade Primária, com 48,4% em área nativa e 54,1% em área invadida, correlacionada negativamente nos dois casos, porém em área invadida com maior intensidade; Luz de fundo, com 23,9% de contribuição em área nativa e 13,6% em área invadida, mantendo-se constante quanto à adequabilidade nas duas áreas. A variável Média de Velocidade de corrente apresentou contribuição de 20,3% em área invadida, positivamente correlacionada à adequabilidade até 0,2 m/s, decaindo após esse valor.

5.2.5- *Penaeus monodon*

Foram utilizados 164 e 156 pontos de ocorrência para os modelos da área nativa e invadida, respectivamente. As províncias localizadas no reino *Central Indo-Pacific* e nas províncias *Somali/Arabian* e *Western Indian Ocean* apresentaram destaque quanto à adequabilidade da área nativa (Figura 3.a), enquanto *Cold Temperate Northwest Atlantic* e *Warm Temperate Northwest Atlantic*, localizadas na costa Leste dos Estados Unidos, foram as províncias de maior adequabilidade na área invadida (Figura 3.b). A variável *Média* de Temperatura apresentou contribuição significativa nos dois modelos, sendo 79,1% no de área nativa, com correlação positiva à adequabilidade até aproximadamente 27°C, e 63.5% no de área invadida, correlacionada positivamente à adequabilidade dos 13°C aos 23°C, aproximadamente. Média de Luz de fundo contribuiu com 14% do modelo nativo, correlacionada positivamente à adequabilidade. Amplitude de Nitrato obteve contribuição de 19,1% na área invadida, também apresentando uma correlação positiva junto à adequabilidade, até cerca de 30 $\mu\text{mol}/\text{m}^3$.

5.2.6- *Carcinus maenas*

Para os modelos de *Carcinus maenas* foram utilizados 1378 pontos em área nativa e 419 em área invadida. A área de maior adequabilidade no modelo nativo foi na província *Northern European Seas* e no norte da província *Lusitanian*, em território francês (Figura 3.c). Já para o modelo invadido, a província com maior destaque foi *Cold Temperate Northwest Atlantic* (Figura 3.d). Média de Produtividade primária apresentou grande percentual de contribuição nos dois modelos, sendo 84% para o nativo, correlacionado negativamente à adequabilidade a partir de 0,02 $\text{g}/\text{m}^3/\text{dia}$ e 69,4% para o invadido, positivamente correlacionado à adequabilidade a partir de 0,03 $\text{g}/\text{m}^3/\text{dia}$. Médias de Salinidade e Ferro tiveram contribuições de 9,6 e 11,4%, respectivamente, no modelo invadido.

5.2.7- *Hemigrapsus sanguineus*

H. sanguineus teve seus dois modelos criados a partir de 136 pontos em área nativa e 231 em área invadida. No modelo nativo, as áreas com maior adequabilidade

se localizam nos Mares Amarelo e do Japão, compreendendo também a região norte do Mar da China Oriental (Figura 4.a). Já no modelo invadido, a adequabilidade apresenta maiores valores no Mar do Norte Europeu, na província de *Northern European Seas*, especificamente da costa da Holanda até a Suécia (Figura 4.b). Também vemos valores altos no norte da costa Leste dos Estados Unidos, desde o estado de Maryland até o Maine. A variável ambiental com maior percentual de contribuição foi média de Temperatura, contribuindo com 53,2% do modelo nativo e 12% no modelo invadido, com maior adequabilidade entre 5 e 20°C em ambos os modelos. Produtividade primária média também teve destaque quanto à sua contribuição, sendo essa de 10,8% no modelo de área nativa e 64,1% no modelo de área invadida, com adequabilidade entre os valores de 0,001 a 0,08 g/m³/dia. Outras variáveis que merecem destaque são as *Médias* de Oxigênio molecular dissolvido, com 30% de contribuição no modelo nativo e de Salinidade, com 13,9% no modelo invadido.

5.2.8- *Paralithodes camtschaticus*

Para o modelo de área nativa, foram utilizados 74 pontos de ocorrência, sendo as áreas de maior adequabilidade o Mar de Bering e o Golfo do Alaska (Figura 4.c). Já para o modelo de área invadida, para o qual foram utilizados 42 pontos de ocorrência, há maior adequabilidade na região entre o Mar de Barents e o Mar Norueguês, dentro da província *Northern European Seas* (Figura 4.d). Média de Temperatura apresentou grande percentual de contribuição nos dois modelos, sendo 50,1% para o de área nativa e 42,4% para o de área invadida, em que ambos tiveram valores com maior adequabilidade entre 0 e 10°C. Média de Nitrato teve 39,9% de contribuição para o modelo invadido, com adequabilidade entre 0 e 10 µmol/m³, enquanto Amplitude de Oxigênio molecular dissolvido contribuiu em 36,4% no modelo de área nativa, com maiores valores de adequabilidade ao modelo entre 50 e 200 µmol/m³.

5.2.9- *Percnon gibbesi*

Para os modelos de área nativa e invadida de *P. gibbesi* foram utilizados 137 e 148 pontos de ocorrência, respectivamente. Quanto às áreas de maior

adequabilidade, a província *Tropical Northwestern Atlantic* se destaca no modelo nativo, especialmente em pontos do mar do Caribe (Figura 5.a). No modelo invadido (Figura 5.b), a província *Lusitanian* apresenta maior adequabilidade, principalmente do norte de Portugal, até a costa do Saara Ocidental. Média de Produtividade primária foi a variável ambiental com maior destaque quanto ao seu percentual de contribuição nos modelos, com 58,1% no modelo nativo e 29,9% no modelo invadido, estando correlacionada negativamente com a adequabilidade em ambos os casos. Em seguida, Média de Temperatura obteve percentual de contribuição de 16,2% no modelo nativo e 26,5% no modelo invadido, com correlação positiva quanto à adequabilidade nos dois modelos.

Figura 1: Modelos de nicho ecológico para áreas nativa e invadida de *C. sapidus* (a – nativa; b - invadida) e *C. helleri* (c – nativa; d - invadida), representando suas áreas de adequabilidade ambiental.

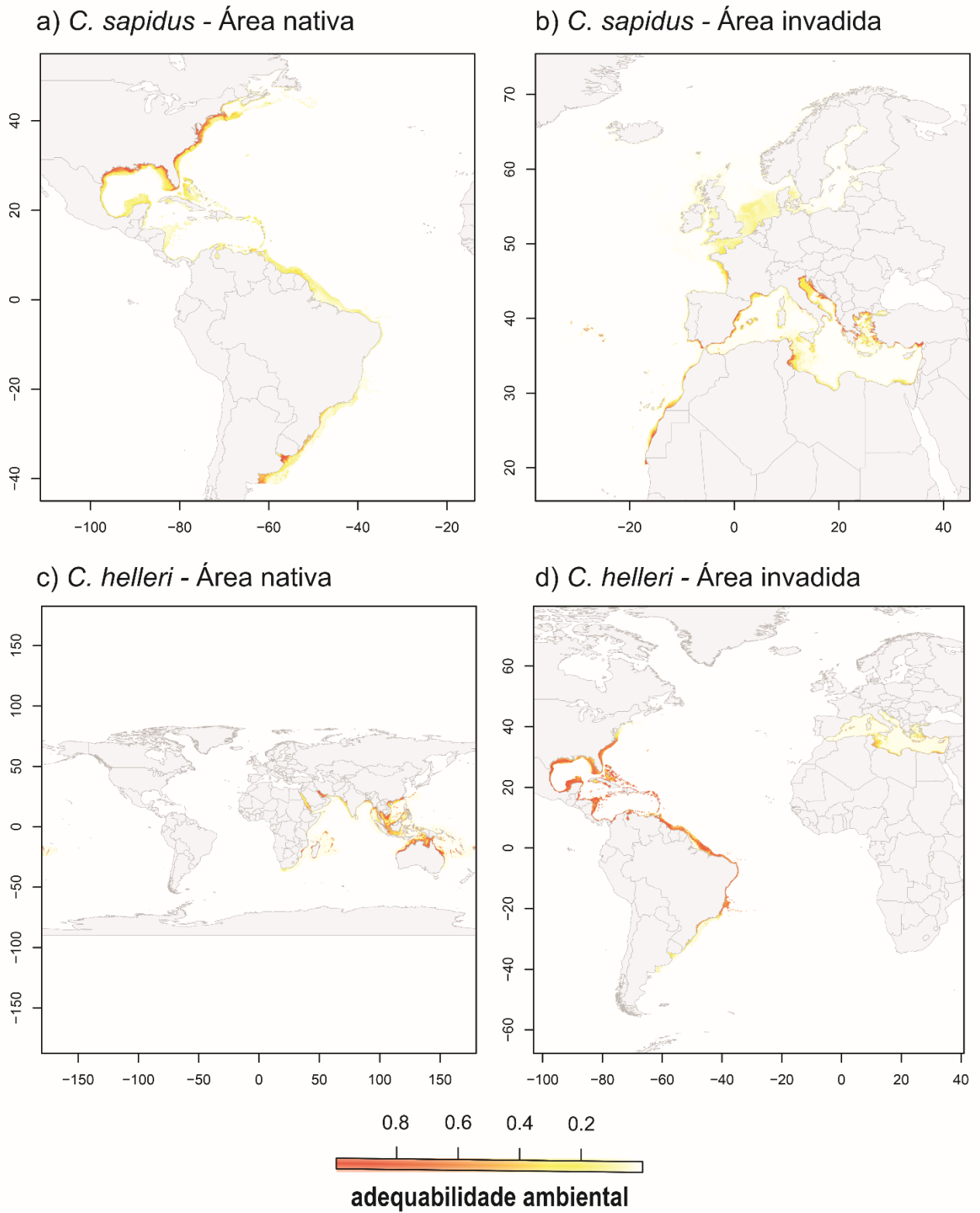


Figura 2: Modelos de nicho ecológico para áreas nativa e invadida de *P. pelagicus* (a – nativa; b - invadida) e *P. aztecus* (c – nativa; d - invadida), representando suas áreas de adequabilidade ambiental.

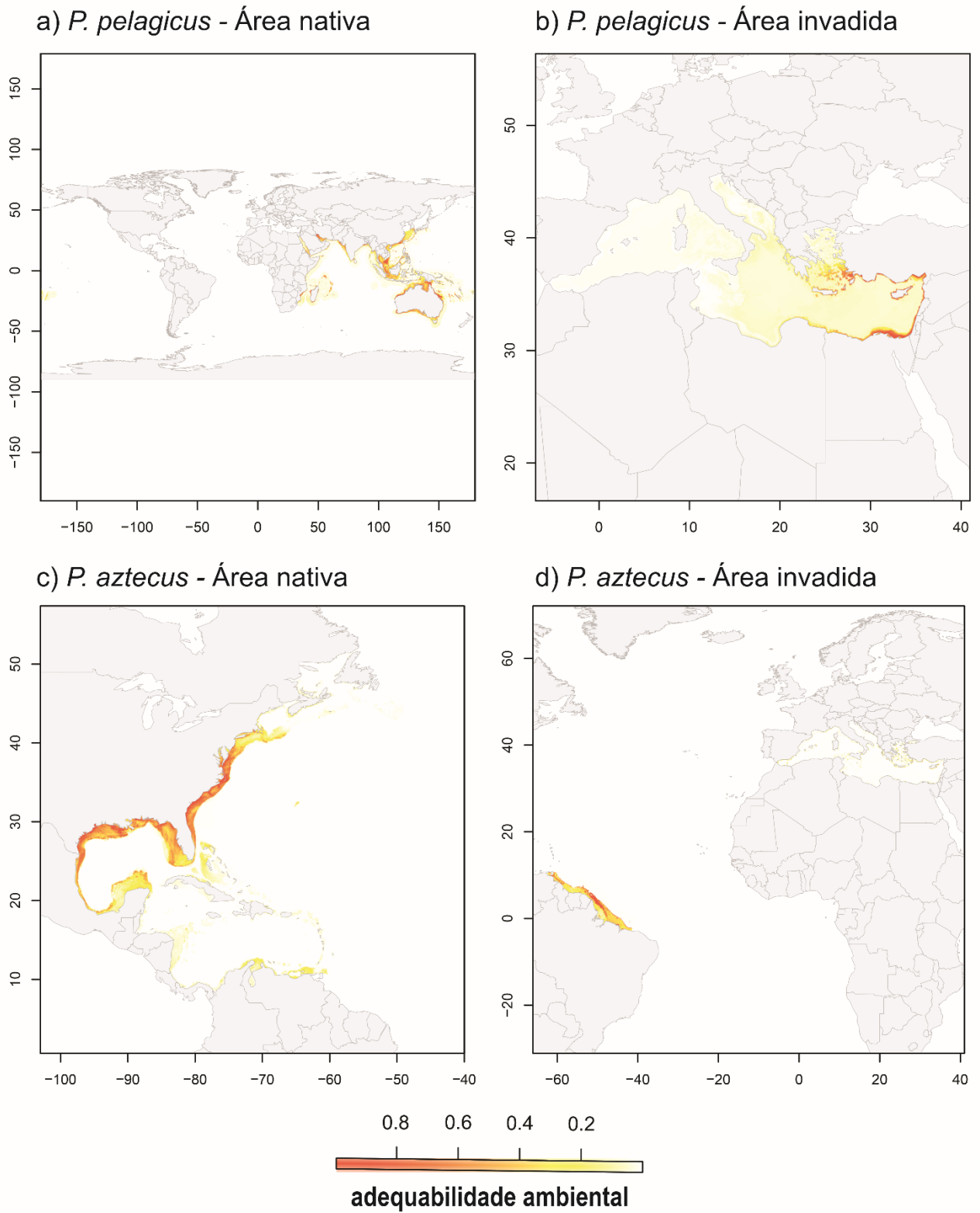


Figura 3: Modelos de nicho ecológico para áreas nativa e invadida de *P. monodon* (a – nativa; b - invadida) e *C. maenas* (c – nativa; d - invadida), representando suas áreas de adequabilidade ambiental.

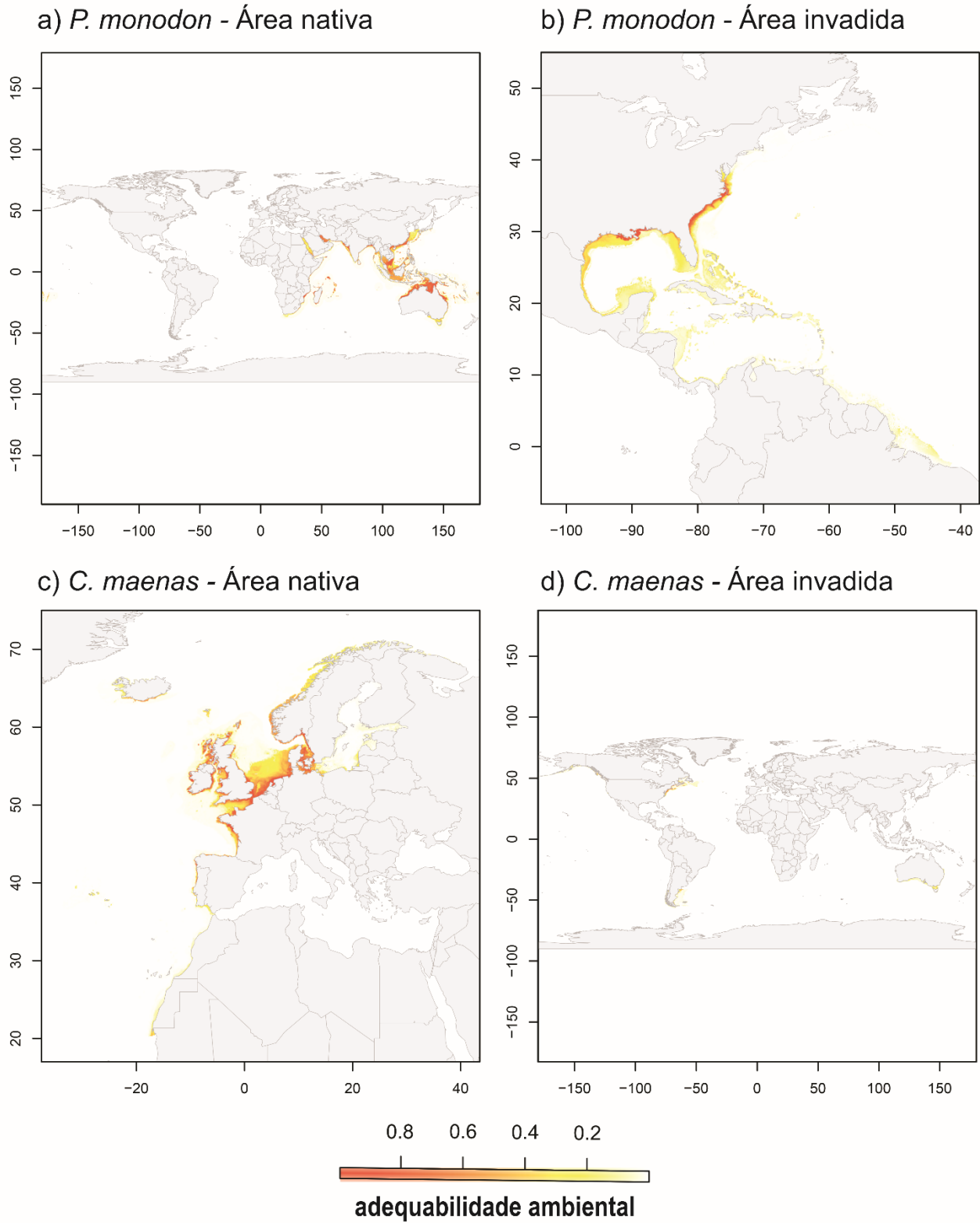


Figura 4: Modelos de nicho ecológico para áreas nativa e invadida de *H. sanguineus* (a – nativa; b - invadida) e *P. camtschaticus* (c – nativa; d - invadida), representando suas áreas de adequabilidade ambiental.

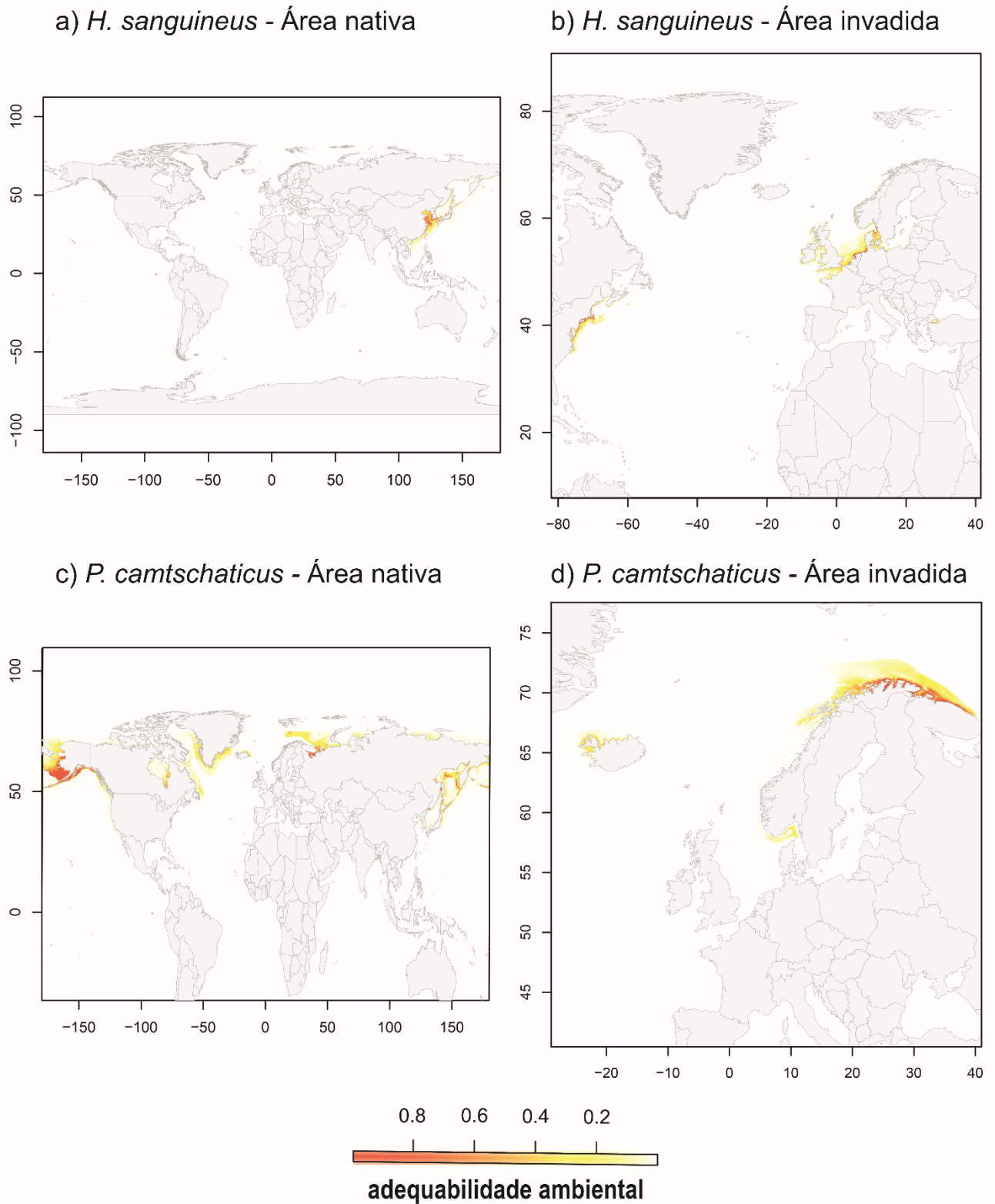
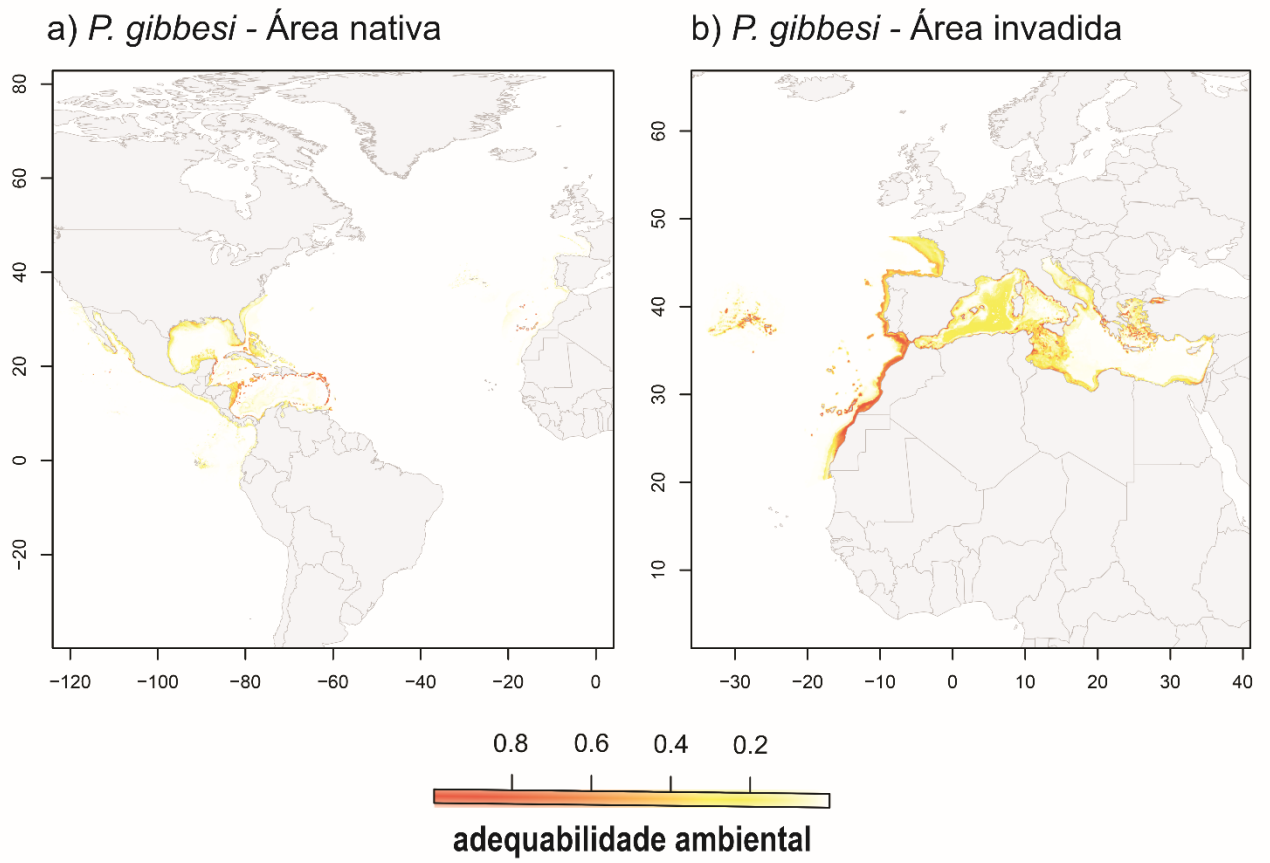


Figura 5: Modelos de nicho ecológico para áreas nativa e invadida de *P. gibbesi* (a – nativa; b - invadida), representando suas áreas de adequabilidade ambiental.



5.3 – Padrões de sobreposição de nicho por espécie

5.3.1 – *Callinectes sapidus*

Quanto aos testes NOT e NDT, *C. sapidus* apresentou significância (valores abaixo de 0.05) para o Teste de Equivalência nos dois testes, enquanto não apresentou significância nos Testes de Background. Isso indica evidências de que os nichos divergem entre si (**Tabela 3**).

Ao plotar os nichos, podemos observar o *E-space* das duas áreas (Figura 6.A e 6.B), em que ambos os índices de truncamento de nicho potencial (PNT) apresentaram valores altos (acima de 0.3), o que indica que houve limitação do *E-space* ambiental, e que o perímetro de *E-space* da espécie não reflete o seu nicho fundamental. Ao sobrepor esses nichos em um mesmo *E-space* (Figura 6.C), observamos uma menor sobreposição no eixo de PC1 comparado ao PC2. E, ao plotar o círculo de correlação das variáveis também é possível notar que PC1 nos explica a maior variância encontrada nas áreas, com 39.15% (Figura 6.D).

Quanto ao círculo de correlação das variáveis usadas na sobreposição dos nichos, Fósforo não apresentou relação com as variáveis Luz de fundo e Temperatura, já que as setas representadas possuem uma angulação entre si de 90° ou mais. Temperatura obteve uma maior correlação com Luz de Fundo, seguida de Produtividade Primária, enquanto as duas últimas obtiveram uma correlação menor entre si. Luz de Fundo, Temperatura e Produtividade primária influenciam mais na dimensão PC1, o que nos indica que as três variáveis ambientais divergiram entre as áreas. Em contrapartida, Fósforo possui maior influência em PC2, indicando que essa variável não sofre grandes variações nas duas áreas.

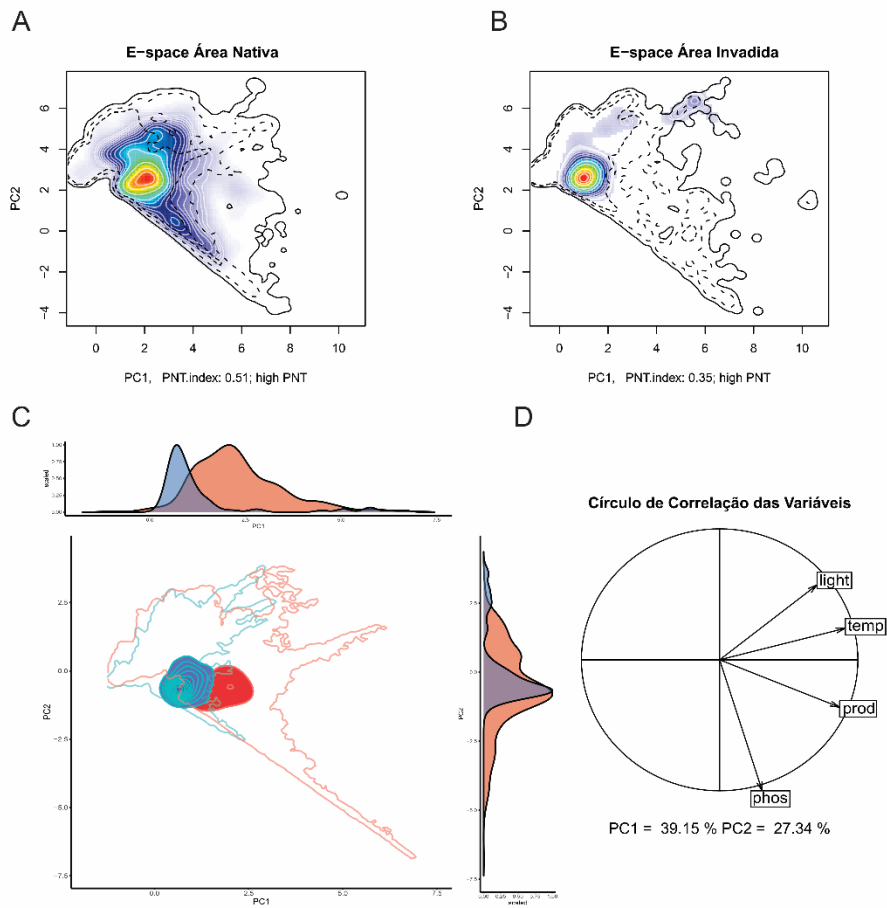


Figura 6: Avaliação da Equivalência de Nicho entre as áreas nativa e invadida de *Callinectes sapidus* pelo Teste de Divergência de Nicho (NDT). **A)** Espaço ambiental (*E-space*) da espécie em Área Nativa; **B)** Espaço ambiental (*E-space*) da espécie em Área Invadida; **C)** Plot de ambos os nichos nativo e invadido em um mesmo espaço ambiental; **D)** Círculo de Correlação das Variáveis Ambientais utilizadas na análise.

5.3.2 – *Carcinus maenas*

De maneira semelhante a *C. sapidus*, *C. maenas* apresentou significância para o Teste de Equivalência e ausência de significância no Teste de Background, tanto para o modelo de área nativa, quanto para o modelo de área invadida. Logo, podemos interpretar que não houve uma equivalência entre os modelos, e que os nichos divergiram entre as duas áreas (**Tabela 3**).

Quanto aos plots de nicho (Figura 7.A e 7.B), tivemos um índice de PNT alto para os dois modelos gerados, o que indica que o *E-space* da espécie vai além dos limites do *E-space* ambiental (nicho fundamental da espécie) em ambos os modelos gerados. Ao sobrepor os nichos vemos maior sobreposição na dimensão de PC1,

enquanto na dimensão PC2 é evidente uma divergência entre área nativa e invadida (Figura 7.C). Ao plotar o círculo de correlação das variáveis ambientais (Figura 7.D), observamos uma correlação maior entre as variáveis de Ferro, Produtividade Primária e Temperatura, onde todas tiveram mais influência na dimensão de PC1. Salinidade, por outro lado, não apresentou relação com as outras variáveis, e teve maior influência na dimensão de PC2.

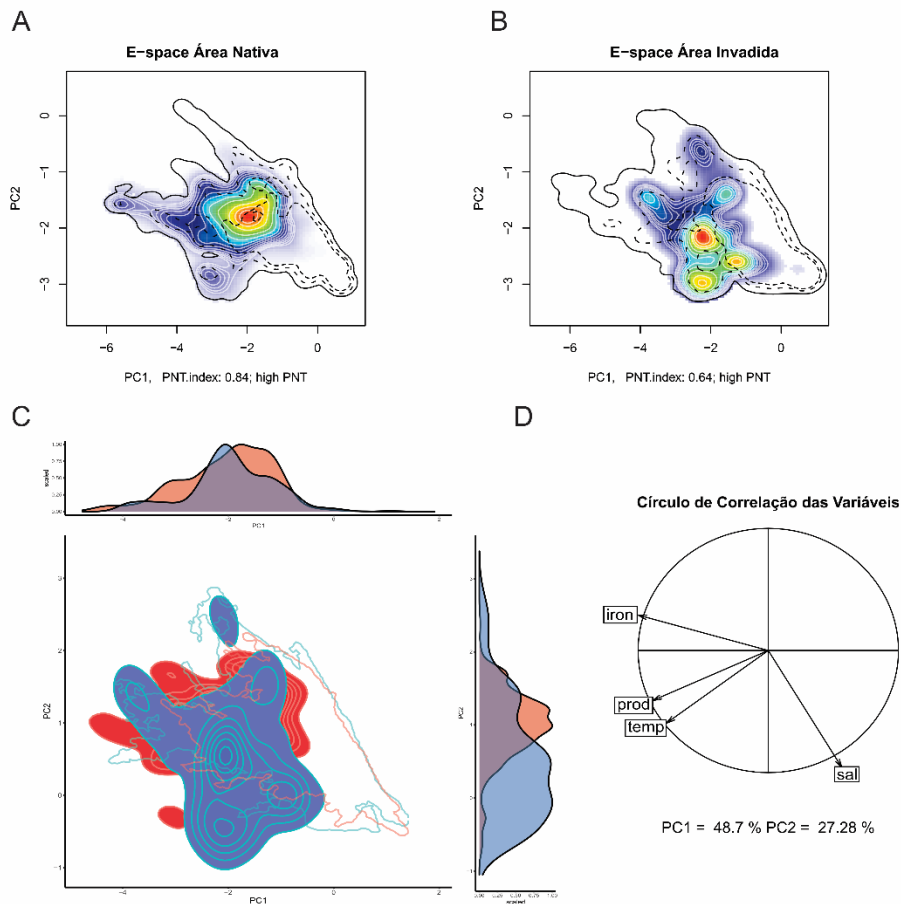


Figura 7: Avaliação da Equivalência de Nicho entre as áreas nativa e invadida de *Carcinus maenas* pelo Teste de Divergência de Nicho (NDT). **A)** Espaço ambiental (*E-space*) da espécie em Área Nativa; **B)** Espaço ambiental (*E-space*) da espécie em Área Nativa; **C)** Plot de ambos os nichos nativo e invadido em um mesmo espaço ambiental; **D)** Círculo de Correlação das Variáveis Ambientais utilizadas na análise.

5.3.3 - *Penaeus aztecus*

Para NOT e NDT, *P. aztecus* não apresentou significância para o Teste de Equivalência nos dois casos, porém, para o Teste de Background, é possível observar

o oposto, com significância em ambos os testes. Dessa forma, é possível concluir que há fortes evidências de que os nichos são equivalentes (**Tabela 3**).

Nos plots de nicho de área nativa e invadida (Figura 8.A e 8.B), observamos um índice PNT moderado para a área nativa, o que já indica um *E-space* ambiental limitado, fazendo com que do *E-space* da espécie vai além de seu nicho fundamental. Por outro lado, no *E-space* da área invadida, não há esse truncamento, já que o valor de seu índice foi de apenas 0.05, o que nos permite concluir que o nicho fundamental da espécie foi refletido nesse caso.

Ao sobrepor as áreas (Figura 8.C), é possível observar maior sobreposição das dimensões dos modelos em PC1, enquanto em PC2 vemos uma maior divergência quanto a isso. Quanto ao plot do círculo de correlação das variáveis ambientais (Figura 8.D), é possível observar maior correlação entre Temperatura e Produtividade Primária, variáveis que mais influenciaram no eixo PC1. Velocidade de Corrente e Luz de Fundo estão correlacionadas negativamente, onde obtiveram maior influência no eixo PC2.

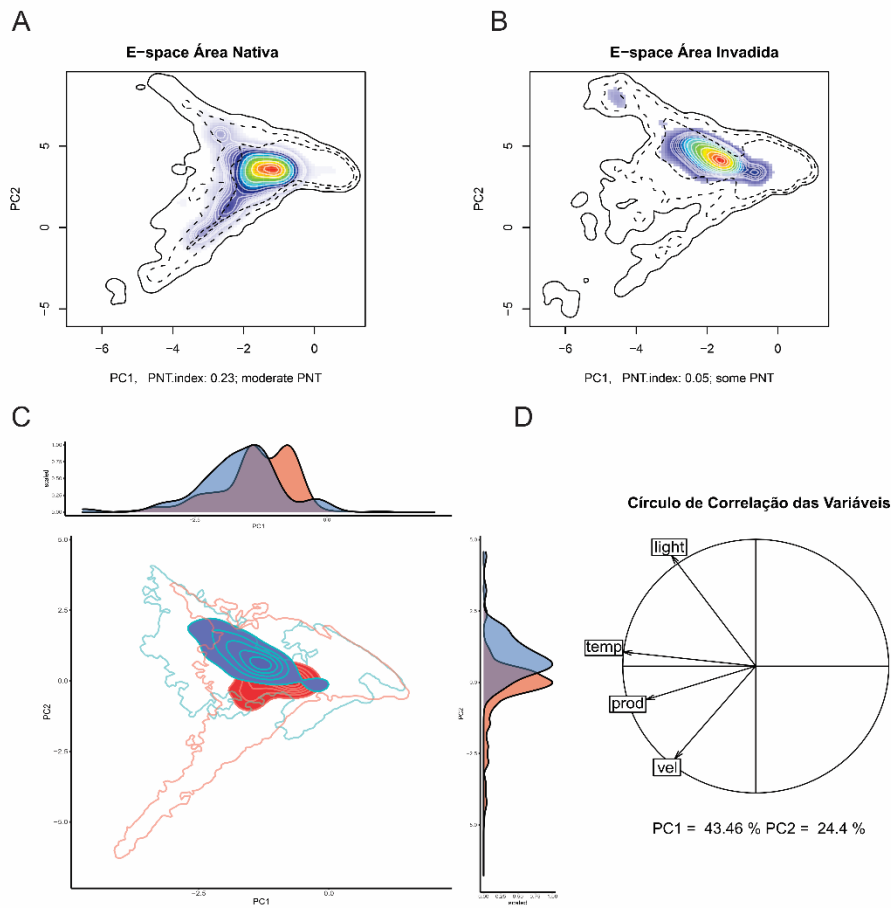


Figura 8: Avaliação da Equivalência de Nicho entre as áreas nativa e invadida de *Panaeus aztecus* pelo Teste de Divergência de Nicho (NDT). **A)** Espaço ambiental (*E-space*) da espécie em Área Nativa; **B)** Espaço ambiental (*E-space*) da espécie em Área Invadida; **C)** Plot de ambos os nichos nativo e invadido em um mesmo espaço ambiental; **D)** Círculo de Correlação das Variáveis Ambientais utilizadas na análise.

5.3.4- *Paralithodes camtschaticus*

Paralithodes camtschaticus apresentou significância para o Teste de Equivalência e não significância para o Teste de Background de NOT. Não foi possível realizar o NDT pois não houve indicação de sobreposição entre os nichos das áreas nativa e invadida. Dessa forma, podemos concluir que os nichos divergiram entre si (**Tabela 3**).

Nos plots de *E-space* realizados no NOT (Figura 9.A e 9.B), observamos um índice PNT mínimo, nas duas áreas, refletindo o *E-space* da espécie em ambos os *E-space* ambientais em sua totalidade. Quanto à sobreposição das áreas, podemos observá-la na dimensão de PC1, enquanto em PC2 a mesma é quase inexistente (Figura 9.C). Todas as variáveis apresentaram baixa correlação entre si, em que

Nitrato e Temperatura são correlacionadas negativamente, o que acontece da mesma forma entre Salinidade e Oxigênio molecular dissolvido. Nitrato e Oxigênio molecular dissolvido obtiveram maior influência em PC1, enquanto Salinidade e Temperatura influenciaram de maneira equilibrada nos dois eixos (Figura 9.D).

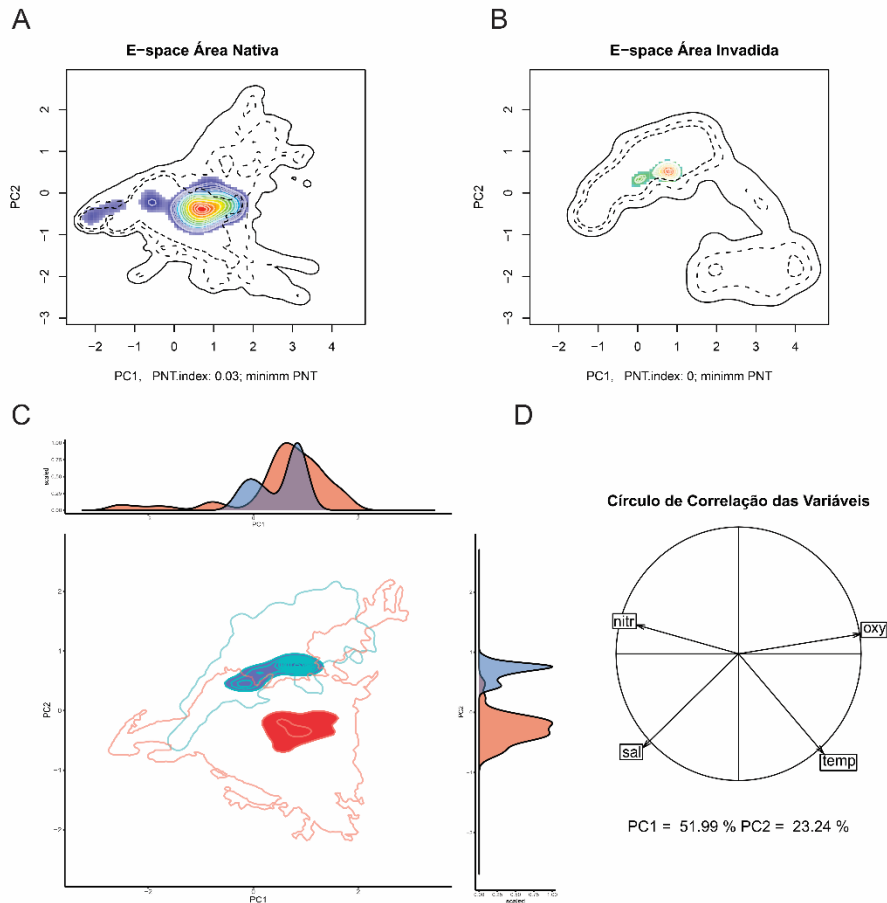


Figura 9: Avaliação da Equivalência de Nicho entre as áreas nativa e invadida de *Paralithodes camtschaticus* pelo Teste de Sobreposição de Nicho (NOT). **A)** Espaço ambiental (*E-space*) da espécie em Área Nativa; **B)** Espaço ambiental (*E-space*) da espécie em Área Nativa; **C)** Plot de ambos os nichos nativo e invadido em um mesmo espaço ambiental; **D)** Círculo de Correlação das Variáveis Ambientais utilizadas na análise.

5.3.5- *Percnon gibbesi*

Percnon gibbesi, nos testes NOT e NDT, apresentou significância para os Testes de Background e não obteve resultados significantes nos Testes de Equivalência, indicando uma equivalência entre os nichos das áreas nativa e invadida (**Tabela 3**).

Os índices PNT encontrados nos plots de *E-Space* das áreas nativa e invadida (Figura 10.A e 10.B) obtiveram resultados moderados para o truncamento do *E-space*

da espécie pelo *E-space* ambiental, o que reflete a não representação do nicho fundamental da espécie. A sobreposição dos nichos foi considerável em ambos os eixos PC1 e PC2, com algumas variações entre esses (Figura 10.C).

Quanto ao círculo de correlação das variáveis ambientais utilizadas, produtividade primária foi a que teve mais influência nos valores encontrados em PC1, seguida por Fosfato e Velocidade de Corrente, com menor influência. Temperatura e Sílica, apesar de influenciar nos dois eixos, estiveram mais relacionadas ao PC2, sendo negativamente correlacionadas entre si (Figura 10.D).

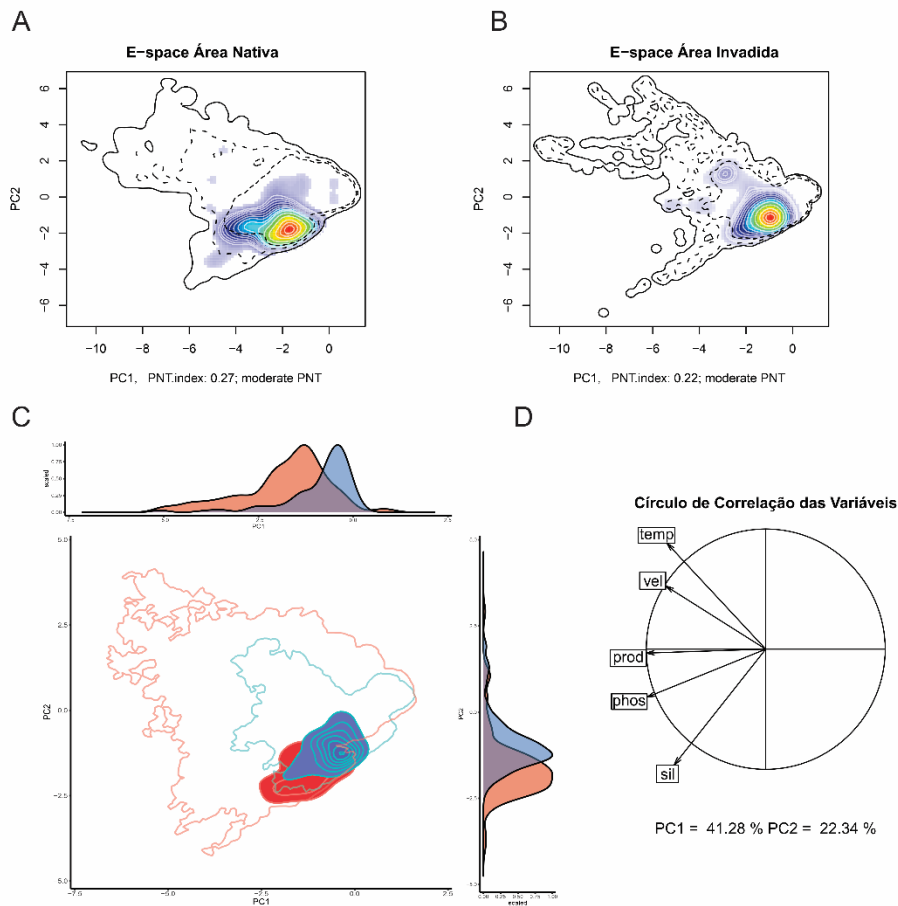


Figura 10: Avaliação da Equivalência de Nicho entre as áreas nativa e invadida de *Percnon gibbesi* pelo Teste de Divergência de Nicho (NDT). **A)** Espaço ambiental (*E-space*) da espécie em Área Nativa; **B)** Espaço ambiental (*E-space*) da espécie em Área Invadida; **C)** Plot de ambos os nichos nativo e invadido em um mesmo espaço ambiental; **D)** Círculo de Correlação das Variáveis Ambientais utilizadas na análise.

5.3.6 - *Hemigrapsus sanguineus*

Hemigrapsus sanguineus apresentou divergência entre os nichos de área nativa e invadida, obtendo resultados significativos para os Testes de Equivalência e não significativos para os Testes de Background, tanto em NOT quanto em NDT (**Tabela 3**).

Os índices PNT nos plots de *E-space* das áreas nativa e invadida foram alto e moderado, respectivamente, indicando a sobreposição do *E-space* da espécie em um *E-space* limitado, não refletindo o nicho fundamental da espécie (Figura 11.A e 11.B). Houve sobreposição das densidades dos nichos nos eixos PC1 e PC2 ao plotarmos ambas as áreas em um mesmo *E-space* (Figura 11.C), onde todas as variáveis utilizadas obtiveram influência em ambos os eixos (Figura 11.D). Salinidade obteve mais influência no eixo PC2, apresentando baixa correlação com as outras variáveis, sendo a principal o Oxigênio molecular dissolvido (correlação negativa), que possuiu maior influência no eixo PC1. Temperatura e Produtividade primária foram as variáveis com maior correlação entre as utilizadas, com influências intermediárias entre os dois eixos.

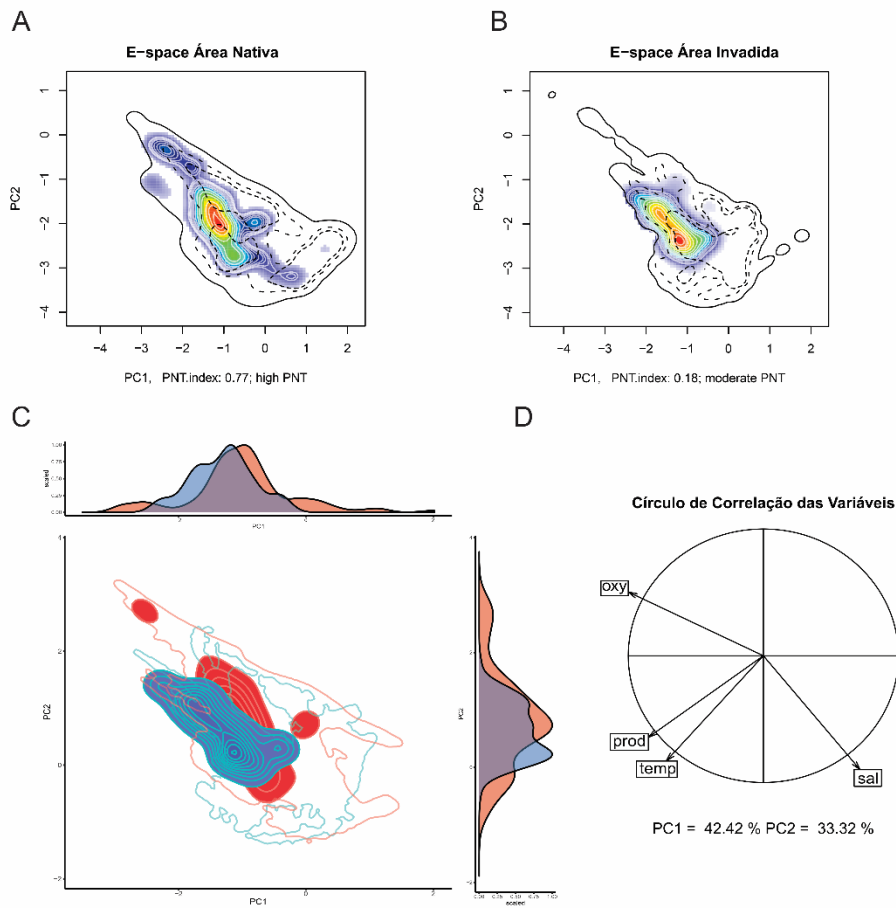


Figura 11: Avaliação da Equivalência de Nicho entre as áreas nativa e invadida de *Hemigrapsus sanguineus* pelo Teste de Divergência de Nicho (NDT). **A)** Espaço ambiental (*E-space*) da espécie em Área Nativa; **B)** Espaço ambiental (*E-space*) da espécie em Área Nativa; **C)** Plot de ambos os nichos nativo e invadido em um mesmo espaço ambiental; **D)** Círculo de Correlação das Variáveis Ambientais utilizadas na análise.

5.3.7- *Penaeus monodon*

A espécie em questão apresentou valor não significativo para o Teste de Equivalência do NOT, enquanto valores significativos foram encontrados para ambos os testes de Background de NOT e NDT, e para o Teste de Equivalência de NDT (**Tabela 3**). Esses resultados indicam divergência entre os nichos de área nativa e invadida.

Os índices PNT obtiveram resultados moderado e alto para os plots de *E-space* das áreas nativa e invadida, respectivamente, o que indica o truncamento do *E-space* da espécie, pelo *E-space* ambiental limitado (Figura 12.A e 12.B). Podemos observar sobreposição entre os nichos nos eixos PC1 e PC2 ao plotar as duas áreas em um

mesmo *E-space* (Figura 12.C). As variáveis Nitrito e Fosfato estiveram altamente correlacionadas entre si, e influenciam mais no eixo PC1, juntamente com Temperatura. Luz de Fundo possui maior influência no eixo PC2, e não esteve correlacionada às variáveis Nitrito e Fosfato (Figura 12.D).

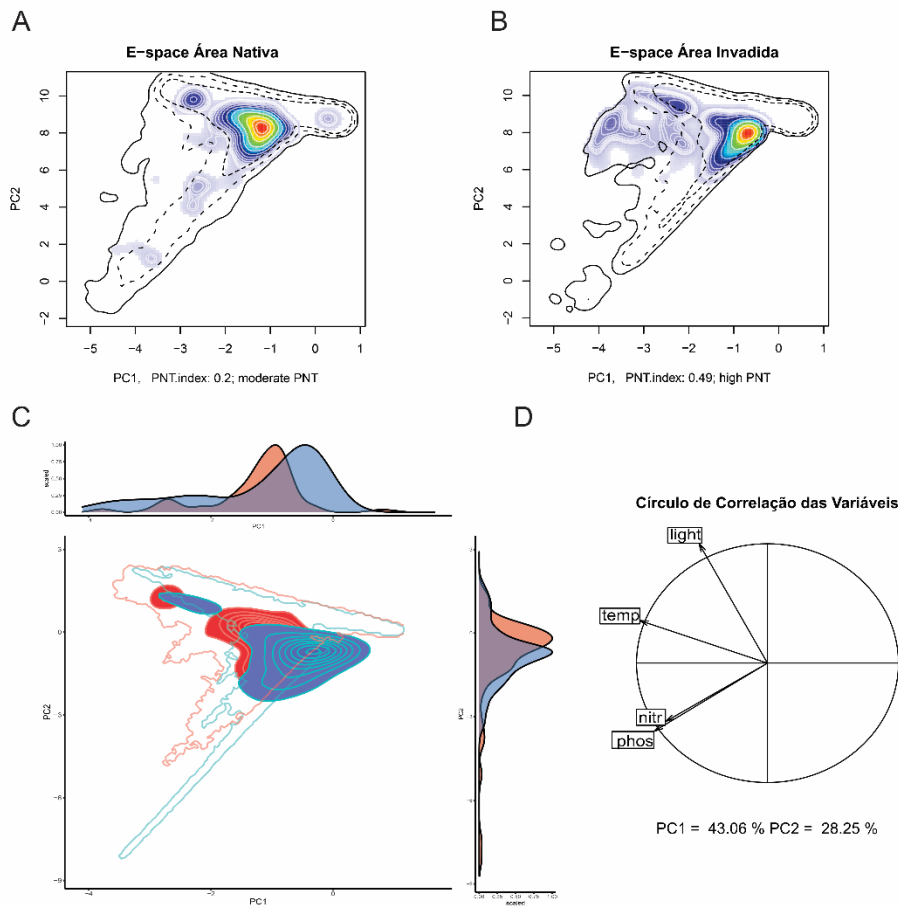


Figura 12: Avaliação da Equivalência de Nicho entre as áreas nativa e invadida de *Penaeus monodon* pelo Teste de Divergência de Nicho (NDT). **A)** Espaço ambiental (*E-space*) da espécie em Área Nativa; **B)** Espaço ambiental (*E-space*) da espécie em Área Invadida; **C)** Plot de ambos os nichos nativo e invadido em um mesmo espaço ambiental; **D)** Círculo de Correlação das Variáveis Ambientais utilizadas na análise.

5.3.8 - *Portunus pelagicus*

Portunus pelagicus obteve não significância para o Teste de Equivalência e significância para o Teste de Background ao ser realizado o NOT. Devido às divergências encontradas entre os nichos, não foi possível realizar o NDT (**Tabela 3**).

Ao analisar os plots de *E-space* das áreas nativa e invadida, notamos índices PNT moderado e mínimo, respectivamente. Enquanto o *E-space* nativo foi truncado pelo *E-space* ambiental, todo o *E-space* invadido foi representado (Figura 13.A e 13.B). Ao sobrepor os nichos, notamos baixa sobreposição das densidades desses considerando eixo PC2, enquanto em PC1 observamos o oposto (Figura 13.C). As variáveis Luz de Fundo e Salinidade obtiveram uma correlação negativa entre si, com influência média entre os eixos. Temperatura se encontra entre as duas, influenciando altamente o eixo PC1 (Figura 13.D).

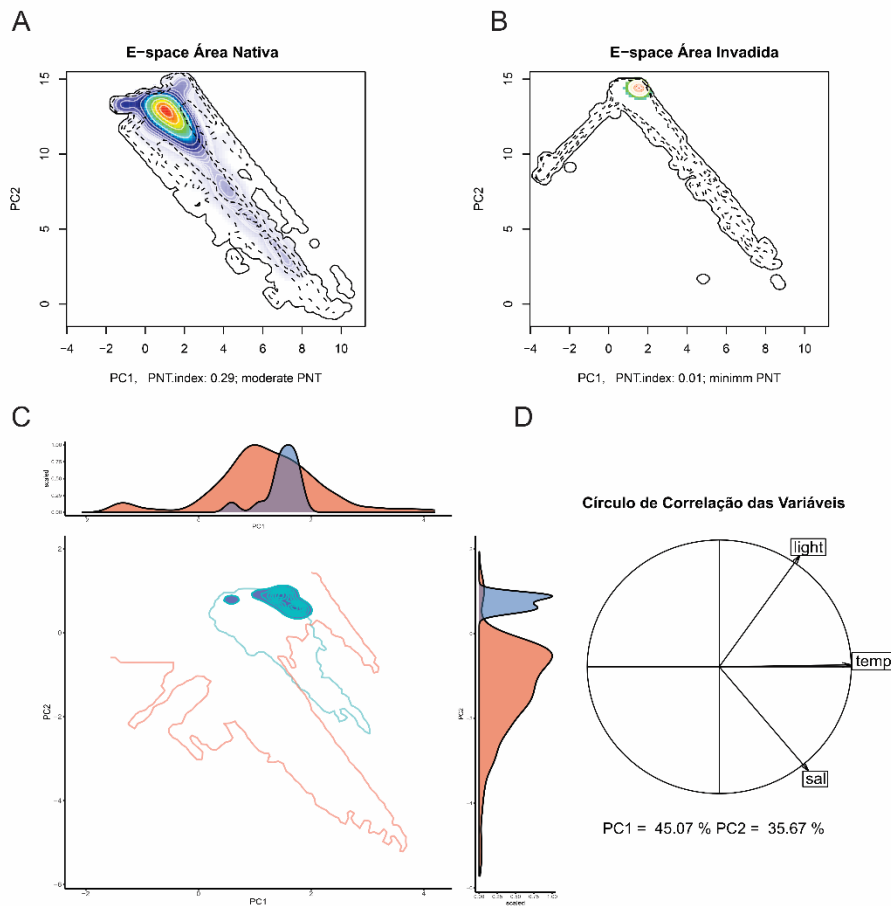


Figura 13: Avaliação da Equivalência de Nicho entre as áreas nativa e invadida de *Portunus pelagicus* pelo Teste de Sobreposição de Nicho (NOT). **A**) Espaço ambiental (*E-space*) da espécie em Área Nativa; **B**) Espaço ambiental (*E-space*) da espécie em Área Invadida; **C**) Plot de ambos os nichos nativo e invadido em um mesmo espaço ambiental; **D**) Círculo de Correlação das Variáveis Ambientais utilizadas na análise.

5.3.9 - *Charybdis (Charybdis) helleri*

A espécie em questão apresentou equivalência entre os nichos da área nativa e invadida, já que apresentou não significância para os Testes de Equivalência de e significância para os Testes de Background NOT e NDT (**Tabela 3**).

Ambos os índices PNT encontrados nos plots de *E-space* das áreas nativa e invadida apresentaram resultados altos, indicando que os mesmos foram truncados pelo *E-space* ambiental, isto é, foram além dos limites desse (Figura 14.A e 14.B). Ao plotar ambos os nichos em um mesmo *E-space* ambiental, vemos uma sobreposição desses nos dois eixos, PC1 e PC2 (Figura 14.C). Temperatura e Fosfato, as duas variáveis utilizadas nos plots, não apresentaram relação entre si, porém ambas foram mais influentes no eixo PC1 (Figura 14.D)

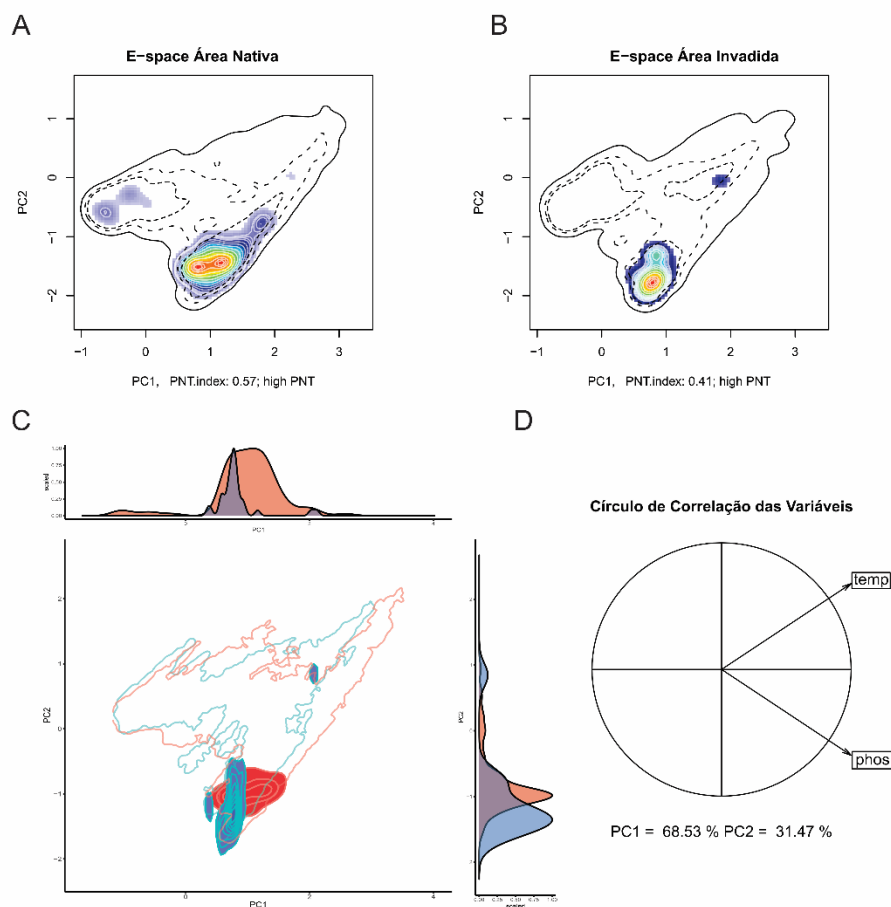


Figura 14: Avaliação da Equivalência de Nicho entre as áreas nativa e invadida de *Charybdis (Charybdis) helleri* pelo Teste de Divergência de Nicho (NDT). **A)** Espaço ambiental (*E-space*) da espécie em Área Nativa; **B)** Espaço ambiental (*E-space*) da espécie em Área Nativa; **C)** Plot de ambos os nichos nativo e invadido em um mesmo espaço ambiental; **D)** Círculo de Correlação das Variáveis Ambientais utilizadas na análise.

5.4 – Panorama geral

Após a realização dos testes de Sobreposição de Nicho e de Divergência de Nicho entre as áreas nativa e invadida de cada espécie (**Tabela 3**), foi observado equivalência entre os nichos em três casos, sendo *Charybdis (Charybdis) helleri*, *Percnon gibbesi* e *Penaeus aztecus*. Nas outras seis espécies, os resultados indicam uma divergência entre os nichos das áreas, indo contra a teoria do conservadorismo de nicho. Para *Portunus pelagicus* e *Paralithodes camtschaticus*, a divergência foi acentuada ao ponto de não ter sido possível realizar o *Niche Divergence Test* (NDT). No caso de *Penaeus monodon*, no qual observamos uma não significância apenas no item de Equivalência estatística no *Niche Overlap Test* (NOT), os resultados indicam uma divergência, porém, ao olhar a distribuição total da espécie, não há diferenças significantes entre os nichos.

Tabela 3 - Valores obtidos para os testes NOT e NDT, bem como a interpretação de seus resultados quanto à equivalência ou divergência de nichos nativo e invadido de cada espécie

Espécie	Niche Overlap Test (NOT)				Niche Divergence Test (NDT)				Interpretação
	Teste de Equivalência		Teste de Background		Teste de Equivalência		Teste de Background		
	D	Valor de p para D	Valor de p para D (inv-nat)	Valor de p para D (nat-inv)	D	Valor de p para D	Valor de p para D (inv-nat)	Valor de p para D (nat-inv)	
<i>C. sapidus</i>	0.007	0.009	0.346	0.227	0.041	0.009	0.762	0.089	Divergentes
<i>C. maenas</i>	0.145	0.009	0.009	0.06	0.262	0.009	0.207	0.078	Divergentes
<i>P. aztecus</i>	0.218	1	0.041	0.01	0.348	1	0.166	0.009	Equivalentes
<i>P. camtschaticus</i>	0.030	0.009	0.442	0.040	-	-	-	-	Divergentes
<i>P. gibbesi</i>	0.140	0.990	0.009	0.049	0.181	1	0.009	0.089	Equivalentes
<i>H. sanguineus</i>	0.161	0.009	0.050	0.096	0.249	0.009	0.274	0.188	Divergentes
<i>P. monodon</i>	0.119	0.326	0.267	0.009	0.136	0.019	0.108	0.009	Divergentes
<i>P. pelagicus</i>	>0.001	0.356	0.014	0.009	-	-	-	-	Divergentes
<i>C. hellerii</i>	0.0705	1	0.093	0.030	0.401	1	0.020	0.01	Equivalentes

Na interpretação dos resultados, aqueles que se encontram em negrito demonstraram uma semelhança estatística entre as áreas analisadas. Para as espécies *P. camtschaticus* e *P. pelagicus*, não foi possível a realização do NDT.

6 Discussão

Espécies aquáticas já demonstraram possuírem níveis menores de conservação de nicho em vários casos, dentre os quais incluem-se grupos de organismos como algas, corais, peixes, moluscos e crustáceos. Isso se deve a fatores como uma maior dificuldade em detectar essas espécies em campo, o que impacta no registro de dados, e a alta capacidade de colonização de novos ambientes (LIU et al., 2020). Seguindo essa lógica, considerando as análises de sobreposição de nicho, a maioria das espécies analisadas divergiram seus nichos entre a sua área nativa e a área em que ocorre seu processo de invasão, uma vez que, dos nove casos analisados, apenas três apresentaram equivalência entre nichos.

Os números de pontos de ocorrência utilizados nos modelos variaram bastante de espécie para espécie, como já mencionado. Nota-se, que as espécies que conservaram seus nichos em novas áreas, possuíram esses números mais próximos entre área nativa e invadida (*P. azecus*: 326 occs em área nativa e 69 em área invadida; *P. gibbesi*: 137 occs em área nativa e 148 em área invadida; *C. hellerii*: 103 occs em área nativa e 57 em área invadida). Nas espécies que divergiram seus nichos, tivemos maior variância entre os pontos das duas áreas, como para *C. sapidus*, por exemplo, tivemos 684 pontos na área nativa e 94 na área invadida. No entanto, também se registrou espécies com números equilibrados entre as duas áreas que apresentaram divergência de nicho (*P. monodon*: 164 occs em área nativa e 156 em área invadida). Logo, devido a uma falta de padrão apresentada, é provável que o número de pontos de ocorrência das espécies em suas respectivas áreas não está significativamente relacionado com a ocorrência ou não do conservadorismo de nicho.

Porém, ao analisarmos os pontos de adequabilidade nas áreas nativa e invadida encontradas para cada espécie, em um cenário global, notamos que duas espécies que tiveram nichos equivalentes são invasoras em locais de clima tropical. *Penaeus aztecus* e *C. helleri* apresentam pontos de invasão no reino *Tropical Atlantic* (Fig. 10.A). *Penaeus gibbesi*, que também apresentou equivalência entre seus nichos, é invasor no reino *Temperate Northern Atlantic* (Figura 15.A), em áreas do mediterrâneo e do mar lusitano, porém, apresenta relações com áreas tropicais, onde é nativa em pontos entre o estado americano da Florida e o Brasil, e também da Ilha da Madeira ao Golfo da Guiné (CANNICCI, 2008). Em contrapartida, a maior parte das

espécies que apresentaram divergência de nicho são nativas de áreas de clima mais frio, condição essa encontrada também em suas áreas invadidas.

Segundo Janzen (1967), espécies nativas de regiões localizadas entre os trópicos, apresentam uma amplitude de nicho menor comparadas àquelas localizadas em latitudes maiores do globo. Isso se deve principalmente ao fato de termos uma variabilidade ambiental mais reduzida, e temperaturas maiores nos trópicos, comparado a regiões temperadas (CARSCADDEN, 2020). Tal fato nos ajuda a interpretar os resultados, já que essa teoria nos diz também que a menor amplitude de nicho de espécies de regiões tropicais faz com que essas apresentem hábitos mais especializados, enquanto espécies de áreas temperadas são mais generalistas (CARSCADDEN, 2020). Dessa forma, ao invadirem novas áreas, essas espécies com maior adaptabilidade a alterações em sua amplitude de nicho tenderiam a expandir seu nicho, o que explicaria a divergência encontrada nas análises. Oposto a isso, espécies de áreas quentes tendem a manter seu nicho conservado, já que apresentam maior estabilidade de nicho e maior fragilidade às mudanças ambientais (CARSCADDEN, 2020).

Na figura 15.B, podemos ver claramente um padrão encontrado nas espécies que conservaram seus nichos em relação a amplitude de temperatura encontrada em suas áreas invadidas. Todas apresentam menor amplitude de variação de temperatura comparadas às espécies que divergiram seus nichos. A única exceção foi *P. camtschaticus*, espécie que apresentou baixa amplitude na variação de temperatura e uma divergência de nicho. Isso pode se explicar pelo fato de que essa espécie, ao contrário das outras que invadiram regiões com maiores temperaturas, é invasora em águas frias do Mar do Norte Europeu (JØRGENSEN & PRIMICERIO, 2007). Em todos os outros casos das espécies que divergiram seus nichos, vemos uma maior variabilidade de amplitude de temperatura nas áreas que invadiram. *Carcinus maenas* e *H. sanguineus*, por exemplo, espécies com o maior número de pontos de invasão, foram as que ocuparam regiões com maior média de amplitude em variação de temperatura. Essa adaptabilidade a grandes variações de condições ambientais pode nos ajudar a interpretar a divergência encontrada entre seus nichos nativo e invadido, já que essas espécies teriam maiores chances de expandir seus nichos em novas cenários (CARSCADDEN, 2020).

Também podemos ver a influência da ocorrência em áreas tropicais em duas espécies próximas analisadas. *Charybdis helleri*, por exemplo, é nativo do Indo-

Pacífico, com pontos de invasão nas américas e no mar mediterrâneo (DINEEN et al., 2001). *Portunus pelagicus*, é também nativo do Indo-Pacífico e invasor no Mar Mediterrâneo (ARCHDALE et al., 2007). Mesmo ambos sendo de uma mesma família (*Portunidae*) e apresentando padrões próximos de distribuição, a primeira espécie conservou seu nicho na área invadida, enquanto a segunda apresentou divergências. A ocorrência de *C. helleri* como invasor em áreas tropicais da América pode ser a razão para que seu nicho tenha sido conservado (Figura 15.A).

Animais ectotérmicos, grupo no qual se incluem os crustáceos, naturalmente possuem diversos aspectos de seus nichos que refletem condições ambientais das áreas em que ocorrem. Nesse sentido, a temperatura é um importante fator para o *fitness* desses organismos, e pode ser usada para explicar diversos processos ecológicos, como adaptabilidade e tolerância termal (SVENSSON, 2012; KELLER & SEEHAUSEN, 2012; DEUTSCH et al., 2008). Como vimos, essa variável ambiental foi a que apresentou maior percentual de contribuição nos modelos obtidos, e esteve presente em todas as sobreposições de nicho realizadas. Logo, é plausível que os padrões de conservação de nicho encontrados estejam relacionados a características e variações dessa variável nas áreas analisadas.

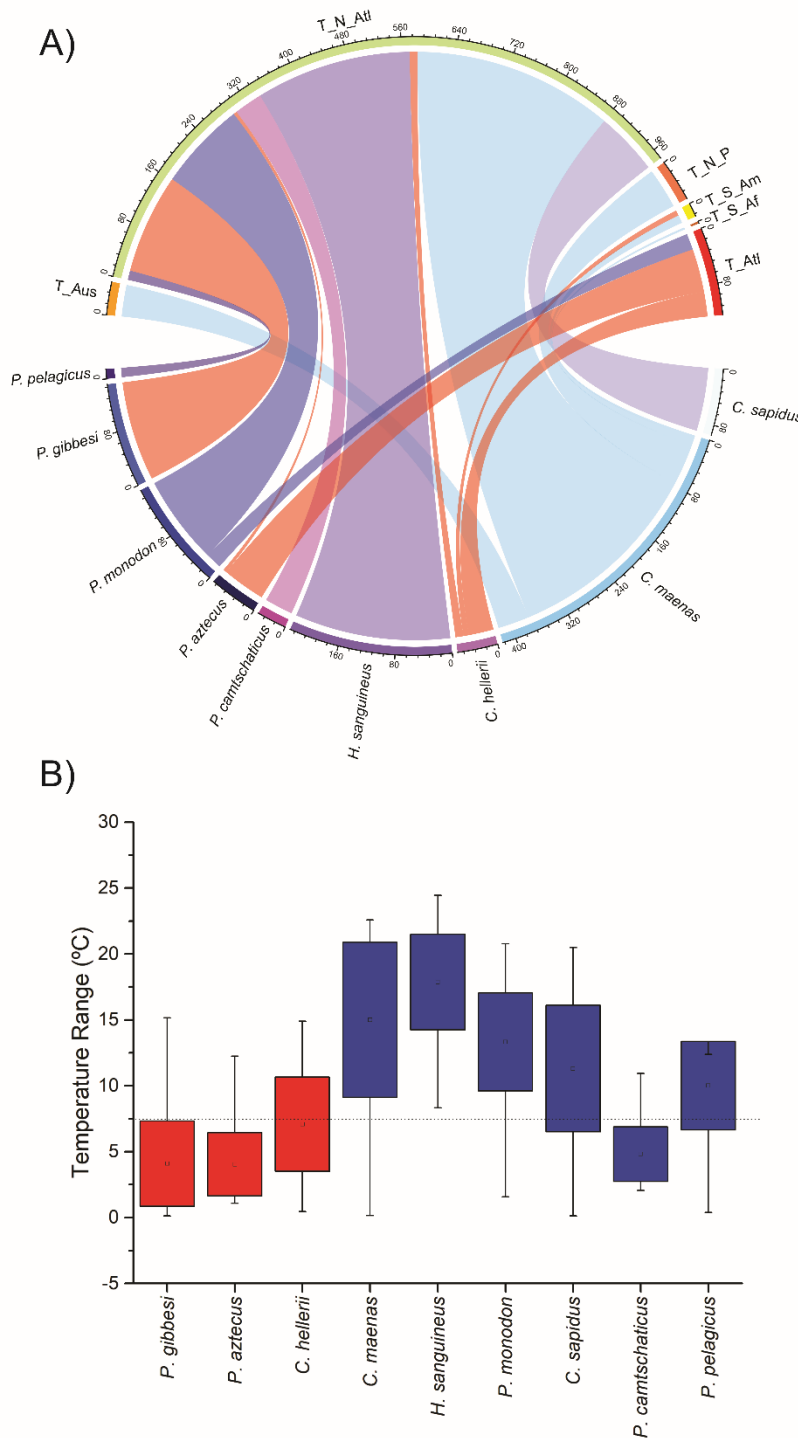


Figura 15: A) Relação entre as espécies analisadas, o número de pontos de ocorrência (representados numericamente) e os reinos (ecorregiões) em que ocorreram seus respectivos processos de invasão. T_Aus: Temperate Australasia; T_N_Atl: Temperate Northern Atlantic; T_N_P: Temperate Northern Pacific; T_S_Am: Temperate South America; T_S_Af: Temperate Southern Africa; T_Atl: Tropical Atlantic.

B) Relação das amplitudes de valores de temperatura encontrados nas áreas de invasão de cada espécie analisada. O quadrado central representa a média encontrada, o box colorido se refere ao desvio padrão encontrado na variação de temperatura e os traços se referem aos valores mínimo e máximo encontrados para cada espécie.

O que também pode nos ajudar a entender melhor a divergência de nicho detectada em alguns casos, seriam as possíveis mudanças ocorridas no nicho fundamental das espécies ao invadirem novas áreas. Na área nativa os indivíduos sofrem influência de diversos fatores bióticos, como a ocorrência de predadores e competidores, e abióticos, como limitações físicas. Tais fatores fazem com que a espécie ocupe um espaço menor de seu nicho fundamental, o que configura o seu nicho realizado. Ao colonizar uma nova área, muitos desses fatores limitantes que

antes eram presentes em sua área nativa, podem não existir. Isso faz com que a espécie possa expandir o seu nicho, ocupando um espaço dimensional que antes era limitado em sua área nativa (BROENNIMANN & GUIBAN, 2008; CARSCADDEN, 2020).

Esses resultados também podem refletir processos evolutivos das espécies analisadas em suas novas áreas de ocorrência, assim, gerando reflexões sobre como as espécies que divergiram seus nichos podem estar no caminho para se tornarem novas espécies de acordo com processos de especiação. Segundo Levin (2003), o processo de especiação ecológica se dá em fases diferentes, sendo a primeira a colonização de um novo habitat, seguida pelo refinamento genético e fenotípico que faz com que os indivíduos se adaptem às condições físicas e biológicas presentes na área, para então ocorrer a elevação desses a um novo nível de espécie.

Desse modo, processos de invasão se encaixam perfeitamente nesse cenário, em que a divergência entre os nichos pode ser explicada pela rápida evolução de organismos invasores, sendo associada, por exemplo, ao aumento da capacidade competitiva e à ausência de fluxo gênico entre as populações. No entanto, para afirmarmos que essa situação é uma realidade dentre as espécies analisadas, necessitamos de análises mais profundas, levando em conta aspectos como o tempo de invasão e a magnitude das diferenças ambientais (BROENNIMANN, 2007). Também é importante destacar que o processo de evolução ecológica contém certas dúvidas quanto a sua dinâmica. Segundo Svensson (2012), apesar desse processo explicar a divergência de nicho em um cenário evolutivo ao dizer que a especiação resulta das diferenças encontradas entre os nichos de diferentes populações, se coloca em dúvida, já que há diversos casos onde espécies e populações próximas, com isolamento reprodutivo, mantem um nicho equivalente.

7 Conclusão

Conclui-se, com o presente trabalho, que a maior parte das espécies de decápodes analisadas divergiram seu nicho entre sua área nativa e a área de invasão, o que vai contra a hipótese do conservadorismo de nicho. Esses resultados puderam ser associados à variação da amplitude de temperatura encontrada nas áreas invadidas, onde as espécies que conservaram seus nichos apresentaram valores menores de variação comparadas àquelas que divergiram. Outro fator relacionado à

conservação ou divergência entre os nichos nativo e invadido foi a latitude de ocorrência dessas espécies relacionada à temperatura ambiental. Espécies com ocorrências em áreas tropicais tenderam a conservar seus nichos, o que se explica devido a maior estabilidade ambiental comparada a espécies de áreas temperadas e polares, que geralmente apresentam maiores amplitudes de nicho em decorrência de uma maior adaptabilidade às mudanças ambientais.

Esses resultados nos mostram um padrão na conservação de nicho em espécies invasoras de decápodes, porém, é necessário expandir o número de espécies analisadas para termos maior grau de certeza quanto aos resultados obtidos. Além disso, podemos investigar mais a fundo fatores individuais de cada espécie, como hábitos alimentares, reprodução e outros aspectos comportamentais, e como esses se moldam nas áreas de invasão. Assim, podemos tentar relacioná-los aos resultados encontrados, abrindo um leque de novas oportunidades de estudo para melhor esclarecimento dessa questão.

O presente estudo é de suma importância, já que nos ajuda a compreender melhor como as espécies invasoras se comportam ao colonizar novas áreas, para que assim possamos pensar em formas de controlar esses processos, evitando danos ao ambiente invadido e seus organismos, visando sua conservação. Esses resultados também nos fazem refletir como a temperatura pode desempenhar um papel importante em cenários de invasão, o que merece atenção já que estamos passando por um processo de aquecimento global nos dias atuais.

Referências

ALLOUCHE, O., TSOAR, A., KADMON, R. (2006). Assessing the accuracy of species distribution models: prevalence, kappa and the true skill statistic (TSS). *Journal of applied ecology*, v.43, n.6, p.1223-1232.

ARCHDALE, M. D., AÑASCO, C. P., KAWAMURA Y., TOMIKI S. Effect of two collapsible pot designs on escape rate and behavior of the invasive swimming crabs *Charybdis japonica* and *Portunus pelagicus*. **Fisheries Research**, Amsterdam, v. 85, n. 1-2, p. 202-209, 2007. DOI: 10.1016/j.fishres.2007.02.008. ISSN 0165-7836.

ASSIS, J., TYBERGHEIN, L., BOSCH, S., VERBRUGGEN, H., SERRÃO, E. A., DE CLERCK, O. (2018). Bio-ORACLE v2. 0: Extending marine data layers for bioclimatic modelling. **Global Ecology and Biogeography**, v.27, n.3, p. 277-284.

BROWN, J. L., CARNAVAL, A. C. (2019). A tale of two niches: methods, concepts, and evolution. **Frontiers of Biogeography**, v.11, n. 4, 2019.

CARSCADDEN, K.A., EMERY, N.C., ARNILLAS, C.A., CADOTTE, M.W., AFKHAMI, M.E., GRAVEL, D., LIVINGSTONE, S.W., WIENS, J.J., 2020. Niche Breadth: Causes and Consequences for Ecology, Evolution, and Conservation. **The Quarterly Review of Biology**. V. 95, p. 179–214. DOI: <https://doi.org/10.1086/710388>.

DEUTSCH, C. A., TEWKSBURRY, J. J., HUEY, R. B., SHELSON, K. S., GHALAMBOR, C. K., HAAK, D. C., MARTIN, P. R. Impacts of climate warming on terrestrial ectotherms across latitude. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 105, p. 6668-6672, 2008.

DINEEN, J. F. et al. Life history, larval description, and natural history of *Charybdis hellerii* (Decapoda, Brachyura, Portunidae), an invasive crab in the western Atlantic. **Journal of Crustacean Biology**, v. 21, n. 3, p. 774-805, 2001.

ENS, N. J. et al. The Green Wave: reviewing the environmental impacts of the invasive European green crab (*Carcinus maenas*) and potential management approaches. **Environmental Reviews**, v. 30, n. 2, p. 306-322, 2022. DOI: <https://doi.org/10.1139/er-2021-0059>.

GALIL, B. S., CLARK, P. F., CARLTON, J. T. In the wrong place-alien marine crustaceans: distribution, biology and impacts. **Springer Science & Business Media**, v. 6, 2011.

GARBARY, D. J. et al. Drastic decline of an extensive eelgrass bed in Nova Scotia due to the activity of the invasive green crab (*Carcinus maenas*). **Marine Biology**, v. 161, p. 3-15, 2014. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00227-013-2323-4>

GUISAN, A., PETITPIERRE, B., BROENNIMANN, O., DAEHLER, C., & KUEFFER, C. Unifying niche shift studies: insights from biological invasions. **Trends in ecology & evolution**, v. 29, n. 5, p.260-269, 2014.

HOWARD, B. R. et al. Functional responses of a cosmopolitan invader demonstrate intraspecific variability in consumer-resource dynamics. **PeerJ**, v. 6, p. 5634, 2018. DOI: <https://doi.org/10.7717/peerj.5634>.

JØRGENSEN, L.L.; PRIMICERIO, R. Impact scenario for the invasive red king crab *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815) (Reptantia, Lithodidae) on Norwegian native epibenthic prey. **Hydrobiologia**, v. 590, p. 47-54, 2007. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10750-007-0756-9>.

KELLER, I.; SEEHAUSEN, O. Thermal adaptation and ecological speciation. **Molecular Ecology**, v. 21, p. 782-799, 2012.

LEVINE, D. A. Ecological speciation: lessons from invasive species. **Systematic botany**, v. 28, n. 4, p. 643-650, 2003.

LIU, C., WOLTER, C., XIAN, W., JESCHKE, J. M. Most invasive species largely conserve their climatic niche. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v.117, n. 38, p. 23643-23651, 2020.

MUSCARELLA, R., GALANTE, P. J., SOLEY-GUARDIA, M., BORJA, R. A., KASS, J. M., URIARTE, M., & ANDERSON, R. P. ENM eval: An R package for conducting spatially independent evaluations and estimating optimal model complexity for Maxent ecological niche models. **Methods in ecology and evolution**, v.5, n.11, p. 1198-1205, 2014.

PEARMAN, P. B., GUISAN, A., BROENNIMANN, O., RANDIN, C. F. Niche dynamics in space and time. **Trends in ecology & evolution**, v. 23, n. 3, p. 149-158, 2008.

PETERSON, A. T., SOBERÓN, J., & SÁNCHEZ-CORDERO, V. Conservatism of ecological niches in evolutionary time. **Science**, v. 285, n. 5431, p. 1265-1267, 1999.

PHILLIPS, S. J., ANDERSON, R. P., DUDÍK, M., SCHAPIRE, R. E., & BLAIR, M. E. Opening the black box: An open-source release of Maxent. **Ecography**, v. 40, n. 7, p. 887-893, 2017.

RICCIARDI, A. Invasive species. **Ecological systems: selected entries from the Encyclopedia of sustainability science and technology**. New York, NY: Springer New York, p. 161-178, 2012.

RODRÍGUEZ, G., & SUÁREZ, H. Anthropogenic dispersal of decapod crustaceans in aquatic environments. **Interciencia**, v. 26, n. 7, p. 282-288, 2001.

SPALDING, M. D., FOX, H. E., ALLEN, G. R., DAVIDSON, N., FERDAÑA, Z. A., FINLAYSON, M. A. X., ROBERTSON, J. Marine ecoregions of the world: a bioregionalization of coastal and shelf areas. **BioScience**, v. 57, n. 7, p. 573-583, 2007.

SWART, C., VISSER, V., ROBINSON, T. B. Patterns and traits associated with invasions by predatory marine crabs. **NeoBiota**, v. 39, p. 79-102, 2018.

SWETS, J. A. Measuring the accuracy of diagnostic systems. **Science**, v. 240, n. 4857, p. 1285-1293, 1988.

SVENSSON, E. I. Non-ecological speciation, niche conservatism and thermal adaptation: how are they connected? **Organisms Diversity & Evolution**, v. 12, p. 229-240, 2012.

TYBERGHEIN, L., VERBRUGGEN, H., PAULY, K., TROUPIN, C., MINEUR, F., & DE CLERCK, O. Bio-ORACLE: a global environmental dataset for marine species distribution modelling. **Global ecology and biogeography**, v. 21, n. 2, p. 272-281, 2012.

WALTON, W. C. et al. Effect of an invasive crab upon a marine fishery: green crab, *Carcinus maenas*, predation upon a venerid clam, *Katelysia scalarina*, in Tasmania (Australia). **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 272, n. 2, p.

171-189, 2002. ISSN 0022-0981. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(02\)00127-2](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(02)00127-2).

WEIS, J. The role of behavior in the success of invasive crustaceans. **Marine and Freshwater Behaviour and Physiology**, v. 43, n. 2, p. 83-98, 2010. DOI: [10.1080/10236244.2010.480838](https://doi.org/10.1080/10236244.2010.480838).

WIENS, J. J. et al. Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. **Ecology Letters**, [S.l.], v. 13, p. 1310-1324, 2010. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01515.x>.