



UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA
INSTITUTO DE BIOLOGIA



Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Conservação e Biodiversidade

Padrões de diversidade da família Lysmatidae: o que as análises espaciais e a modelagem de nicho nos revelam?

Marina Calixto Cunha

UBERLÂNDIA

Agosto 2024

Marina Calixto-Cunha

**Padrões de diversidade da família Lysmatidae. O que as análises
espaciais e a modelagem de nicho nos revelam?**

Tese apresentada à Universidade Federal
de Uberlândia, como parte das exigências
do Programa de Pós-Graduação em
Ecologia, Conservação e Biodiversidade
para a obtenção do título de doutor.

Orientadores

Professora Dra. Ariádine Cristine de Almeida

Professor Dr. Douglas Fernandes Rodrigues Alves

Uberlândia – Minas Gerais

Setembro 2024

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)
Sistema de Bibliotecas da UFU, MG, Brasil.

C972p
2024

Cunha, Marina, 1984-

Padrões de diversidade da família Lysmatidae [recurso eletrônico] :
o que as análises espaciais e a modelagem de nicho nos revelam? /
Marina Cunha. - 2024.

Orientadora: Ariádine Cristine de Almeida.

Coorientador: Douglas Fernandes Rodrigues Alves.

Tese (Doutorado) - Universidade Federal de Uberlândia, Programa
de Pós-graduação em Ecologia, Conservação e Biodiversidade.

Modo de acesso: Internet.

Disponível em: <http://doi.org/10.14393/ufu.te.2024.5037>

Inclui bibliografia.

Inclui ilustrações.

1. Ecologia. I. Almeida, Ariádine Cristine de, 1985-, (Orient.). II.
Alves, Douglas Fernandes Rodrigues, 1979-, (Coorient.). III.
Universidade Federal de Uberlândia. Programa de Pós-graduação em
Ecologia, Conservação e Biodiversidade. IV. Título.

CDU: 574

André Carlos Francisco
Bibliotecário Documentalista - CRB-6/3408



UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA

Coordenação do Programa de Pós-Graduação em Ecologia,
Conservação e Biodiversidade

Av. Pará, 1720, Bloco 2D, Sala 26 - Bairro Umuarama, Uberlândia-MG, CEP 38405-320
Telefone: (34) 3225-8641 - www.pggeco.ib.ufu.br - ecologia@umuarama.ufu.br



ATA DE DEFESA - PÓS-GRADUAÇÃO

Programa de Pós-Graduação em:	Ecologia, Conservação e Biodiversidade				
Defesa de:	Tese, número 96, PPGEGB				
Data:	vinte e sete de setembro de dois mil e vinte e quatro	Hora de início:	13:30	Hora de encerramento:	hh: 18:00
Matrícula do Discente:	12013ECR006				
Nome do Discente:	Marina Calixto Cunha				
Título do Trabalho:	Padrões de diversidade da família Lysmatidae: o que as análises espaciais e a modelagem de nicho nos revelam?				
Área de concentração:	Ecologia				
Linha de pesquisa:	Ecologia aplicada e conservação				
Projeto de Pesquisa de vinculação:	Tornando modelos de distribuição geográfica mais aplicáveis para a conservação de espécies				

Reuniu-se por videoconferência a Banca Examinadora designada pelo Colegiado do Programa de Pós-graduação em Ecologia, Conservação e Biodiversidade assim composta pelos doutores: Victor Alberto Tagliacollo - INBIO/UFU; Katia Gomes Facure Giarretta - UFU; Fúlvio Aurélio de Moraes Freire - UFRN; Pablo Ariel Martinez - UFS e Ariadine Cristine de Almeida - INBIO/UFU, orientador(a) do(a) candidato(a).

Iniciando os trabalhos o(a) presidente da mesa, Dr(a).Ariadine Cristine de Almeida, apresentou a Comissão Examinadora e o(a) candidato(a), agradeceu a presença do público e concedeu ao(à) Discente a palavra para a exposição do seu trabalho. A duração da apresentação do(a) Discente e o tempo de arguição e resposta foram conforme as normas do Programa.

A seguir o(a) senhor(a) presidente concedeu a palavra, pela ordem sucessivamente, aos(às) examinadores(as) que passaram a arguir o(a) candidato(a). Ultimada a arguição, que se desenvolveu dentro dos termos regimentais, a Banca, em sessão secreta, atribuiu o resultado final, considerando o(a) candidato(a):

Aprovado(a).

Esta defesa faz parte dos requisitos necessários à obtenção do título de Doutor.

O competente diploma será expedido após cumprimento dos demais requisitos, conforme as normas do Programa, a legislação pertinente e a regulamentação interna da UFU.

Nada mais havendo a tratar foram encerrados os trabalhos. Foi lavrada a presente ata que após lida e achada conforme foi assinada pela Banca Examinadora.



Documento assinado eletronicamente por **Ariadine Cristine de Almeida, Professor(a) do Magistério Superior**, em 27/09/2024, às 17:48, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do [Decreto nº 8.539, de 8 de outubro de 2015](#).



Documento assinado eletronicamente por **Victor Alberto Tagliacollo, Professor(a) do Magistério Superior**, em 27/09/2024, às 17:49, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do [Decreto nº 8.539, de 8 de outubro de 2015](#).



Documento assinado eletronicamente por **Katia Gomes Facure Giarretta, Professor(a) do Magistério Superior**, em 27/09/2024, às 17:50, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do [Decreto nº 8.539, de 8 de outubro de 2015](#).



Documento assinado eletronicamente por **Fúlvio Aurélio de Moraes Freire, Usuário Externo**, em 30/09/2024, às 18:11, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do [Decreto nº 8.539, de 8 de outubro de 2015](#).



Documento assinado eletronicamente por **Pablo Ariel Martinez, Usuário Externo**, em 30/09/2024, às 18:52, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do [Decreto nº 8.539, de 8 de outubro de 2015](#).



A autenticidade deste documento pode ser conferida no site https://www.sei.ufu.br/sei/controlador_externo.php?acao=documento_conferir&id_orgao_acesso_externo=0, informando o código verificador **5667928** e o código CRC **4B5F4614**.

“Dedico essa tese a minha avó Maria Garcia Cunha e ao meu filho Lucca Cunha Jacobucci. É tempo de cura, pertencimento e continuação. Reverencio o passado, desfruto o presente e preparo o chão para o amanhã”.

“Eu deixo aroma até nos meus espinhos, ao longe, o vento vai falando de mim” (Cecília Meireles)

Agradecimentos

Eu gostaria de começar esses agradecimentos sendo bastante grata à mulher corajosa que teve coragem de dizer sim à academia em 2016 e manteve esse compromisso em 2020, ainda no puerpério de seu primeiro e único filho. A essa Marina incansável, forte, criativa, desbravadora, que foi praticamente um trator, meu muito obrigada. Eu só pude ser o que sou hoje, porque você resistiu. Hoje há espaço para que eu possa ser uma mulher mais amorosa, amena, vulnerável e paciente.

Também é impossível falar da conclusão desse trabalho sem a parceria ímpar de meu esposo, que enfrentou o processo comigo, a inviabilidade de estruturar uma pesquisa durante um puerpério associado a uma pandemia, a um processo de completa exaustão que veio acompanhado do diagnóstico de neurodivergência. Giuliano, você foi colo, risada, companheiro de discussões técnicas, foi revisor das inúmeras normas que meu cérebro é incapaz de processar e foi, principalmente, acolhimento, encorajamento e amor. Gostaria também de agradecer ao meu filho, por ser generoso e compreender minhas ausências, por gostar de sentar-se ao meu lado, montar seu computador inventado e brincar de trabalhar com a mamãe. Agradecer a minha mãe Natércia e a Cleides por terem sido rede de apoio e nunca terem duvidado da minha capacidade.

Preciso agradecer ao meu tio e padrinho Luciano, tia Valquíria, seus filhos Rodrigo e Raphael, por serem um porto seguro, um lugar de proteção, afeto, acolhimento, leveza e riso. Por sempre me apoiarem e incentivarem nos momentos que eu nem acreditava que seria capaz de fazer mais.

Gostaria de agradecer as amigas e amigos de uma vida Letícia, Paula, Lara, Taty, Helil e Valéria. Quantas barras vocês seguraram! Quantos dias cinzentos vocês transformaram em céu de brigadeiro, com direito a arco-íris. Os intermináveis anos do inominável que só foram digeridos porque estávamos juntos. Comemos muitos sacos de sal nesse tempo pós golpe. Agradeço também aos amigos recentes Chrystal, Andrea e Cazenrique, que trouxeram leveza e companheirismo no último ano. Um agradecimento especial à Lira, que foi a amiga do Lucca mais ponta firme em 2023/2024.

Por mais que eu tenha uma rede de apoio maravilhosa, esse trabalho foi possibilitado por toda a comunidade da PPG-Ecologia UFU, em especial pelas amigas Ruthe Emília – minha gêmea, Ana Cláudia (colega de lab e de filosofias de vida) e que, assim como eu, peitou uma pós-graduação numa fase mais madura da vida. Aos professores: Paulo Eugênio de Oliveira, Renata Carmo Oliveira, Victor Tagliacollo e

Alessandra A. P. Bueno, por serem importantes referências como docentes que, mesmo diante de toda dificuldade, escolhem acreditar nos alunos, na Ciência e no poder transformador da educação.

Por fim, agradeço aos meus orientadores Ariádine Cristine de Almeida e Douglas F. R. Alves, por todo aprendizado compartilhado e dedicação para execução conjunta desse trabalho. Agradeço também a UFU e a CAPES por terem viabilizado a pesquisa.

Finalizar esse trabalho é a concretização de um sonho que a minha versão de 2006 achava impossível. Estar mulher, mãe, ah/sd dentro desse modelo de academia que temos, ainda não é conquista, é luta!

1. INTRODUÇÃO GERAL	1
1.1. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	3
1.2. RESUMO	7
1.3. ABSTRACT	9
2. CAPÍTULO 1: DESVENDANDO PADRÕES GLOBAIS DE RIQUEZA DA FAMÍLIA LYSMATIDAE: UMA ABORDAGEM ECOLÓGICA MULTI-ESCALA E MULTI-HIPÓTESE.....	10
2.1. INTRODUÇÃO	11
2.2. MATERIAL E MÉTODOS.....	16
2.2.1. Aquisição e processamento de dados.....	16
2.2.2. Hipóteses.....	21
2.2.3. Análises estatísticas.....	23
2.3. RESULTADOS.....	25
2.4. DISCUSSÃO	33
2.5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	41
3. CAPÍTULO 2: O QUE OS MODELOS DE DISTRIBUIÇÃO DE <i>Lysmata</i> RISSO (1816) – <i>Exhippolysmata</i> STEBBING (1915) NOS REVELAM SOBRE SUAS RELAÇÕES ECOLÓGICAS?	59
3.1. INTRODUÇÃO	60
3.2. MATERIAIS E MÉTODOS	65
3.2.1. Escolha das espécies e registros de ocorrência	65
3.2.2. Dados ambientais e background.....	66
3.2.3. Modelos de distribuição de espécies (MDEs)	67
3.2.4. Mapas de riqueza a partir dos MDEs (MRMD)	70
3.3. RESULTADOS.....	71

3.3.1. Métricas de avaliação dos modelos de distribuição de espécies (MDEs)	71
3.3.2. Nicho de <i>Lysmata–Exhippolysmata</i>	72
3.3.3. Áreas de distribuição e áreas com potencial defasagem de registros	77
3.4. DISCUSSÃO	84
3.5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	93
4. CAPÍTULO 3: HÁ PREDOMÍNIO DA CONSERVAÇÃO DE NICHOS ENTRE LYSMATIDAE?	116
4.1. INTRODUÇÃO	117
4.2. MATERIAIS E MÉTODOS	122
4.3. RESULTADOS	129
4.4. DISCUSSÃO	141
4.5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	147
5. CONSIDERAÇÕES FINAIS	164
6. ANEXOS	165

1. Introdução Geral

Para compreender as dinâmicas ecológicas e evolutivas de populações, comunidades e ecossistemas, é fundamental entender quais fatores atuam nos padrões de distribuição de abundância e riqueza das espécies (Sutcliffe et al. 2014). Várias hipóteses foram levantadas para tentar explicar tais padrões de distribuição da biodiversidade nos oceanos. (1) A hipótese da energia cinética ou temperatura correlaciona as taxas de metabolismo às temperaturas elevadas, promovendo, conseqüentemente maiores níveis de especiação e, portanto, biodiversidade (Rohde 1992, Allen et al. 2007); (2) a hipótese da produtividade-riqueza condiciona uma elevada riqueza à altas taxas de produtividade primária (Gaston 2000, Currie et al. 2004, Evans et al. 2005); (3) a hipótese de estresse ambiental propõem uma relação inversamente proporcional entre riqueza e estresse ambiental (Keeling et al. 2010).

Também foram propostas (4) a hipótese da estabilidade climática, que fala sobre a relação diretamente proporcional entre estabilidade ambiental e diversidade (Fraser & Currie 1996); (5) a disponibilidade de habitats viáveis influenciando positivamente a diversidade (Etnoyer et al. 2004, Worm et al. 2005) e, por fim, (6) a hipótese que diferentes histórias evolutivas de diferentes bacias oceânicas podem interferir nos padrões de distribuição da biodiversidade (Tittensor et al. 2010). Tittensor et al. (2010) avaliaram as hipóteses supracitadas na distribuição de 13 táxons principais ao redor do globo e mostraram que a temperatura superficial dos oceanos é o melhor fator preditor de riqueza entre os grupos, exceto para pinípedes (Mammalia, Carnivora). A temperatura interfere tanto em fatores intraespecíficos, como fisiologia, mortalidade,

25 crescimento, reprodução e distribuição das populações, quanto na estruturação
26 de comunidades e ecossistema (Glynn 1988, Mora & Ospina 2001, Sutcliffe et
27 al. 2014).

28 A forma como uma espécie se relaciona com o ambiente e com os
29 recursos disponíveis, os papéis que desempenham na comunidade e suas
30 diversas interações bióticas compõem seu nicho ecológico (Grinnell 1917,
31 Peterson et al. 2011, Carscadden et al. 2020). A amplitude deste nicho, portanto,
32 corresponde à variedade de condições que viabilizam o crescimento
33 populacional de uma determinada população (Hutchinson 1957, Sexton et al.
34 2017). Assim, espécies generalistas, com nichos amplos, estão aptas para
35 sobreviver em grandes faixas de condições ambientais, enquanto espécies
36 altamente especializadas, com nichos estreitos, dependem de condições
37 ambientais específicas para reprodução e sobrevivência (Sexton et al. 2017).

38 O nicho das espécies não é uma propriedade estática e pode evoluir em
39 função de mudanças ambientais que acontecem ao longo do tempo e do espaço
40 (Bocedi et al. 2014). Vicariâncias geográficas como a elevação do Istmo do
41 Panamá e a formação dos oceanos após a separação do Mar de Tétis, são bons
42 exemplos de eventos históricos que alteraram as características ambientais do
43 oceano e criaram diversas oportunidades evolutivas para as espécies marinhas
44 (Briggs et al. 1974, Briggs 2003).

45 Neste trabalho avaliamos os padrões distribucionais da família
46 Lysmatidae, que atende aos critérios de um bom modelo ecológico, já que
47 apresenta amplo padrão de distribuição oceânica; possui diversidade de estilos
48 de vida, vivendo tanto em agregações, quanto em pares e apresenta
49 associações simbióticas obrigatórias ou facultativas com peixes, esponjas e

anêmonas (Baeza 2010). Além disso, buscamos compreender a relação dos padrões ambientais com o nicho ecológico das espécies e como os modelos de nicho poderiam auxiliar na compreensão dos processos geradores de diversidade no táxon.

Essa tese foi dividida em 3 capítulos. No capítulo 1, aceito para publicação no periódico *Marine Ecology Progress Series*, buscou-se compreender, dentre as hipóteses de estresse fisiológico, disponibilidade de recursos, heterogeneidade de habitat e impacto antrópico, quais estavam mais relacionadas com a distribuição dos camarões lismatídeos. No capítulo 2 as características dos modelos de nicho ecológico dos gêneros *Lysmata* e *Exhippolysmata* foram descritas e uma comparação entre os mapas de riqueza (produzidos a partir de pontos de ocorrência) vs mapas de riqueza potencial (produzidos a partir da soma de mapas de adequabilidade ambiental) foi realizada. Tal comparação nos permitiu revelar a possibilidade de uma diversidade críptica nesses gêneros. No capítulo 3 buscou-se compreender se há um padrão de conservação de nicho na família Lysmatidae e se há evidências de especiação ecológica e não ecológica, desvendando o papel do ambiente na especiação dos lismatídeos.

1.1. Referências bibliográficas

Allen AP, Gillooly JF, Brown JH (2007) Recasting the species–energy hypothesis: the different roles of kinetic and potential energy in regulating biodiversity. In: *Scaling Biodiversity. Ecological Reviews*, Storch D, Brown J,

73 Marquet P (eds) Cambridge University Press, Cambridge, p 283–299.
 74 <https://doi.org/10.1017/CBO9780511814938>.

75 Baeza JA (2010) Molecular systematics of peppermint and cleaner shrimps:
 76 phylogeny and taxonomy of the genera *Lysmata* and *Exhippolysmata*
 77 (Crustacea: Caridea: Hippolytidae): phylogeny of peppermint and cleaner
 78 shrimps. Zoological Journal of the Linnean Society 160:254–265.
 79 <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2009.00605.x>

80 Bocedi G, Palmer SC, Pe'er G, Heikkinen RK, Matsinos YG, Watts K, Travis JM
 81 (2014) Range Shifter: a platform for modelling spatial eco-evolutionary
 82 dynamics and species' responses to environmental changes. Methods in
 83 Ecology and Evolution 5:388–396. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12162>

84 Briggs JC (2003) Guest editorial: marine centres of origin as evolutionary
 85 engines. Journal of Biogeography 30:1–18. <http://www.jstor.org/stable/827345>

86 Briggs JC, others (1974) Marine zoogeography.

87 Carscadden KA, Emery NC, Arnillas CA, Cadotte MW, Afkhami ME, Gravel D,
 88 Livingstone SW, Wiens JJ (2020) Niche Breadth: Causes and Consequences
 89 for Ecology, Evolution, and Conservation. The Quarterly Review of Biology
 90 95:179–214. <https://doi.org/10.1086/710388>

91 Currie DJ, Mittelbach GG, Cornell HV, Field R, Guégan J-F, Hawkins BA,
 92 Kaufman DM, Kerr JT, Oberdorff T, O'Brien E, Turner JRG (2004) Predictions
 93 and tests of climate-based hypotheses of broad-scale variation in taxonomic
 94 richness. Ecology Letters 7:1121–1134. [https://doi.org/10.1111/j.1461-](https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00671.x)
 95 [0248.2004.00671.x](https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00671.x)

96 Etnoyer P, Canny D, Mate B, Morgan L (2004) Persistent pelagic habitats in the
 97 Baja California to Bering Sea (B2B) ecoregion. *Oceanography*:90–101.
 98 <https://doi.org/10.5670/oceanog.2004.71>
 99 Evans KL, Greenwood JJ, Gaston KJ (2005) Dissecting the species–energy
 100 relationship. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*
 101 272:2155–2163. <https://doi.org/10.1098/rspb.2005.3209>
 102 Fraser RH, Currie DJ (1996) The species richness-energy hypothesis in a system
 103 where historical factors are thought to prevail: coral reefs. *The American*
 104 *Naturalist* 148:138–159.
 105 Gaston KJ (2000) Global patterns in biodiversity. *Nature* 405:220–227.
 106 <https://doi.org/10.1038/35012228>.
 107 Glynn PW (1988) El Nino—Southern oscillation 1982-1983: Nearshore
 108 population, community, and ecosystem responses. *Annual Review of Ecology*
 109 *and Systematics* 19:309–346.
 110 <https://doi.org/10.1146/annurev.es.19.110188.001521>
 111 Grinnell J (1917) The niche-relationships of the California Thrasher. *The Auk*
 112 34:427–433. <https://doi.org/10.2307/4072271>.
 113 Hutchinson G (1957) Concluding remarks—cold spring harbor symposia on
 114 quantitative biology. Reprinted in 1991: classics in theoretical biology. *Bulletin*
 115 *of Mathematical Biology* 53:193–213.
 116 Keeling RF, Körtzinger A, Gruber N (2010) Ocean deoxygenation in a warming
 117 world. *Annual review of marine science* 2:199–229.
 118 <https://doi.org/10.1146/annurev.marine.010908.163855>

119 Mora C, Ospina A (2001) Tolerance to high temperatures and potential impact of
 120 sea warming on reef fishes of Gorgona Island (tropical eastern Pacific). *Marine*
 121 *Biology* 139:765–769. <https://doi.org/10.1007/s002270100626>

122 Peterson AT, Soberón J, Pearson RG, Anderson RP, Martínez-Meyer E,
 123 Nakamura M, Araújo MB (2011) Ecological niches and geographic
 124 distributions (MPB-49). In: *Ecological niches and geographic distributions*
 125 (MPB-49). Princeton University Press.
 126 <https://doi.org/10.23943/princeton/9780691136868.001.0001>

127 Rohde K (1992) Latitudinal gradients in species diversity: the search for the
 128 primary cause. *Oikos*:514–527. <https://doi.org/10.2307/3545569>

129 Sexton JP, Montiel J, Shay JE, Stephens MR, Slatyer RA (2017) Evolution of
 130 Ecological Niche Breadth. *Annual Review of Ecology, Evolution, and*
 131 *Systematics* 48:183–206. [https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110316-](https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110316-023003)
 132 [023003](https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110316-023003)

133 Sutcliffe PR, Mellin C, Pitcher CR, Possingham HP, Caley MJ (2014) Regional-
 134 scale patterns and predictors of species richness and abundance across
 135 twelve major tropical inter-reef taxa. *Ecography* 37:162–171.
 136 <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.00102.x>.

137 Tittensor DP, Mora C, Jetz W, Lotze HK, Ricard D, Berghe EV, Worm B (2010a)
 138 Global patterns and predictors of marine biodiversity across taxa. *Nature*
 139 466:1098–1101. <https://doi.org/10.1038/nature09329>.

140 Worm B, Sandow M, Oschlies A, Lotze HK, Myers RA (2005) Global patterns of
 141 predator diversity in the open oceans. *Science* 309:1365–1369.
 142 <https://doi.org/10.1126/science.1113399>

1.2. Resumo

Entender os fatores que moldam a distribuição e riqueza das espécies é crucial para estudar dinâmicas ecológicas. Embora gradientes de diversidade sejam bem explorados, os fatores promotores da riqueza em grandes escalas ainda geram debate. Este trabalho buscou compreender os padrões de distribuição da família Lysmatidae, como as espécies se relacionam com o ambiente marinho e quais variáveis ambientais são mais relevantes para estruturação de seus nichos. Também foi objetivo do trabalho entender as dinâmicas de nicho entre as diferentes espécies de lismatídeos e se a família corroborava a hipótese de conservadorismo de nicho filogenético. Observou-se que Lysmatidae tem distribuição circuntropical, com picos de riqueza de espécies na região de transição tropical/subtropical em ambos os hemisférios. O oceano Atlântico Oeste e o reino Indo-Pacífico Central concentram a maior diversidade de Lysmatidae. As variáveis que mais contribuíram com os nichos na família foram: temperatura, salinidade, batimetria e riqueza de corais. Sobre a dinâmica dos nichos, houve predomínio de conservadorismo de nicho e de casos de alopatria entre espécies. Nossos resultados demonstram que Lysmatidae pode ser uma família sensível aos efeitos das mudanças climáticas, uma vez que a temperatura exerceu grande influência ecológica na estruturação e estratificação das comunidades de camarões, bem como a riqueza de corais. A família também apresentou casos de divergência de nicho contestando a hipótese de conservadorismo de nicho filogenético. As diferentes configurações de dinâmicas de nicho observadas, associadas aos padrões espaciais dos pares de espécies irmãs avaliados, confirmaram a possibilidade de processos

167 ecológicos e não ecológicos seremos responsáveis pelos casos de especiação
168 do grupo.

169 **Palavras chaves:** lismatídeos, carídeos, dinâmicas de nicho, padrões de
170 riqueza.

171

1.3. Abstract

Understanding the factors that shape species distribution and richness is crucial for studying ecological dynamics. Although diversity gradients are well-explored, the drivers of richness at large scales remain debated. This study aimed to comprehend the distribution patterns of the Lysmatidae family, how species relate to the marine environment, and which environmental variables are most relevant for structuring their niches. Another objective was to understand the niche dynamics among different lysmatids species and to assess whether the family supports the hypothesis of phylogenetic niche conservatism. It was observed that Lysmatidae has a circumtropical distribution, with species richness peaks in the tropical/subtropical transition zones in both hemispheres. The Western Atlantic Ocean and the Central Indo-Pacific region hold the highest diversity of Lysmatidae. The variables that most contributed to the family's niches were temperature, salinity, bathymetry, and coral richness. Regarding niche dynamics, niche conservatism and cases of allopatry among species predominated. Our results suggest that Lysmatidae may be sensitive to the effects of climate change, given that temperature had a significant ecological influence on the structuring and stratification of shrimp communities, as well as coral richness. The family also exhibited cases of niche divergence, challenging the hypothesis of phylogenetic niche conservatism. The different configurations of niche dynamics observed, combined with the spatial patterns of evaluated sister species pairs, confirmed the possibility that both ecological and non-ecological processes could be responsible for the speciation events in this group.

Keywords: Lysmatids, carideans, niche dynamics, richness patterns.

197

198 **2. Capítulo 1: Desvendando padrões globais de riqueza da família**
199 **Lysmatidae: Uma abordagem ecológica multi-escala e multi-hipótese.**

200

201 **Resumo**

202 Enquanto os gradientes de diversidade são bem explorados na macroecologia,
203 os fatores que moldam a riqueza de espécies em escalas amplas continuam em
204 debate. Investigamos a riqueza de espécies da família Lysmatidae em quatro
205 escalas espaciais: domínio, província, ecorregião e local (2 x 2 graus decimais).
206 Testamos quatro hipóteses ecológicas: Estresse Fisiológico (PSH),
207 Disponibilidade de Recursos (RAH), Heterogeneidade do Habitat (HHH) e
208 Impacto Antrópico (AIH). Dados de ocorrência (52 espécies de Lysmatidae) e
209 variáveis ambientais (salinidade, temperatura, produtividade primária, batimetria,
210 riqueza de corais, índice de impacto antrópico) foram obtidos de bases de dados
211 online (GBIF, OBIS, Bio-Oracle) e literatura. Quinze modelos de regressão,
212 incorporando filtros espaciais, foram testados para avaliar as hipóteses. A maior
213 riqueza de Lysmatidae ocorreu nos domínios do Atlântico Tropical e Indo-
214 Pacífico Central. A riqueza variou com a escala, apresentando valores mais altos
215 na transição entre a zona tropical e subtropical. A batimetria esteve associada à
216 riqueza de Lysmatidae nas quatro escalas, especialmente nas escalas local e de
217 ecorregião, enquanto a riqueza de corais esteve relacionada às escalas de
218 província e domínio. A HHH foi a que melhor explicou os padrões de riqueza de
219 Lysmatidae na escala de domínio. Variáveis relacionadas à PSH e AIH estiveram
220 associadas à riqueza nas escalas de ecorregião e província. A RAH não foi
221 confirmada como promotora da riqueza de Lysmatidae, já que a produtividade

primária não se relacionou com ela em nenhuma escala. Nosso estudo enfatizou a importância da escala na pesquisa de biodiversidade, influenciando os padrões de riqueza. Por fim, este estudo sugere que a família pode indicar os efeitos das mudanças climáticas: tropicalização das zonas subtropicais e defaunação dos ecossistemas tropicais, como os recifes de coral. Isso é apoiado pela correlação entre a riqueza de Lysmatidae e a presença de corais globalmente e a amplitude térmica regionalmente.

Palavras-Chave: Macroecologia de Caridea, diversidade de decápodes, padrões biogeográficos, distribuição geográfica, camarão-pimenta, camarão-limpador.

2.1. Introdução

Estudos contemporâneos em evolução, conservação e ecologia têm como objetivo compreender os padrões globais de riqueza de espécies e as forças subjacentes que os moldam (Tittensor et al. 2010a). A variação na riqueza de espécies em relação à escala observada tem sido tema de debate (Chase et al. 2019). Globalmente, tanto os fatores antropogênicos atuais, quanto históricos, contribuíram para a extinção de inúmeros táxons (Barnosky et al. 2011, Pimm et al. 2014, McCauley et al. 2015), resultando em uma diminuição global da riqueza de espécies, embora essa queda não seja consistentemente evidente em escalas regionais ou locais (Primack et al. 2018).

No ambiente marinho, várias hipóteses ecológicas foram propostas para elucidar os gradientes de diversidade (Pianka 1966, Brown & Gibson 1983, Okolodkov 2010). Entre as principais hipóteses estão a hipótese da energia cinética ou hipótese da temperatura, que correlaciona taxas metabólicas com

temperaturas mais altas, promovendo, conseqüentemente, níveis mais elevados de especiação e biodiversidade (Rohde 1992, Allen et al. 2007); a hipótese da produtividade-riqueza, que postula que uma alta riqueza é condicionada por altas taxas de produtividade primária (Gaston 2000, Evans et al. 2005); e a hipótese do estresse ambiental, que propõe uma relação inversamente proporcional entre riqueza e estresse ambiental (Keeling et al. 2010).

Entre as inúmeras hipóteses alternativas, há um consenso quase unânime sobre a necessidade de examinar a relação entre riqueza e variação de temperatura. Segundo Janzen (1967), a redução dos extremos sazonais de temperatura nos trópicos facilitaria a evolução de espécies com baixa tolerância térmica. Essas espécies se estruturariam em nichos ecológicos mais estreitos, permitindo que um maior número de espécies coexistisse na região tropical. Além da temperatura, a variação de precipitação, como nas estações secas e chuvosas, pode alterar a turbidez e o aporte de nutrientes em regiões costeiras (McClanahan 1988). Portanto, a relação entre amplitude de nicho, riqueza de espécies e latitude depende dos fatores ambientais considerados, incluindo produtividade, temperatura e salinidade, entre outros (Vázquez & Stevens 2004).

Além dessas hipóteses tradicionalmente estudadas em ecologia, duas outras hipóteses têm sido investigadas sob a perspectiva das mudanças climáticas e alterações antropogênicas (Luypaert et al. 2020). A hipótese da estabilidade climática sugere uma relação diretamente proporcional entre estabilidade ambiental e diversidade (Fraser & Currie 1996), enquanto a hipótese da disponibilidade de habitat apoia o efeito positivo da disponibilidade de habitat na diversidade (Etnoyer et al. 2004, Worm et al. 2005). Essas hipóteses têm sido amplamente estudadas devido aos vários impactos nos sistemas marinhos,

271 incluindo a presença de diferentes tipos de poluentes, a expansão da distribuição
272 de espécies invasoras, o aquecimento dos oceanos e os processos de
273 acidificação. Esses fatores culminaram no branqueamento generalizado de
274 áreas de recifes de coral e na sobre-exploração de espécies marinhas em
275 múltiplos níveis de pesca (Luypaert et al. 2020).

276 As atividades humanas também podem perturbar os processos de
277 distribuição das espécies marinhas, atuando como estressores para as
278 comunidades (Giraldes et al. 2021). Elas têm o potencial de modificar as teias
279 alimentares marinhas e estabelecer novos ecossistemas, com diversidades
280 diferentes das que existiam antes da intervenção das ações antropogênicas
281 (Jackson et al. 2001, Pereira et al. 2018, Giraldes et al. 2021). Exemplos de
282 impactos significativos nos ecossistemas marinhos incluem a remoção de
283 predadores das cadeias alimentares devido a atividades de pesca (Boudreau &
284 Worm 2012), a modificação da cobertura bentônica em ambientes recifais
285 causada pelo turismo e a crescente urbanização das áreas costeiras (Dwyer &
286 Edwards 2000).

287 Para entender os fatores que contribuem para o surgimento de
288 gradientes de riqueza de espécies no ambiente marinho, reconhecendo que
289 esses fatores podem variar entre diferentes táxons (Tittensor et al. 2010a),
290 focamos no clado monofilético formado por camarões dos gêneros *Lysmata* (51
291 espécies descritas), *Lysmatella* (01 espécie descrita), *Exhippolysmata* (04
292 espécies descritas) e *Mimocaris* (01 espécie descrita) (Infraordem: Caridea;
293 Família: Lysmatidae, (Chace Jr 1997, Rhyne & Lin 2006, Okuno & Fiedler 2010,
294 Anker & Cox 2011a, De Grave & Fransen 2011a, Baeza & Prakash 2019, Aguilar
295 et al. 2022). Esta família (Lysmatidae) demonstra relevância ecológica ao exibir

um sistema reprodutivo sexual complexo e incomum, caracterizado por protandria simultânea (Baeza, 2010c; Baeza et al., 2009a; Bauer, 2002, 2006), adotando diferentes estilos de vida (de vida livre, simbiose obrigatória e/ou facultativa, ocorrência em pares e agregações), e desempenhando funções ecossistêmicas, como a limpeza de peixes, corais e anêmonas (Bauer 2000, Baeza & Bauer 2004, Baeza 2006, 2007, 2013, Baeza & Anker 2008, Baeza et al. 2009c, Baeza & Prakash 2019, Aguilar et al. 2022).

Somado a isso, o grupo tem representantes registrados como espécies invasoras em várias localidades, além de enfrentar a pressão da pesca pelo mercado de aquarismo (Calado et al. 2003a, Calado 2009a, Aguilar et al. 2022, Guéron et al. 2022). Recentemente, um estudo sobre *Lysmata unicolornis* revelou uma expansão da distribuição dessa espécie em direção às regiões subtropicais do Oceano Atlântico (González-Ortegón et al. 2020), indicando a possibilidade de um processo inicial de tropicalização nessas áreas.

Finalmente, os Lysmatidae estão amplamente distribuídos por todo o planeta (Calado et al. 2003, Rhyne & Lin 2006, Anker & Baeza, 2009, Baeza et al. 2009b; Calado 2009a, Baeza 2010c, Prakash & Baeza, 2017, De Grave & Anker 2018a), ocupando tanto regiões tropicais quanto subtropicais (De Grave & Anker 2018a, Giraldes et al. 2018a), e diversos habitats, como ambientes rochosos, recifes de corais e pradarias marinhas (Bauer & Holt 1998, Rhyne & Lin 2006). Eles prosperam em profundidades que variam desde zonas intertidais até cerca de 300 m, como exemplificado por *L. philippinensis* (Chace Jr 1997, Rhyne & Lin 2006).

Dadas as diversas pressões que impactam o ambiente marinho durante o Antropoceno (Luypaert et al. 2020) e a notável diversidade de estilos de vida

321 exibida pelos Lysmatidae, caracterizada por uma gama de adaptações
322 ecológicas, fisiológicas e morfológicas (Bauer 2000, Baeza & Bauer 2004, Baeza
323 2006, 2007, 2013, Baeza & Anker 2008, Baeza et al. 2009c, Baeza & Prakash
324 2019, Aguilar et al. 2022), sugerimos que investigar os padrões de riqueza desse
325 clado proporciona insights sobre os impactos das variáveis ambientais naturais
326 (por exemplo, produtividade, fatores históricos, salinidade), bem como a
327 influência contínua das ações antropogênicas nos ecossistemas marinhos.

328 Portanto, este estudo teve como objetivo avaliar a distribuição global da
329 riqueza dos Lysmatidae e determinar se várias hipóteses ecológicas poderiam
330 influenciar a distribuição dos Lysmatidae em quatro escalas: reino, província,
331 ecorregião (Spalding et al. 2008) e local (célula de grade 2x2 graus). Na Hipótese
332 de Estresse Fisiológico (HEF), investigamos se grandes variações de
333 temperatura e salinidade poderiam levar a uma redução na riqueza dos
334 Lysmatidae em escalas locais e regionais, reduzindo assim sua capacidade de
335 dispersão (Janzen 1967). Sobre a Hipótese de Heterogeneidade de Habitat
336 (HHH), exploramos a relação entre a riqueza de corais, batimetria e riqueza dos
337 Lysmatidae em escala global. Hipotetizamos que a disponibilidade de habitat
338 permitiria a diversificação do uso de recursos e, conseqüentemente, a
339 especiação por meio da especialização de nicho (Bazzaz 1975, Tews et al. 2004,
340 Sanciangco et al. 2013).

341 Além disso, examinamos a Hipótese de Disponibilidade de Recursos
342 (HDR) para determinar se a produtividade primária estava positivamente
343 correlacionada com a riqueza, promovendo uma maior coexistência de espécies
344 (Hawkins et al. 2003) em escalas local e regional. Por fim, avaliamos se a
345 Hipótese de Impacto Antropogênico (HIA) poderia ser apoiada pela observação

de uma menor riqueza de espécies em áreas com maior impacto antropogênico (Torres-Romero & Olalla-Tárraga 2015), potencialmente associada à perda de espécies especialistas e à subsequente homogeneização biótica, particularmente em escalas mais amplas (McKinney & Lockwood 1999, Gossner et al. 2016, Chase et al. 2019).

2.2. Material e Métodos

2.2.1. Aquisição e processamento de dados

Realizamos um levantamento abrangente dos pontos de ocorrência das espécies da família Lysmatidae, utilizando revisões de literatura e dados do *Global Biodiversity Information Facility* (GBIF, <http://www.gbif.org>, até 20 de novembro de 2023) e do *Ocean Biodiversity Information System* (OBIS; <https://obis.org/>, até 20 de novembro de 2023). Consideramos as ocorrências registradas entre 1899 e 2023. Para trabalhar com essa escala temporal extensa, assumimos a perspectiva do conservadorismo de nicho, onde espécies irmãs, como as estudadas nesta investigação, tendem a conservar seus nichos ao longo de milhares de anos de evolução independente, com a especiação ocorrendo em escalas geográficas e modificações ecológicas surgindo posteriormente (Peterson et al. 1999).

Neste estudo, foram utilizadas apenas 52 espécies da família Lysmatidae. Adotamos todos os sinônimos reconhecidos pelo World Register of Marine Species (WoRMS) (Ahyong et al. 2024) e a filogenia de Aguilar et al (2022). Destas, 46 eram representantes do gênero *Lysmata*, incluindo *Lysmata* sp. AUS1 e *Lysmata* sp. AUS2 (pertencentes ao complexo *Lysmata rauli*,

conforme proposto por Guéron (2022), que ainda não foram formalmente descritas). Esta inclusão foi possível porque as ocorrências de *L. sp. AUS1* e *L. sp. AUS2* encontradas na costa australiana poderiam ser outras ocorrências do complexo *L. rauli*. No entanto, não há distinção entre os registros de ocorrência no GBIF; as populações foram classificadas a posteriori. Portanto, apesar de sabermos que *L. sp. AUS1* e *L. sp. AUS2* são espécies diferentes, consideramos este como um complexo de espécies, ao qual nos referimos como *Lysmata sp. AUS*. Tanto *L. sp. AUS1* quanto *L. sp. AUS2* não foram formalmente descritas e não estão presentes no WoRMS. Além disso, esses dados são significativos, pois contribuem para representar a diversidade já identificada dentro do complexo *L. rauli*.

Do gênero *Exhippolysmata*, todas as quatro espécies foram incluídas, além de *Lysmatella prima* e *Mimocaris heterocarpoides*. O gênero *Ligur*, composto por uma única espécie (*L. ensiferus*), não foi considerado neste trabalho, pois apresenta uma posição basal incerta nas duas árvores filogenéticas (Máxima Verossimilhança, Inferência Bayesiana) propostas por Aguilar et al. (2022), o que sugere que a família Lysmatidae é um grupo parafilético (mais detalhes, ver Material Suplementar 1).

Algumas espécies (*L. kemp*i, *L. leptodactylus*, *L. splendida* e *L. stenolepis*) foram excluídas devido à insuficiência de dados disponíveis nos bancos de dados (Ahyong et al. 2024), ou porque o artigo de descrição da espécie não continha dados precisos ou completos de longitude e latitude. Durante o processamento dos dados de ocorrência, informações sobre as espécies *L. baueri* e *L. durbanensis* foram omitidas após o ajuste de sua

394 resolução espacial para corresponder à das variáveis ambientais (2 x 2 graus
395 decimais).

396 Apesar das evidências sugerindo novas sinonímias (Ashrafi et al. 2021,
397 Aguilar et al. 2022), ainda não há consenso na literatura a respeito delas (por
398 exemplo, *L. kuekenthali* e *L. hochi* – – Ashrafi et al. 2021, e *L. dispar* e *L. lipkei* –
399 Aguilar et al. 2022). Portanto, espécies distintas foram consideradas aqui de
400 acordo com o banco de dados WoRMS (Ahyong et al. 2024) Ainda existem
401 alguns complexos de espécies crípticas aguardando estudos mais detalhados,
402 como o complexo *L. wurdemanni* sensu Baeza & Prakash (2019), o complexo *L.*
403 *vittata* (Aguilar et al. 2022, Guéron et al. 2022) e o complexo *L. rauli* (Guéron et
404 al. 2022). Neste estudo, o complexo *L. wurdemanni* foi tratado como uma única
405 espécie, pois as espécies crípticas no complexo não foram formalmente
406 descritas (Baeza & Prakash 2019).

407 As ocorrências de *L. vittata* no Mar Vermelho e no Mar Mediterrâneo
408 foram reavaliadas e removidas devido a evidências sugerindo que pertencem a
409 espécimes de *L. rauli* sensu lato (Aguilar et al., 2022; Guéron et al., 2022). Além
410 de toda a cautela já mencionada com o tratamento das ocorrências e quais
411 espécies seriam utilizadas neste estudo, também consideramos a possibilidade
412 de que muitos registros representem casos de invasões de espécies de
413 Lysmatidae.

414 Embora estejamos cientes dos casos de invasão, como *L. lipkei* e *L.*
415 *vittata* no Atlântico ocidental (Almeida et al. 2021, Aguilar et al. 2022), nosso
416 estudo se concentrou em avaliar a distribuição das espécies sem distinguir entre
417 ocorrências nativas e não-nativas. Nosso objetivo foi investigar os fatores
418 ambientais que facilitam a coocorrência de espécies dentro do clado,

419 englobando tanto espécies nativas quanto invasoras. Todas as ocorrências
420 passaram por uma rigorosa padronização para garantir consistência com as
421 variáveis preditoras (resolução de 5 minutos de arco) usando o banco de dados
422 Bio-Oracle (<http://bio-oracle.org/>, acesso em: 25 de maio de 2020) (Tyberghein
423 et al. 2012, Assis et al. 2018;) (Ver Material Suplementar 1).

424 Consideramos a estrutura espacial dos dados e a autocorrelação
425 espacial inerente, empregando filtragem espacial por meio de autovetores
426 lineares. Em vez de analisar cada variável ambiental separadamente em uma
427 regressão linear, optamos por trabalhar com duas variáveis derivadas das
428 relações espaciais dos dados (Diniz-Filho & Bini 2005). Para mitigar possíveis
429 vieses de amostragem, removemos ocorrências duplicadas ou aquelas com
430 registros georreferenciados ambíguos (casos em que mais de uma ocorrência
431 foi registrada no mesmo pixel) (Fourcade 2016, de Andrade et al. 2020). Após
432 isso, refinamos as ocorrências das espécies selecionando aleatoriamente uma
433 instância dentro de cada célula de grade em uma resolução duas vezes maior
434 que a das variáveis ambientais (Velazco et al. 2019).

435 Subsequentemente, as ocorrências foram plotadas e sobrepostas para
436 determinar a riqueza em quatro escalas espaciais distintas: reino, província,
437 ecorregião e célula de grade do mapa (resolução de célula de grade 2 x 2 graus,
438 equivalente a $\approx 220 \text{ km}^2$). A delimitação espacial de reino (10), província (48) e
439 ecorregião (115) foi baseada em Spalding et al. (2008) (Material Suplementar 1).
440 O processamento das ocorrências em cada escala foi realizado utilizando o R
441 Studio (versão 4.3.2).

442 Para elucidar os fatores que influenciam a distribuição da riqueza de
 443 Lysmatidae, selecionamos sete variáveis com base na literatura científica, que
 444 formaram as hipóteses testadas neste estudo. Essas variáveis incluíram
 445 temperatura anual (média e variação), salinidade anual (média) e produtividade
 446 primária (média), obtidas do banco de dados Bio-Oracle (<http://bio-oracle.org/>,
 447 acesso em: 25 de maio de 2020). Adicionalmente, a riqueza de corais e o índice
 448 de impacto antropogênico foram obtidos da Lista Vermelha da IUCN
 449 (www.iucnredlist.org, acesso em: 16 de junho de 2022) e do National Center of
 450 Ecological Analysis and Synthesis (NCEAS; <https://www.nceas.ucsb.edu/>),
 451 respectivamente. Embora salinidade anual (variação), oxigênio dissolvido anual
 452 (variação), velocidade das correntes (variação), batimetria e luminosidade
 453 (variação) tenham sido considerados, apresentaram problemas de
 454 colinearidade, com valores de correlação inferiores a 0,70 e fator de inflação da
 455 variância (VIF) inferior a 5,0 (Material Suplementar 2 – Figura 1, Tabela 1).

456 **Tabela 1:** Descrição das variáveis avaliadas para as hipóteses estudadas
 457 .

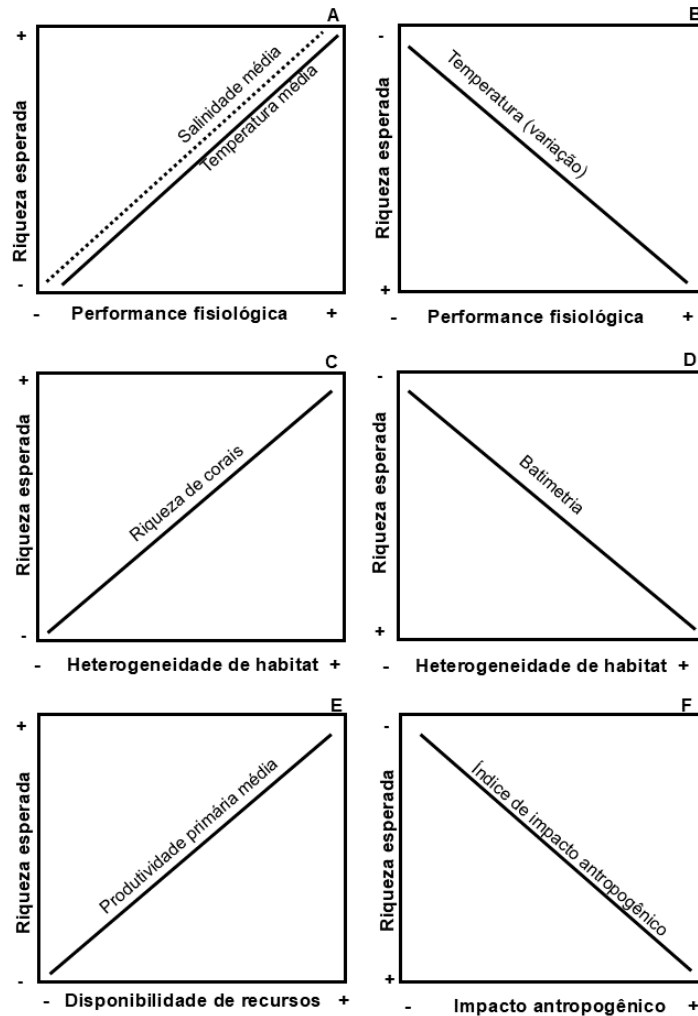
Variables	HEF	HDR	HHH	HIA
Índice de impacto antropogênico				X
Batimetria (m)			X	
Riqueza de corais			X	
Produtividade primária média (g.m ⁻³ .dia ⁻¹)		X		
Salinidade anual média (PSS)	X			
Variação da salinidade anual (PSS)	X			
Temperatura anual média (°C)	X			
Variação da temperatura anual (°C)	X			

458

2.2.2. Hipóteses

Quatro hipóteses foram propostas para elucidar os padrões de riqueza de *Lysmatidae*: a Hipótese do Estresse Fisiológico (HEF), a Hipótese da Heterogeneidade do Habitat (HHH), a Hipótese da Disponibilidade de Recursos (HDR) e a Hipótese do Impacto Antropogênico (HIA). Na HEF, utilizamos temperatura (variação e média, °C) e salinidade (média, PSS) como indicadores de estresse ambiental (Figura 1 A-B). Na HHH, utilizamos a riqueza de corais e a batimetria como variáveis para representar a heterogeneidade do habitat (Figura 1 C-D).

Os dados de riqueza de corais foram obtidos a partir de mapas de distribuição para 561 espécies de corais construtores de recifes da Lista Vermelha da IUCN. Subsequentemente, esses mapas foram sobrepostos em uma grade com células de 2° de resolução (aproximadamente 200 x 200 km no Equador), agregando os intervalos de distribuição sobrepostos dentro de cada célula da grade. O processamento desses mapas foi realizado utilizando o pacote "raster" (Hijmans et al. 2021) no R Studio (versão 4.3.2). Na HDR, utilizamos a produtividade primária média como um indicador de disponibilidade de recursos (Figura 1E).



477

478 **Figura 1:** Representação esquemática das hipóteses formuladas,
 479 ilustrando o efeito esperado de cada variável na riqueza de Lysmatidae.
 480 Legenda: Hipótese do Estresse Fisiológico (HEF): efeito das variáveis -
 481 temperatura média e salinidade (A), variação de temperatura (B); Hipótese da
 482 Heterogeneidade do Habitat (HHH): efeito das variáveis riqueza de corais (C) e
 483 batimetria (D); Hipótese da Disponibilidade de Recursos (HDR): efeito da
 484 produtividade primária média (E); Hipótese do Impacto Antropogênico (HIA):
 485 efeito do impacto antropogênico (F).

Por fim, avaliamos o HIA por meio de um índice de impacto antropogênico (Figura 1F), composto de 19 fatores antropogênicos que contribuem para mudanças ecológicas nos oceanos. Este índice avaliou o efeito de vários estressores no ambiente marinho, incluindo diferentes níveis de pesca (desde artesanal até demersal de alto impacto), atividades de navegação, presença de plataformas de petróleo, impacto humano direto, várias fontes de poluição, espécies invasoras, acidificação dos oceanos, temperatura da superfície do mar, aumento do nível do mar e incidência de radiação UV (Halpern et al. 2015).

O impacto cumulativo desses estressores foi baseado em pressupostos de respostas lineares e aditivas dentro dos sistemas naturais. No entanto, é importante considerar que os ecossistemas marinhos podem exibir respostas de limiar a estressores intensos e cumulativos, resultando em respostas de impacto cumulativo não lineares nas relações ecológicas (Halpern et al. 2015). Essas respostas são comuns, mas difíceis de prever. Portanto, o índice fornece uma visão geral de como as pressões ambientais estão mudando ao longo do tempo e identifica áreas onde os esforços de mitigação são mais necessários (Halpern et al. 2015).

2.2.3. Análises estatísticas

Este estudo foi baseado na suposição de um equilíbrio ou pseudo-equilíbrio existente entre o ambiente e os padrões observados das espécies (Lischke et al. 1998, Guisan & Zimmermann 2000). A adoção do princípio de pseudo-equilíbrio é justificada devido ao seu poder preditivo em larga escala e à falta de dados detalhados sobre a fisiologia e o comportamento das espécies

511 estudadas (Guisan & Zimmermann 2000, Pickett et al. 2010). Além disso, dada
512 a pesquisa limitada realizada sobre o grupo Lysmatidae, o princípio do pseudo-
513 equilíbrio nos permite aproveitar ao máximo as informações disponíveis obtidas
514 a partir dos registros de ocorrência acumulados até o momento.

515 Para realizar análises de filtro espacial, utilizamos as coordenadas
516 geográficas (latitude e longitude) de cada célula no globo para construir uma
517 matriz pareada de distâncias geográficas entre as células (Diniz-Filho et al.
518 2003). Essa distância fornece peso aos efeitos de curta distância após o
519 processo de filtragem (Diniz-Filho et al. 2003). A associação entre os autovetores
520 e os autovalores positivos da matriz representa a relação espacial entre as
521 células do globo em diferentes escalas espaciais (Diniz-Filho et al. 2003). A
522 geometria da área geográfica em estudo permite sua incorporação em uma
523 abordagem de regressão múltipla, considerando a autocorrelação espacial e
524 possibilitando a previsão não tendenciosa dos parâmetros de regressão (Diniz-
525 Filho et al. 2003).

526 Para testar as diferentes hipóteses, construímos 15 modelos de
527 regressão usando o método de filtragem de autovetores espaciais (FEZ)
528 (Daisuke Murakami 2022). Essa abordagem remove o viés da autocorrelação
529 espacial nos resíduos dos modelos lineares generalizados (GLM), melhorando a
530 confiabilidade da estimativa dos efeitos de cada variável, uma vez que os filtros
531 representam proposições distintas e independentes sobre como as células do
532 mapa estão geograficamente relacionadas ou conectadas entre si (Diniz-Filho &
533 Bini 2005). Os filtros são expressos como novas variáveis derivadas das
534 distâncias geográficas e das relações espaciais entre as células (Diniz-Filho &
535 Bini 2005).

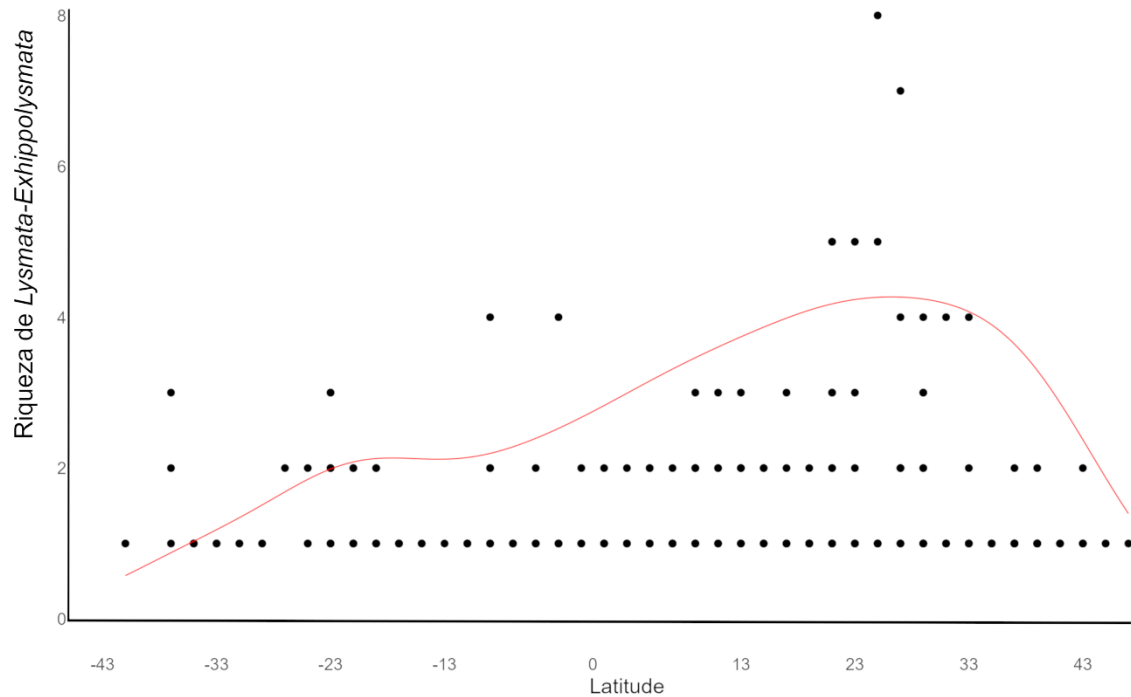
A seleção do melhor modelo foi baseada no Critério de Informação de Akaike (AIC). De acordo com este critério, o modelo que melhor explica o fenômeno estudado é o que tem $\Delta AIC = 0$, pois representa a menor perda de informação quando o modelo é utilizado para aproximar a realidade total (Johnson & Omland 2004, Burnham et al. 2011a). Após ajustar cada modelo aos dados e calcular o escore AIC, as diferenças desses escores entre cada modelo e o melhor modelo foram calculadas (o melhor modelo no conjunto tem o menor escore AIC: $\Delta_i = AIC_i - AIC_{min}$) (Johnson & Omland 2004). Todos os modelos com $\Delta AIC < 4$ foram considerados como tendo suporte substancial (Burnham et al. 2011b). Os pesos de Akaike são aditivos e podem ser somados para fornecer um conjunto de modelos confiáveis, com uma probabilidade específica de que o modelo de melhor ajuste esteja contido no conjunto de confiança (Johnson & Omland 2004).

Após avaliar os modelos com base no critério AIC, avaliamos o desempenho dos modelos de melhor classificação, examinando sua adequação ao ajuste, ao mesmo tempo em que reconhecemos a natureza finita dos dados e a compreensão de que os modelos servem como aproximações da realidade (Burnham & Anderson 2004). Todas as análises estatísticas foram executadas usando o R Studio (version 4.3.2).

2.3. Resultados

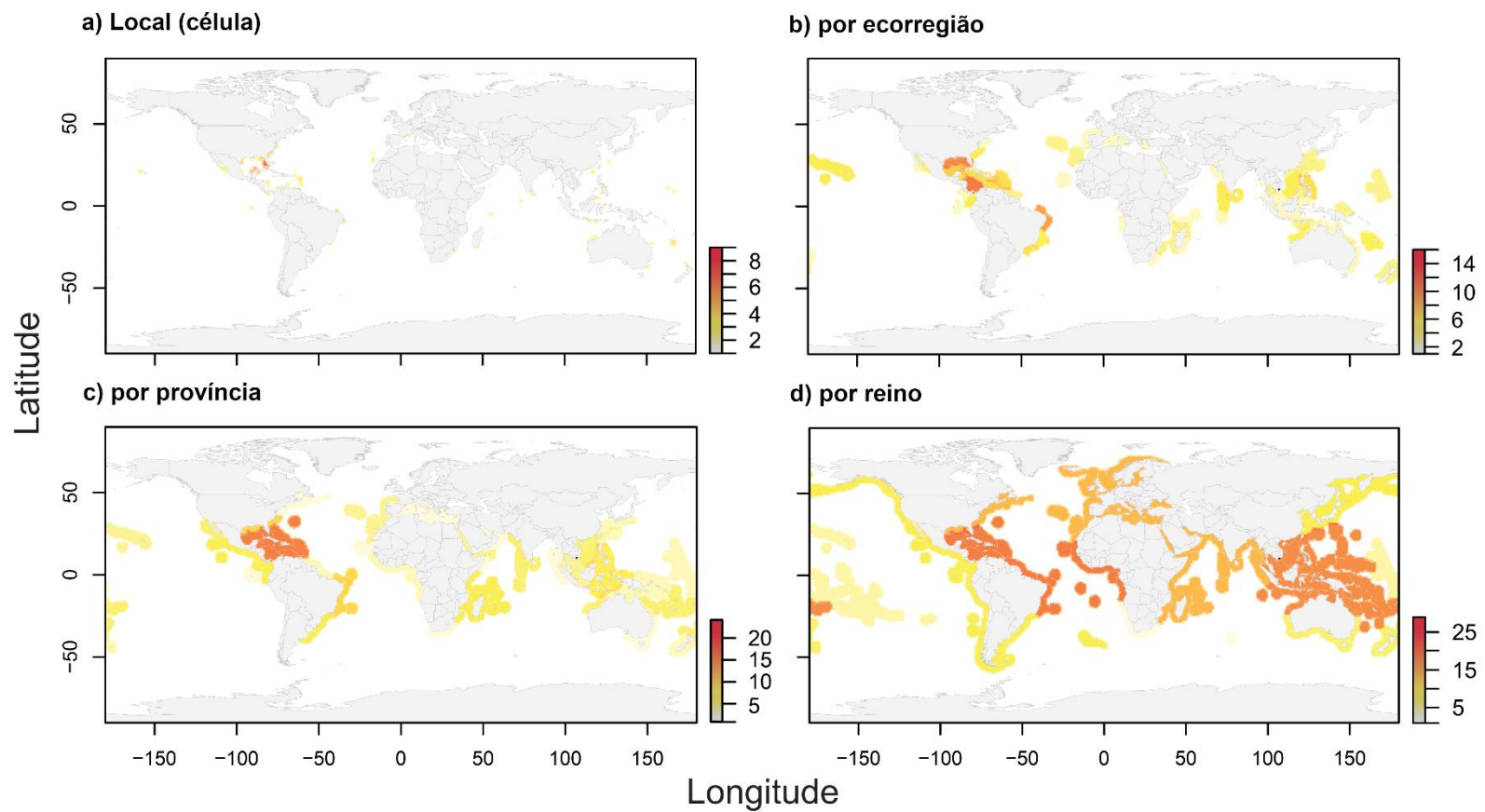
Um total de 4.125 pontos de dados foram coletados, com 243 provenientes de revisões de literatura. Após a triagem dos dados, 966 pontos de ocorrência foram selecionados para análise. A maior riqueza de Lysmatidae está presente nas áreas de transição entre regiões tropicais e subtropicais em ambos os hemisférios, em torno da latitude 23° ao sul e entre 23° - 33° ao norte (Figura

561 2). A distribuição da riqueza de Lysmatidae ao longo de quatro dimensões –
562 reino, província, ecorregião e local (célula de grade 2 x 2 graus) – revela uma
563 dispersão circuntropical (Figura 3 A-D).



564

565 **Figura 2** – A riqueza da família Lysmatidae ao longo das latitudes. Legenda:
566 pontos representam os valores de riqueza das espécies da família Lysmatidae.
567 A linha vermelha evidencia a variação da riqueza ao longo da latitude.



568

569 **Figura 3:** Distribuição da riqueza da família Lysmatidae, organizada por dimensão: a) por célula; b) por ecorregião; c) por província;
 570 d) por reino (faixa: 0-26). Legenda: cor branca - ausência de espécies; cor vermelha - valor máximo de riqueza; os números indicam
 571 o número de espécies em cada escala.

572 Na escala local (célula), a maior riqueza está concentrada na porção sul
573 do Golfo do México (sete espécies) e na parte oeste da costa da Flórida,
574 atingindo o pico de 10 espécies (Figura 2A). Na escala de ecorregião, a região
575 norte do Golfo do México (9-12 espécies) e sudeste do Caribe (12-15 espécies)
576 apresentam os maiores valores de riqueza no Atlântico. No Indo-Pacífico, a
577 ecorregião das Filipinas Orientais apresenta áreas esparsas onde a riqueza de
578 espécies atinge seu pico (12 espécies) (Figura 3 B).

579 Na escala de província, observamos que a maior riqueza permanece
580 concentrada na região tropical do Atlântico Norte (Atlântico Noroeste Tropical),
581 mas se estende para uma área de transição na região subtropical da província
582 do Atlântico Noroeste Temperado. Valores intermediários de riqueza foram
583 observados no Atlântico Sul (Atlântico Sudoeste Tropical / Faixa de riqueza: 14-
584 19 espécies). No Oceano Pacífico, observamos vários pontos de riqueza, com
585 picos atingindo 10-14 espécies na província do Triângulo de Coral Ocidental
586 (Figura 2C). Na escala de reino, observamos dois picos de riqueza de
587 Lysmatidae em regiões tropicais, um no Oceano Atlântico e o outro no Pacífico
588 Oriental (Figura 2D). Regiões subtropicais do Oceano Atlântico Norte (reino
589 Atlântico Norte Temperado) e regiões tropicais do Indo-Pacífico (reino Indo-
590 Pacífico Ocidental) apresentaram valores intermediários de riqueza de
591 Lysmatidae nessa escala (Figura 2D).

592 Entre as hipóteses exploradas para elucidar os padrões de distribuição
593 da riqueza de Lysmatidae (Hipótese de Estresse Fisiológico - HEF, Hipótese de
594 Disponibilidade de Recursos - HDR, Hipótese de Heterogeneidade de Habitat -
595 HHH, e Hipótese de Impacto Antropogênico - HIA), apenas na escala de reino o
596 melhor modelo foi composto por uma única hipótese. Os melhores modelos

597 ($\Delta AIC = 0$) e a contribuição das variáveis estudadas variaram conforme a escala
598 (Tabela 2). Na escala de reino, o melhor modelo encontrado foi o HHH (R^2
599 Ajustado = 0,87, Moran I = 0,34, Resíduos dos Efeitos Espaciais - SE = 0,89),
600 onde a riqueza de corais apresentou a maior contribuição e uma relação positiva
601 com a riqueza (Estimativas = 0,08, $t = 2,75$, $p < 0,01$), seguida pela batimetria,
602 mostrando uma relação igualmente significativa com a riqueza de Lysmatidae
603 (Estimativas = 0,06, $t = 2,74$, $p < 0,01$) (Figura 4).

604 .

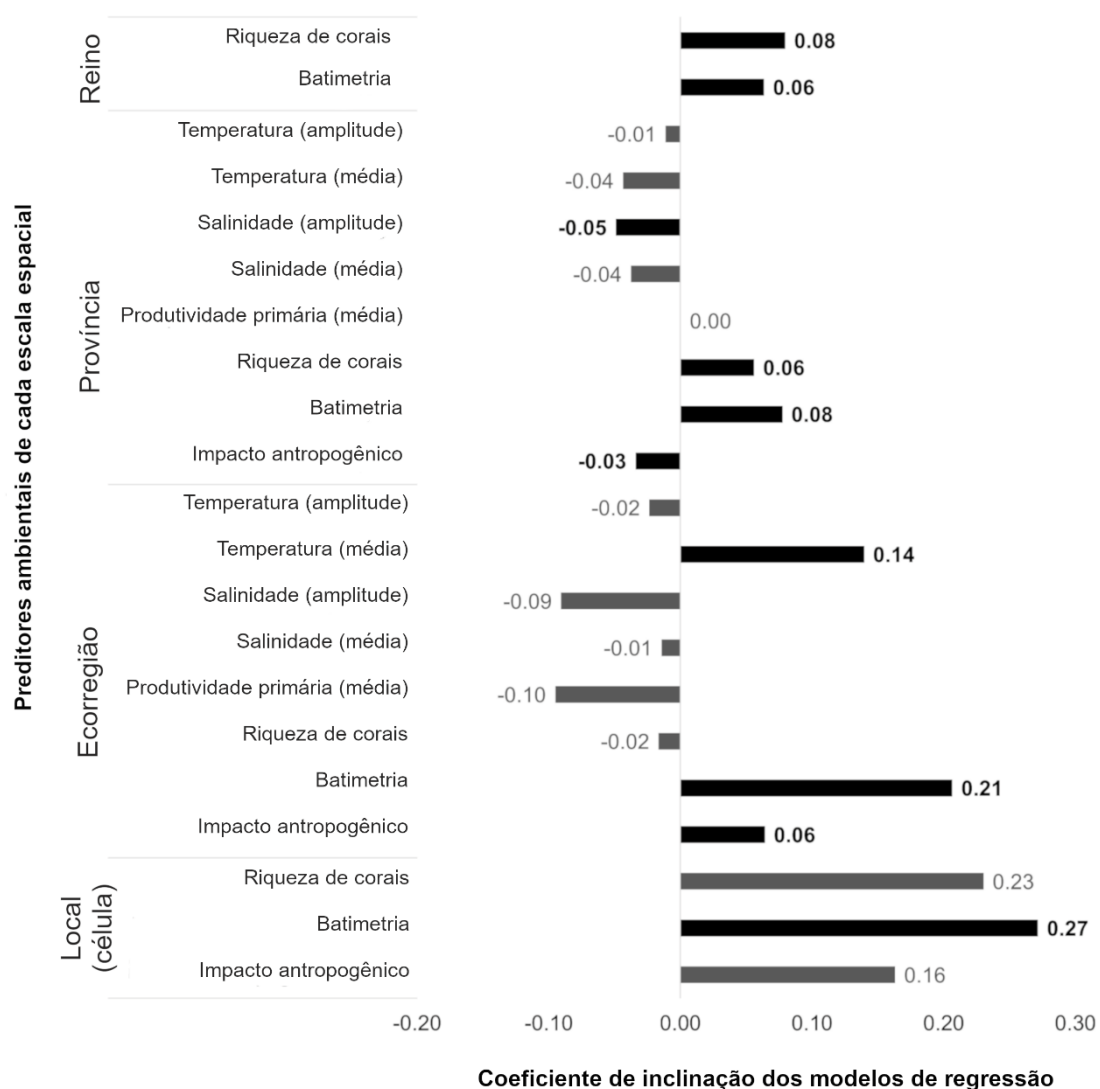
605 **Table 2** – Classificação dos modelos de acordo com os critérios de Akaike.

Escala	Modelo	SD	Moran I/max(MoranI)	Residual_SE	adjR ²	logLik	AIC	ΔAIC	RANK	BIC
Local (célula)	HHH + HIA	0,64	0,68	0,87	0,25	-102,62	229,23	0	1	259,54
	HDR + HHH + HIA	0,63	0,7	0,87	0,25	-102,07	230,13	0,9	2	261,89
	HHH	0,63	0,55	0,87	0,21	-102,27	230,53	1,3	3	262,29
	HEF + HHH	0,66	0,72	0,87	0,24	-102,28	230,56	1,33	4	262,32
	HEF + HIA	0,5	0,54	0,87	0,24	-101,72	231,44	2,21	5	265,64
	HDR + HHH	0,61	0,56	0,87	0,24	-101,76	231,52	2,29	6	265,71
	HEF	0,5	0,45	0,88	0,23	-102,82	231,64	2,41	7	263,39
	HIA	0,5	0,45	0,9	0,19	-106,84	233,68	4,45	8	258,11
	HDR + HIA	0,5	0,45	0,91	0,18	-106,82	235,64	6,41	9	262,51
	HDR	0,51	0,37	0,91	0,18	-106,96	235,92	6,69	10	262,79
	HEF + HDR + HIA	NA	NA	0,94	0,12	-111,56	239,12	9,89	11	258,66
	HEF + HDR	NA	NA	0,95	0,1	-112,87	239,74	10,51	12	256,84
	HEF + HDR + HHH + HIA	NA	NA	0,93	0,13	-110,06	240,12	10,89	13	264,55
	HEF + HDR + HHH	NA	NA	0,95	0,11	-111,64	241,29	12,06	14	263,27
Ecorregião	HEF + HDR + HHH + HIA	0,84	0,308	0,57	0,66	-419,91	925,83	0	1	1106,97
	HDR + HHH + HIA	0,82	0,307	0,59	0,65	-424,18	928,36	2,54	2	1096,87
	HEF + HDR + HIA	0,83	0,311	0,59	0,65	-422,08	930,16	4,33	3	1111,3
	HDR + HHH	0,81	0,292	0,59	0,65	-426,32	930,64	4,81	4	1094,93
	HEF + HDR + HHH	0,83	0,291	0,59	0,65	-425	930,85	5,02	5	1099,35
	HEF + HIA	0,83	0,318	0,59	0,65	-424,5	931	5,17	6	1103,71
	HEF + HDR	0,83	0,296	0,59	0,65	-423,88	931,76	5,93	7	1108,69
	HEF	0,82	0,302	0,59	0,65	-426,44	932,88	7,05	8	1101,39
	HEF + HHH	0,82	0,297	0,59	0,65	-427,61	933,22	7,39	9	1097,51
	HHH + HIA	0,82	0,323	0,6	0,64	-432,61	941,21	15,39	10	1101,29
	HDR + HIA	0,81	0,302	0,6	0,64	-435,6	943,2	17,37	11	1094,86
	HHH	0,82	0,307	0,6	0,64	-434,83	943,66	17,84	12	1099,53
	HDR	0,81	0,288	0,6	0,64	-435,6	945,2	19,37	13	1101,06
	HIA	0,81	0,312	0,6	0,63	-439,38	948,77	22,94	14	1096,21

Província	HEF + HDR + HHH + HIA	0,96	0,361	0,84	0,92	-78,88	279,77	0	1	556,24
	HDR + HHH + HIA	0,95	0,364	0,29	0,92	-82,7	281,4	1		
	HEF + HHH	0,96	0,364	0,29	0,92	-82,36	282,72	2,95	3	550,12
	HEF + HDR + HHH	0,96	0,365	0,29	0,92	-82,33	284,67	4,9	4	556,61
	HDR + HHH	0,95	0,367	0,29	0,92	-86,18	286,36	6,59	5	544,7
	HHH + HIA	0,95	0,366	0,29	0,92	-87,39	288,78	9,01	6	547,13
	HDR + HIA	0,95	0,35	0,29	0,92	-91,78	289,55	9,79	7	529,77
	HHH	0,95	0,368	0,29	0,92	-90,79	291,57	11,81	8	540,85
	HEF + HIA	0,96	0,351	0,29	0,92	-86,95	291,89	12,12	9	559,3
	HEF + HDR + HIA	0,96	0,35	0,29	0,92	-86,8	293,6	13,83	10	565,54
	HIA	0,96	0,349	0,29	0,92	-94,21	294,42	14,65	11	534,63
	HEF	0,96	0,354	0,29	0,92	-90,56	297,13	17,36	12	560,01
	HDR	0,96	0,353	0,29	0,92	-95,6	297,19	17,42	13	537,4
	HEF + HDR	0,96	0,354	0,29	0,92	-90,48	298,97	19,2	14	566,38
	HHH	0,89	0,338	0,36	0,87	-270,74	661,49	0	3	938,93
Reino	HHH + HIA	0,89	0,337	0,36	0,87	-270,63	663,25	1,77	10	945,32
	HDR + HHH	0,89	0,338	0,36	0,87	-270,74	663,48	1,99	8	945,55
	HEF + HHH	0,89	0,337	0,36	0,87	-268,34	664,67	3,18	6	960,61
	HDR + HHH + HIA	0,89	0,337	0,36	0,87	-270,62	665,24	3,76	13	951,93
	HEF + HDR + HHH	0,89	0,337	0,36	0,87	-268,12	666,25	4,76	11	966,81
	HEF + HDR + HHH + HIA	0,89	0,336	0,36	0,87	-268,01	668,01	6,53	14	973,2
	HEF	0,91	0,35	0,36	0,87	-274,89	675,78	14,29	1	967,09
	HEF + HIA	0,91	0,351	0,36	0,87	-274,82	677,65	16,16	7	973,59
	HEF + HDR	0,91	0,351	0,364	0,87	-274,87	677,75	16,26	5	937,69
	HEF + HDR + HIA	0,91	0,35	0,36	0,87	-274,8	679,61	18,12	12	980,17
	HDR	0,93	0,361	0,37	0,87	-279,94	681,89	20,4	2	963,96
	HIA	0,94	0,362	0,37	0,87	-280,16	682,32	20,84	4	964,39
	HDR + HIA	0,94	0,361	0,37	0,87	-279,92	683,85	22,36	9	970,54

606 **Legenda:** HEF: hipótese de estresse fisiológico, HDR: hipótese de disponibilidade de recursos, HHH: hipótese de heterogeneidade de
607 habitat, HIA: hipótese de impacto antropogênico

608



609

610 **Figura 4** – Inclinações dos modelos de regressão organizadas por escala

611 Legenda: Variáveis com valores em negrito indicam $p < 0,05$.

612 Na escala província, o melhor modelo foi HEF+HDR+HHH+HIA (R^2
613 ajustado = 0,92, Moran I = 0,36, Resíduos dos Efeitos Espaciais - SE = 0,96),
614 com a batimetria (Estimativas = 0,08, $t = 2,63$, $p = 0,01$) mostrando a maior
615 contribuição para o modelo, seguido pela riqueza de corais (Estimativas = 0,06,
616 $t = 2,31$, $p = 0,02$), faixa de salinidade (Estimativas = -0,05, $t = -2,18$, $p = 0,03$) e
617 impacto antropogênico (Estimativas = -0,03, $t = -2,54$, $p = 0,01$) (Figura 4). Na
618 escala ecorregião, o melhor modelo foi HEF+HDR+HHH+HIA (R^2 ajustado =

0,66, Moran I = 0,31, SE = 0,84), com a batimetria (Estimativas = 0,21, t = 3.22, p < 0,01), faixa de temperatura (Estimativas = 0,14, t = 2,67, p < 0,01) e impacto antropogênico (Estimativas = 0,06, t = 1,97, p = 0,05), mostrando uma relação positiva com a riqueza e fazendo as contribuições mais substanciais para o modelo (Figura 4). Finalmente, na escala local (célula de grade de 2 x 2 graus), HHH+HIA foi identificado como o modelo ideal (R^2 ajustado = 0,25, Moran I = 0,68, Resíduos dos Efeitos Espaciais - SE = 0,64), com a batimetria exibindo a maior contribuição e uma relação positiva com a riqueza (Estimativas = 0,27, t = 2,68, p < 0,01) (Figura 4).

2.4. Discussão

Os modelos empregados neste estudo elucidaram de forma eficaz as variações na riqueza dentro do grupo, explicando uma proporção substancial que varia de 25% a 92%, conforme ilustrado nas escalas apresentadas (Tabela 2). Essa porcentagem explicada é significativa quando comparada a outros estudos que investigaram padrões de riqueza em animais marinhos, onde os valores de R^2 flutuaram entre 15% e 89% (Tittensor et al. 2010a, Parravicini et al. 2013, Martinez et al. 2021). Vale ressaltar que, em comparação aos estudos aqui citados, aqueles trabalhos que demonstraram as maiores porcentagens na explicação da distribuição de riqueza consideraram não apenas fatores ambientais, mas também fatores históricos e filogenéticos. Isso confirma a relevância dos fatores ambientais analisados na previsão da riqueza do clado, conforme revelado pelos nossos resultados.

Nossas descobertas corroboram as disparidades inter e intra-regionais nos padrões de diversidade de espécies em ambientes marinhos tropicais, conforme observado por Frey & Vermeij (2008). Observamos a maior riqueza de

644 Lysmatidae na região entre o Mar do Caribe e o Golfo do México, alinhando-se
645 com a mesma assimetria entre hemisférios, notada por Chaudhary et al. (2016),
646 para espécies marinhas. Em contraste com o sugerido por Tittensor et al. (2010),
647 de que as espécies costeiras tendem a estar desproporcionalmente
648 concentradas no Sudeste Asiático, Lysmatidae exibe maior riqueza na região do
649 Caribe e do Golfo do México, apesar de valores significativos de riqueza também
650 estarem presentes na região das Filipinas.

651 Embora os domínios Atlântico Tropical e Indo-Pacífico Central tenham o
652 mesmo número de espécies, a riqueza é distribuída de forma mais uniforme no
653 Indo-Pacífico Central, com ecorregiões mostrando valores máximos de 9
654 espécies. No Atlântico Tropical, no entanto, observamos picos de riqueza em três
655 ecorregiões: o Norte do Golfo do México, Floridiana e Sudoeste do Caribe
656 (variando de 9 a 15 espécies). Esse fato pode estar relacionado a um padrão
657 biogeográfico do Oceano Índico e Pacífico Ocidental, onde há um gradiente
658 decrescente no número de espécies à medida que nos afastamos da região do
659 Triângulo de Coral para qualquer direção (Briggs 1999, 2005a). Além disso, o
660 fato de que os recifes de corais do Caribe têm uma área significativamente menor
661 do que aqueles presentes na região do Triângulo de Coral (Briggs 2005a) e
662 estarem próximos a uma barreira importante, como a pluma do Rio Amazonas
663 (Giachini Tosetto et al. 2022), pode contribuir para a concentração da diversidade
664 de espécies nas ecorregiões tropicais do Atlântico Ocidental.

665 Os modelos suportados neste estudo indicam que as variáveis
666 estudadas explicam o padrão de riqueza de maneira diferenciada em cada
667 escala observada, confirmando que a extensão de uma área geográfica pode
668 influenciar significativamente o padrão de riqueza de espécies derivado (Rahbek

2005). Neste estudo, torna-se evidente que os fatores relacionados à heterogeneidade do habitat são os principais preditores da riqueza de Lysmatidae, corroborando os insights de Tittensor et al. (2010) sobre a relevância desse recurso para organismos marinhos. Na escala de reino, observamos um impacto positivo da riqueza de corais e da batimetria na riqueza de Lysmatidae. Os corais desempenham um papel crucial ao oferecer diversos habitats para Lysmatidae, atuando como refúgios para predadores e competidores (Idjadi & Edmunds 2006) e alterando a hidrodinâmica local, melhorando assim a disponibilidade de nutrientes e zooplâncton (Atkinson & Bilger 1992). Isso pode explicar a equivalência entre o número de espécies encontradas nos domínios Atlântico Tropical e Indo-Pacífico Central. A presença de corais escleractíneos no Golfo do México, Caribe e Filipinas (Roberts et al. 2006, Soetaert et al. 2016) coincide com as províncias com a maior riqueza de Lysmatidae. Reconhecidos como engenheiros de ecossistemas, os corais escleractíneos podem moldar topografias de fundo com alturas que variam de dezenas a centenas de metros (Roberts et al. 2006, Soetaert et al. 2016).

Além disso, os recifes de corais escleractíneos induzem o ressurgimento das águas superficiais através da formação de ondas internas ou saltos hidráulicos e constroem áreas extensas que servem como habitats para esponjas e peixes (Soetaert et al. 2016). Todas essas funções ecológicas proporcionadas pelos corais são relevantes para as espécies de Lysmatidae que realizam limpeza de peixes ou exibem simbiose com anêmonas, como *Lysmata amboinensis*, *L. grabhami*, *L. debelius*, *L. splendida*, *L. pedersenii*, *L. seticaudata*, *L. californica* e *L. wurdemanni* (Calado et al. 2003a, 2008, Rhyne & Lin 2006, Baeza 2013).

694 A relação entre batimetria e riqueza de Lysmatidae permaneceu
695 consistente em todas as escalas, sendo mais pronunciada em escalas mais finas
696 (ecorregião e local) e pode estar associada à coloração e aspectos
697 comportamentais do Lysmatidae. A coloração em crustáceos é regulada por
698 células contendo cromatóforos (Rao,1985) e é influenciada por fatores
699 fisiológicos e ambientais (Kronstadt et al. 2013, Vega-Villasante et al. 2015). Ela
700 serve para várias funções, como comunicação, camuflagem e termorregulação
701 (Kronstadt et al. 2013). A profundidade, por exemplo, pode afetar a penetração
702 da luz, e camarões com coloração avermelhada podem se camuflar melhor,
703 aumentando sua cripticidade. O padrão de coloração avermelhada, observado
704 para o Lysmatidae em geral, funciona como camuflagem para ambientes
705 escuros; ao habitar ambientes rasos, as espécies tendem a adotar hábitos
706 noturnos e permanecer escondidas em fendas e cavernas (Calvo et al. 2016).

707 No caso de espécies aposemáticas, esperamos o padrão oposto.
708 Especificamente, no que diz respeito aos camarões de limpeza, observamos
709 padrões de coloração distintos associados ao comportamento de limpeza de
710 peixes e ao habitat de recifes, tipicamente rasos, como observado em *Lysmata*
711 *grabhami* e *L. amboinensis* (Manning & Chace 1990, Wicksten 1995, Calado et
712 al. 2003, Calado 2009).

713 Nas escalas de província e ecorregião, os melhores modelos
714 incorporaram todas as hipóteses propostas, mas divergiram na significância de
715 cada variável. Na escala de província, tanto a batimetria quanto a riqueza de
716 corais emergem como variáveis significativas, espelhando sua importância na
717 escala de reino. Por outro lado, a variação da salinidade e os impactos
718 antropogênicos exibem uma relação negativa com a riqueza de Lysmatidae. O

719 impacto da salinidade na distribuição da riqueza de Lysmatidae foi corroborado,
720 dados os intervalos de tolerância salina bem documentados e revisados
721 regularmente para numerosos decápodes, incluindo estudos abrangentes de
722 Lockwood (1962), Mantel & Farmer (1983), Charmantier et al. (2008), e Freire et
723 al. (2008). Está estabelecido que grupos totalmente marinhos, como Lysmatidae,
724 funcionam como conformadores osmóticos. Em essência, a osmolaridade de sua
725 hemolinfa espelha de perto o ambiente externo dentro de um intervalo estreito
726 de variação (McNamara & Faria 2012). Consequentemente, os camarões
727 Lysmatidae exibem capacidade regulatória limitada tanto para a concentração e
728 composição da hemolinfa quanto para a produção de urina osmótica (McNamara
729 & Faria 2012).

730 Considerando que variações na salinidade da água e na disponibilidade
731 de recursos podem funcionar como estressores durante os estágios larvais de
732 camarões marinhos (Gimenez & Anger 2001), é plausível que os efeitos do
733 estresse ambiental possam ser transmitidos através das gerações, causando
734 danos aos estágios juvenis, conforme descrito por Giménez (2006) em termos
735 de processos de "ligação fenotípica". Isso pode dificultar o estabelecimento de
736 certas espécies em regiões com variações significativas de salinidade ou sua
737 capacidade de migrar através de áreas com tais características.

738 A descoberta de impactos antropogênicos contrastantes na riqueza de
739 Lysmatidae em diferentes escalas (província: negativa; ecorregião: positiva)
740 ressalta a importância da escala na pesquisa sobre biodiversidade. Em muitas
741 escalas regionais, uma relação negativa entre o impacto antropogênico e a
742 riqueza de Lysmatidae pode estar relacionada ao fato de que os ecossistemas
743 marinhos bentônicos estão experimentando uma erosão em sua resiliência

ecológica devido às mudanças climáticas (Wernberg et al., 2010; Graham et al., 2015). Mudanças nos processos fisiológicos, demográficos e comunitários devido ao aumento da temperatura têm levado à redistribuição das espécies (Wernberg et al. 2010, Poloczanski et al. 2013, Bennet et al. 2015).

Nas escalas mais finas, ambientes marinhos impactados antropogenicamente podem ser caracterizados por um influxo excessivo de matéria orgânica (água residuária, mortalidade de cobertura bentônica em substratos duros, resíduos de pesca e turismo), promovendo a proliferação de algas e pragas. Esse aumento na matéria orgânica também pode levar ao aumento da população de carniceiros e limpadores naturais, como as espécies de Lysmatidae (Calado & Narciso 2005).

Na escala de ecorregião, observamos um efeito positivo da variação de temperatura na riqueza de Lysmatidae. Essa descoberta pode estar relacionada aos aspectos fisiológicos do clado, já que a temperatura desempenha um papel crucial no estabelecimento da periodicidade reprodutiva e recrutamento em camarões e em muitos outros crustáceos (Sastry et al. 1983, Bauer 1985, 1989, 1992). O recrutamento sazonal é uma característica comum entre espécies de crustáceos que habitam latitudes temperadas, um traço também observado em *Exhippolysmata oplophoroides* (Baeza 2010). Esta espécie exibe um padrão misto de biologia reprodutiva, com incubação dos embriões ocorrendo ao longo do ano e recrutamento de juvenis restrito aos meses de verão (Baeza 2010).

Apesar da relação negativa encontrada entre a variação de salinidade e a riqueza na escala de província, esse padrão não se mantém na escala de ecorregião. Esse fato se torna evidente quando observamos as ecorregiões do Golfo do México Norte e do Atlântico Sul Tropical, que mantêm altos valores de

769 riqueza de Lysmatidae, apesar de receberem um volume substancial de água
770 doce dos rios Mississippi e Amazonas, respectivamente. É concebível que a
771 variação de salinidade a nordeste do Golfo do México tenha influenciado o
772 isolamento e especiação do complexo *L. wurdemanni*, já que esse rio separa
773 populações da costa da Flórida das populações que habitam a costa do Texas e
774 pode estar relacionado à especiação observada entre essas populações. De
775 acordo com Baeza & Prakash (2019), a distância genética encontrada entre as
776 populações do Texas e da Flórida foi relativamente grande (p -distância = 0,045
777 – 0,081, média $\pm$ DP = 0,065 $\pm$ 0,001) e comparável àquela calculada para pares
778 de espécies dentro do gênero *Lysmata*.

779 Embora este estudo não tenha encontrado uma relação entre a
780 temperatura média e a riqueza de Lysmatidae, não podemos descartar o efeito
781 indireto dessa variável, já que a riqueza de corais é um importante preditor para
782 o clado, e a temperatura média está diretamente relacionada a ela.
783 Considerando o declínio na resiliência ecológica dos ecossistemas marinhos
784 bentônicos promovido pelas mudanças climáticas, a temperatura surge como um
785 estressor significativo em todos os ecossistemas (Wernberg et al., 2010; Graham
786 et al., 2015). A redução dos eventos extremos de frio no inverno tem mostrado a
787 expansão de espécies tropicais sensíveis ao frio em regiões temperadas (Weiss
788 & Overpack 2005, Cartel et al. 2018, Cavanaugh et al. 2019;). Na divisão
789 biogeográfica entre comunidades tropicais e temperadas, o aquecimento global
790 levou à disseminação de corais tropicais, peixes e crustáceos bentônicos
791 (Poloczanska et al. 2013, Agostini et al. 2021).

792 Poloczanska et al. (2013) identificaram uma taxa de expansão de
793 crustáceos bentônicos de aproximadamente 20 km por década em direção a

794 ambientes mais frios e enfatizaram que a reorganização das espécies em uma
795 escala regional pode desencadear efeitos cascata. González-Ortegón et al.
796 (2020) sugeriram que a expansão de *L. uncicornis* para as costas do Atlântico
797 Ocidental da Europa pode estar relacionada à tropicalização de áreas
798 subtropicais e alertaram sobre a disseminação de espécies não nativas (Dawson
799 et al. 2017), que poderiam alterar ou criar interações biológicas, frequentemente
800 levando a mudanças na comunidade receptora.

801 Em conclusão, nosso estudo mostrou a importância da escala espacial
802 na formação dos padrões de riqueza e revela um padrão de distribuição bimodal
803 para Lysmatidae, com picos em regiões de transição tropical-subtropical e
804 notavelmente no Golfo do México e no Caribe. Confirmamos a Hipótese do
805 Estresse Fisiológico em escalas regionais (ecoregião e província) ao observar o
806 impacto das variações de temperatura e salinidade na riqueza de Lysmatidae em
807 escalas regionais (ecoregião e província). Ao contrário das nossas previsões,
808 na escala local, observamos a influência da batimetria na promoção da riqueza
809 de Lysmatidae, um padrão que persistiu em outras escalas. A confirmação do
810 impacto antropogênico também revelou influências variadas em escalas
811 regionais (ecoregião e província).

812 Além disso, nossa pesquisa confirma a importância da heterogeneidade
813 do habitat para o clado em escalas mais amplas, pois observamos uma relação
814 positiva entre a riqueza de corais e a riqueza de Lysmatidae em escalas maiores.
815 Essa descoberta ressalta a importância dos ambientes de recifes de corais para
816 os esforços de conservação de Lysmatidae. Adicionalmente, enfatizamos a
817 importância de expandir os esforços de amostragem para o grupo a fim de
818 garantir a inclusão de todas as espécies em estudos futuros.

2.5. Referências bibliográficas

- Aguilar R, Prakash S, Ogburn MB, Lohan KMP, MacDonald KS III, Driskell AC, Ahyong ST, Leray M, McIlroy SE, Tuckey TD, Baeza JA (2022) Unresolved taxonomy confounds invasive species identification: the *Lysmata vittata* Stimpson, 1860 (Decapoda: Caridea: Lysmatidae) species complex and recent introduction of *Lysmata vittata* sensu stricto in the western Atlantic. *Journal of Crustacean Biology* 42. <https://doi.org/10.1093/jcbiol/ruab079>.
- Ahyong S, Boyko CB, Bailly N, Bernot J, Bieler R, Brandão SN, Daly M, De Grave S, Gofas S, Hernandez F, Hughes L, Neubauer TA, Paulay G, Boydens B, Decock W, Dekeyzer S, Vandepitte L, Vanhoorne B, Adlard R, Agatha S, Ahn KJ, Akkari N, Alvarez B, Alves WN, Amler MRW, Amorim V, Anderberg A, Andrés-Sánchez S, Ang Y, Antić D, Antonietto LS., Arango C, Artois T, Atkinson S, Auffenberg K, Baldwin BG, Bank R, Barber A, Barbosa JP, Bartsch I, Bellan-Santini D, Bergh N, Berta A, Bezerra TN, Blanco S, Blasco-Costa I, Blazewicz M, Błędzki LA, Bock P, Bonifacino M, Böttger-Schnack R, Bouchet P, Boury-Esnault N, Bouzan R, Boxshall G, Bray R, Brito Seixas AL, Bruce NL, Bruneau A, Budaeva N, Bueno-Villegas J, Cairns S, Calvo Casas J, Cárdenas P, Carstens E, Cedhagen T, Chan BK, Chan TY, Cheng L, Choong H, Christenhusz M, Churchill M, Collins AG, Collins GE, Collins K, Consorti L, Copilaș-Ciocianu D, Corbari L, Cordeiro R, Costa VM d. M, Costa Corgosinho PH, Coste M, Costello MJ, Crandall KA, Cremonte F, Cribb T, Cutmore S, Dahdouh-Guebas F, Daneliya M, Dauvin JC, Davie P, De Broyer C, de Lima Ferreira P, de Mazancourt V, de Sá HAB., de Voogd NJ, Decker P, Defaye D, Dekker H, d'Hondt JL, Di Capua I, Dippenaar S, Dohrmann M, Dolan J, Domning D, Downey R, Dreyer N, Eisendle U, Eitel M, Enghoff H, Epler J,

844 Espindola BS, Esquete Garrote P, Evenhuis NL, Ewers-Saucedo C, Faber M,
 845 Ferreira MCFR, Figueroa D, Fišer C, Fordyce E, Foster W, Fransen C, Freire
 846 S, Fujimoto S, Furuya H, Galbany-Casals M, Gale A, Galea H, Gao T, Garic
 847 R, Garnett S, Gaviria-Melo S, Gerken S, Gibson D, Gibson R, Gil J,
 848 Gittenberger A, Glasby C, Glenner H, Glover A, Gómez-Noguera SE, Gondim
 849 AI, Gonzalez B, González-Solís D, Goodwin C, Gostel M, Grabowski M, Gravili
 850 C, Grossi M, Guerra-García JM., Guerrero JM, Guidetti R, Guiry MD, Gutierrez
 851 D, Hadfield KA, Hajdu E, Halanych K, Hallermann J, Hayward BW, Hegna TA,
 852 Heiden G, Hendrycks E, Herbert D, Herrera Bachiller A, Hodda M, Høeg J,
 853 Hoeksema B, Holovachov O, Hooge MD, Hooper JN, Horton T, Houart R, Huys
 854 R, Hyžný M, Iniesta LFM, Iseto T, Iwataki M, Janssen R, Jaume D, Jazdzewski
 855 K, Jersabek CD, Jóźwiak P, Kabat A, Kakui K, Kantor Y, Karanovic I,
 856 Karapunar B, Karthick B, Kathirithamby J, Katinas L, Kim YH, King R, Kirk PM,
 857 Klautau M, Kociolek JP, Köhler F, Konowalik K, Kotov A, Kovács Z,
 858 Kremenetskaia A, Kristensen RM, Kroh A, Kulikovskiy M, Kullander S,
 859 Kupriyanova E, Lamaro A, Lambert G, Lazarus D, Le Coze F, Le Roux M,
 860 LeCroy S, Leduc D, Lefkowitz EJ, Lemaitre R, Lichter-Marck IH, Lim SC,
 861 Lindsay D, Liu Y, Loeuille B, Lörz AN, Ludwig T, Lundholm N, Macpherson E,
 862 Mah C, Mamos T, Manconi R, Mapstone G, Marek PE, Marshall B, Marshall
 863 DJ, Martin P, McFadden C, McInnes SJ, McKenzie R, Means J, Mees J, Mejía-
 864 Madrid HH, Meland K, Merrin KL, Miller J, Mills C, Moestrup Ø, Mokievsky V,
 865 Molodtsova T, Monniot F, Mooi R, Morandini AC, Moreira da Rocha R, Morrow
 866 C, Mortelmans J, Muñoz Gallego AR, Musco L, Nascimento JB, Nesom G,
 867 Neubert E, Neuhaus B, Ng P, Nguyen AD, Nielsen C, Nielsen S, Nishikawa T,
 868 Norenburg J, O'Hara T, Opresko D, Osawa M, Osigus HJ, Ota Y, Páll-Gergely

869 B, Panero JL, Pasini E, Patterson D, Pedram M, Pelser P, Peña Santiago R,
 870 Pereira J d. S., Perez-Losada M, Petrescu I, Pflingstl T, Piasecki W, Pica D,
 871 Picton B, Pignatti J, Pilger JF, Pinheiro U, Pisera AB, Poatskievick Pierezan B,
 872 Polhemus D, Poore GC, Potapova M, Praxedes RA, Půža V, Read G, Reich
 873 M, Reimer JD, Reip H, Resende Bueno V, Reuscher M, Reynolds JW, Richling
 874 I, Rimet F, Ríos P, Rius M, Rodríguez E, Rogers DC, Roque N, Rosenberg G,
 875 Rützler K, Saavedra M, Sabbe K, Sabroux R, Saiz-Salinas J, Sala S,
 876 Santagata S, Santos S, Santos SG, Sar E, Saucède T, Schärer L, Schierwater
 877 B, Schilling E, Schmidt-Lebuhn A, Schmidt-Rhaesa A, Schneider S,
 878 Schönberg C, Schuchert P, Schweitzer C, Semple JC, Senna AR, Sennikov
 879 A, Serejo C, Shaik S, Shamsi S, Sharma J, Shear WA, Shenkar N, Short M,
 880 Sicinski J, Sierwald P, Silva DKF d., Silva ESS, Simmons E, Sinniger F, Sinou
 881 C, Sivell D, Sket B, Smit H, Smit N, Smol N, Sørensen MV, Souza-Filho JF.,
 882 Spelda J, Sterrer W, Stoev P, Stöhr S, Suárez-Morales E, Susanna A, Suttle
 883 C, Swalla BJ, Taiti S, Tanaka M, Tandberg AH, Tang D, Tasker M, Taylor J,
 884 Taylor J, Taylor K, Tchesunov A, Temereva E, ten Hove H, ter Poorten JJ,
 885 Thomas JD, Thuesen EV, Thurston M, Thuy B, Timi JT, Todaro A, Todd J,
 886 Turon X, Uetz P, Urbatsch L, Uribe-Palomino J, Urtubey E, Utevsky S, Vacelet
 887 J, Vachard D, Vader W, Väinölä R, Valls Domedel G, Van de Vijver B, van der
 888 Meij SE, van Haaren T, van Soest RW, Vanreusel A, Venekey V, Verhoeff T,
 889 Vinarski M, Vonk R, Vos C, Vouilloud AA, Walker-Smith G, Walter TC, Watling
 890 L, Wayland M, Wesener T, Wetzel CE, Whipps C, White K, Wieneke U,
 891 Williams DM, Williams G, Wilson R, Witkowski J, Wyatt N, Xavier J, Xu K,
 892 Zanol J, Zeidler W, Zhao Z, Zullini A (2024) World Register of Marine Species
 893 (WoRMS). <https://doi.org/10.1007/s10750-024-05688-y>

894 Allen AP, Gillooly JF, Brown JH (2007) Recasting the species–energy
895 hypothesis: the different roles of kinetic and potential energy in regulating
896 biodiversity. In: *Scaling Biodiversity. Ecological Reviews*, Storch D, Brown J,
897 Marquet P (eds) Cambridge University Press, Cambridge, p 283–299.
898 [https://doi.org/ 10.1017/CBO9780511814938.016](https://doi.org/10.1017/CBO9780511814938.016).

899 Almeida ASE, Alves DFR, De Paiva Barros-Alves S, Pescinelli RA, Santos RDC,
900 Da Costa RC (2021) Morphology of the early larval stages of *Lysmata lipkei*
901 Okuno & Fiedler, 2010 (Caridea: Lysmatidae): an invasive shrimp in the
902 Western Atlantic. *Zootaxa* 4903:71–88. [https://doi.org/](https://doi.org/10.11646/zootaxa.4903.1.4)
903 [10.11646/zootaxa.4903.1.4](https://doi.org/10.11646/zootaxa.4903.1.4).

904 de Andrade AFA, Velazco SJE, Júnior PDM (2020) ENMTML: An R package for
905 a straightforward construction of complex ecological niche models.
906 *Environmental Modelling & Software* 125:104615.
907 <https://doi.org/10.1016/j.envsoft.2019.104615>

908 Anker A, Baeza JA (2009) A New Species of *Lysmata* (Crustacea, Decapoda,
909 Hippolytidae). *Zoological Studies*:11.

910 Anker A, Cox D (2011) A new species of the shrimp genus *Lysmata* Risso, 1816
911 (Crustacea, Decapoda) from Guam. *Micronesica* 41:197–214.

912 Ashrafi H, Baeza JA, Ďuriš Z (2021) The caridean shrimps of the genus *Lysmata*
913 Risso, 1816 (Decapoda: Lysmatidae) from Madagascar collected during the
914 Atimo-Vatae expedition: a new species and two new records. *European*
915 *Journal of Taxonomy* 774:155–177. <https://doi.org/10.5852/ejt.2021.774.1535>

916 Assis J, Tyberghein L, Bosch S, Verbruggen H, Serrão EA, De Clerck O (2018)
917 Bio-ORACLE v2.0: Extending marine data layers for bioclimatic modelling.

918 Global Ecology and Biogeography 27:277–284.
 919 <https://doi.org/10.1111/geb.12693>

920 Atkinson MJ, Bilger RW (1992) Effects of water velocity on phosphate uptake in
 921 coral reef-hat communities. *Limnology and Oceanography* 37:273–279.
 922 <https://doi.org/10.4319/lo.1992.37.2.0273>.

923 Baeza JA (2013) Molecular phylogeny of broken-back shrimps (genus *Lysmata*
 924 and allies): A test of the ‘Tomlinson–Ghiselin’ hypothesis explaining the
 925 evolution of hermaphroditism. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 69:46–
 926 62. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2013.05.013>.

927 Baeza JA (2010) Molecular systematics of peppermint and cleaner shrimps:
 928 phylogeny and taxonomy of the genera *Lysmata* and *Exhippolysmata*
 929 (Crustacea: Caridea: Hippolytidae): PHYLOGENY OF PEPPERMINT AND
 930 CLEANER SHRIMPS. *Zoological Journal of the Linnean Society* 160:254–265.
 931 <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2009.00605.x>

932 Baeza JA (2007) No effect of group size on sex allocation in a protandric-
 933 simultaneous hermaphroditic shrimp. *Journal of the Marine Biological*
 934 *Association of the United Kingdom* 87:1169–
 935 1174. <https://doi.org/10.1017/S0025315407057542>.

936 Baeza JA (2008) Protandric simultaneous hermaphroditism in the shrimps
 937 *Lysmata bahia* and *Lysmata intermedia*. *Invertebrate Biology* 127:181–188.

938 Baeza JA (2006) Testing Three Models on the Adaptive Significance of
 939 Protandric Simultaneous Hermaphroditism in a Marine Shrimp. *Evolution*
 940 60:1840–1850. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7410.2007.00122.x>

941 Baeza JA, Bauer RT (2004) Experimental test of socially mediated sex change in
 942 a protandric simultaneous hermaphrodite, the marine shrimp *Lysmata*
 943 *wurdemanni* (Caridea: Hippolytidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*
 944 55:544–550. <https://doi.org/10.1007/s00265-003-0744-7>.

945 Baeza JA, Prakash S (2019) An integrative taxonomic and phylogenetic
 946 approach reveals a complex of cryptic species in the ‘peppermint’ shrimp
 947 *Lysmata wurdemanni* sensu stricto. *Zoological Journal of the Linnean Society*
 948 185:1018–1038. <https://doi.org/10.1093/zoolinnea/zly084>.

949 Baeza JA, Schubart CD, Zillner P, Fuentes S, Bauer RT (2009) Molecular
 950 phylogeny of shrimps from the genus *Lysmata* (Caridea: Hippolytidae): the
 951 evolutionary origins of protandric simultaneous hermaphroditism and social
 952 monogamy. *Biological Journal of the Linnean Society* 96:415–424.
 953 <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2008.01133.x>

954 Barnosky AD, Matzke N, Tomiya S, Wogan GO, Swartz B, Quental TB, Marshall
 955 C, McGuire JL, Lindsey EL, Maguire KC, others (2011) Has the Earth’s sixth
 956 mass extinction already arrived? *Nature* 471:51–57.
 957 <https://doi.org/10.1038/nature09678>.

958 Bauer RT (2000) Simultaneous Hermaphroditism in Caridean Shrimps: a Unique
 959 and Puzzling Sexual System in the Decapoda. *Journal of Crustacean Biology*
 960 20:116–128. <https://doi.org/10.1163/1937240X-90000014>.

961 Bauer RT, Holt GJ (1998) Simultaneous hermaphroditism in the marine shrimp
 962 *Lysmata wurdemanni* (Caridea: Hippolytidae): an undescribed sexual system
 963 in the decapod Crustacea. *Marine Biology* 132:223–235.
 964 <https://doi.org/10.1007/s002270050388>.

965 Bazzaz FA (1975) Plant Species Diversity in Old-Field Successional Ecosystems
 966 in Southern Illinois. *Ecology* 56:485–488. <https://doi.org/10.2307/1934981>

967 Boudreau SA, Worm B (2012) Ecological role of large benthic decapods in marine
 968 ecosystems: a review. *Marine Ecology Progress Series* 469:195–213.
 969 [.https://doi.org/10.3354/meps09862](https://doi.org/10.3354/meps09862).

970 Briggs JC (1999) Coincident biogeographic patterns: Indo-West Pacific Ocean.
 971 *Evolution* 53:326–335. <https://doi.org/10.2307/2640770>.

972 Briggs JC (2005) Coral reefs: Conserving the evolutionary sources. *Biological*
 973 *Conservation* 126:297–305. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.06.018>

974 Brown JH, Gibson AC (1983) *Biogeography*, CV Mosby Co. St Louis, MO.

975 Burnham KP, Anderson DR (2004) Multimodel inference: understanding AIC and
 976 BIC in model selection. *Sociological methods & research* 33:261–304.

977 Burnham KP, Anderson DR, Huyvaert KP (2011) AIC model selection and
 978 multimodel inference in behavioral ecology: some background, observations,
 979 and comparisons. *Behav Ecol Sociobiol* 65:23–35.
 980 <https://doi.org/10.1007/s00265-010-1029-6>.

981 Calado R (2009) *Marine ornamental shrimp: biology, aquaculture and*
 982 *conservation*. John Wiley & Sons. ISBN: 1444309404, 9781444309409.

983 Calado R, Dionísio G, Bartilotti C, Nunes C, dos Santos A, Dinis MT (2008)
 984 Importance of light and larval morphology in starvation resistance and feeding
 985 ability of newly hatched marine ornamental shrimps *Lysmata* spp. (Decapoda:
 986 Hippolytidae). *Aquaculture* 283:56–63.
 987 <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2008.07.010>.

988 Calado R, Lin J, Rhyne AL, Araújo R, Narciso L (2003) Marine Ornamental
 989 Decapods—Popular, Pricey, and Poorly Studied. *Journal of Crustacean*
 990 *Biology* 23:963–973. <https://doi.org/10.1651/C-2409>

991 Calado R, Narciso L (2005) Ability of Monaco shrimp *Lysmata seticaudata*
 992 (Decapoda: Hippolytidae) to control the pest glass anemone *Aiptasia pallida*
 993 (Actiniaria: Aiptasidae). *Helgol Mar Res* 59:163–165.
 994 <https://doi.org/10.1007/s10152-004-0210-6>.

995 Chace Jr FA (1997) The Caridean shrimps (Crustacea: Decapoda) of the
 996 Albatross Philippine Expedition, 1907-1910, Part 7: Families Atyidae,
 997 Eugonatonotidae, Rhynchocinetidae, Bathypalaemonidae, Processidae, and
 998 Hippolytidae. *Smithsonian contributions to zoology*.

999 Charmantier G, Charmantier-Daures M, Towle D (2008) Osmotic and ionic
 1000 regulation in aquatic arthropods. In: *Osmotic and ionic regulation*. CRC press,
 1001 p 165–230. ISBN: 9780429126154

1002 Chase JM, McGill BJ, Thompson PL, Antão LH, Bates AE, Blowes SA, Dornelas
 1003 M, Gonzalez A, Magurran AE, Supp SR, Winter M, Bjorkman AD, Bruelheide
 1004 H, Byrnes JEK, Cabral JS, Elahi R, Gomez C, Guzman HM, Isbell F, Myers-
 1005 Smith IH, Jones HP, Hines J, Vellend M, Waldock C, O'Connor M (2019)
 1006 Species richness change across spatial scales. *Oikos* 128:1079–1091.
 1007 <https://doi.org/10.1111/oik.05968>

1008 Chaudhary C, Saeedi H, Costello MJ (2016) Bimodality of Latitudinal Gradients
 1009 in Marine Species Richness. *Trends in Ecology & Evolution* 31:670–676.
 1010 <https://doi.org/10.1016/j.tree.2016.06.001>.

1011 Daisuke Murakami (2022) Spmoran package - RDocumentation.

1012 Dawson W, Moser D, Van Kleunen M, Kreft H, Pergl J, Pyšek P, Weigelt P, Winter
 1013 M, Lenzner B, Blackburn TM, others (2017) Global hotspots and correlates of
 1014 alien species richness across taxonomic groups. *Nature Ecology & Evolution*
 1015 1:0186. <https://doi.org/10.1038/s41559-017-0186>.

1016 De Grave S, Anker A (2018) A new, distinctly coloured species of *Lysmata* Risso,
 1017 1816 (Malacostraca: Decapoda: Lysmatidae) from the south-central Atlantic.
 1018 *Zootaxa* 4429. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4429.2.13>;

1019 De Grave S, Fransen C (2011) *Carideorum catalogus: the recent species of the*
 1020 *dendrobranchiate, stenopodidean, procarididean and caridean shrimps*
 1021 *(Crustacea: Decapoda)*. NCB Naturalis Leiden.

1022 Diniz-Filho JAF, Bini LM (2005) Modelling geographical patterns in species
 1023 richness using eigenvector-based spatial filters. *Global Ecology and*
 1024 *Biogeography* 14:177–185. <https://doi.org/10.1111/j.1466-822X.2005.00147.x>

1025 Diniz-Filho JAF, Bini LM, Hawkins BA (2003) Spatial autocorrelation and red
 1026 herrings in geographical ecology. *Global ecology and Biogeography* 12:53–64.
 1027 <https://doi.org/10.1046/j.1466-822X.2003.00322.x>

1028 Dwyer L, Edwards D (2000) Nature-Based Tourism on the Edge of Urban
 1029 Development. *Journal of Sustainable Tourism* 8:267–287.
 1030 <https://doi.org/10.1080/09669580008667364>.

1031 Etnoyer P, Canny D, Mate B, Morgan L (2004) Persistent pelagic habitats in the
 1032 Baja California to Bering Sea (B2B) ecoregion. *Oceanography*:90–101.
 1033 <https://doi.org/10.5670/oceanog.2004.71>.

1034 Evans KL, Greenwood JJ, Gaston KJ (2005) Dissecting the species–energy
 1035 relationship. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*
 1036 272:2155–2163. <https://doi.org/10.1098/rspb.2005.3209>.

1037 Fletcher DJ, Kötter I, Wunsch M, Yasir I (1995) Preliminary observations on the
 1038 reproductive biology of ornamental cleaner prawns *Stenopus hispidus*
 1039 *Lysmata amboinensis* *Lysmata debelius*. *International Zoo Yearbook* 34:73–
 1040 77. <https://doi.org/10.1111/j.1748-1090.1995.tb00661.x>.

1041 Fourcade Y (2016) Comparing species distributions modelled from occurrence
 1042 data and from expert-based range maps. Implication for predicting range shifts
 1043 with climate change. *Ecological Informatics* 36:8–14.
 1044 <https://doi.org/10.1016/j.ecoinf.2016.09.002>

1045 Fraser RH, Currie DJ (1996) The species richness-energy hypothesis in a system
 1046 where historical factors are thought to prevail: coral reefs. *The American*
 1047 *Naturalist* 148:138–159. <https://doi.org/10.1086/285915>.

1048 Freire CA, Onken H, McNamara JC (2008) A structure–function analysis of ion
 1049 transport in crustacean gills and excretory organs. *Comparative Biochemistry*
 1050 *and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology* 151:272–304.
 1051 <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2007.05.008>

1052 Frey MA, Vermeij GJ (2008) Molecular phylogenies and historical biogeography
 1053 of a circumtropical group of gastropods (Genus: *Nerita*): Implications for
 1054 regional diversity patterns in the marine tropics. *Molecular Phylogenetics and*
 1055 *Evolution* 48:1067–1086. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2008.05.009>.

1056 Gaston KJ (2000) Global patterns in biodiversity. *Nature* 405:220–227.
 1057 <https://doi.org/10.1038/35012228>.

1058 Giachini Toso E, Bertrand A, Neumann-Leitão S, Nogueira Júnior M (2022)
 1059 The Amazon River plume, a barrier to animal dispersal in the Western Tropical
 1060 Atlantic. *Sci Rep* 12:537. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-04165-z>.

1061 Giménez L (2006) Phenotypic links in complex life cycles: conclusions from
 1062 studies with decapod crustaceans. *Integrative and Comparative Biology*
 1063 46:615–622. <https://doi.org/10.1093/icb/icl010>.

1064 Gimenez L, Anger K (2001) Relationships among salinity, egg size, embryonic
 1065 development, and larval biomass in the estuarine crab *Chasmagnathus*
 1066 *granulata* Dana, 1851. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*
 1067 260:241–257. [https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(01\)00258-1](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(01)00258-1)

1068 Giraldes BW, Alves Coelho P, Alves Coelho Filho P, Macedo TP, Santarosa
 1069 Freire A (2021) The ghost of the past anthropogenic impact: Reef-decapods
 1070 as bioindicators of threatened marine ecosystems. *Ecological*
 1071 *Indicators*:108465. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2021.108465>.

1072 Giraldes BW, Macedo TP, Brandão MC, Baeza JA, Freire AS (2018) *Lysmata*
 1073 *arvoredensis* nov. sp. a new species of shrimp from the south coast of Brazil
 1074 with a key to species of *Lysmata* (Caridea: Lysmatidae) recorded in the
 1075 southwestern Atlantic. *PeerJ* 6:e5561. <https://doi.org/10.7717/peerj.5561>.

1076 González-Ortegón E, García-Raso JE, Calado R, de la Rosa IL, Guerrero M,
 1077 Cuesta JA (2020) Atlantic expansion of the African caridean shrimp *Lysmata*
 1078 *uncicornis* Holthuis & Maurin, 1952 (Caridea: Lysmatidae). *Mar Biodivers*
 1079 50:26. <https://doi.org/10.1007/s12526-020-01056-w>.

1080 Gossner MM, Lewinsohn TM, Kahl T, Grassein F, Boch S, Prati D, Birkhofer K,
 1081 Renner SC, Sikorski J, Wubet T, others (2016) Land-use intensification causes

1082 multitrophic homogenization of grassland communities. *Nature* 540:266–269.
 1083 <https://doi.org/10.1038/nature20575>.

1084 Guéron R, Almeida AO, Aguilar R, Ogburn MB, Prakash S, Baeza JA (2022)
 1085 Delimiting species within the *Lysmatavittata* (Stimpson, 1860) (Decapoda:
 1086 *Lysmatidae*) species complex in a world full of invaders. *Zootaxa* 5150:189–
 1087 216. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.5150.2.2>.

1088 Guisan A, Zimmermann NE (2000) Predictive habitat distribution models in
 1089 ecology. *Ecological modelling* 135:147–186.
 1090 <https://doi.org/10.1017/S0025315423000188>.

1091 Halpern BS, Frazier M, Potapenko J, Casey KS, Koenig K, Longo C, Lowndes
 1092 JS, Rockwood RC, Selig ER, Selkoe KA, Walbridge S (2015) Spatial and
 1093 temporal changes in cumulative human impacts on the world's ocean. *Nat*
 1094 *Commun* 6:7615. <https://doi.org/10.1038/ncomms8615>.

1095 Hawkins BA, Field R, Cornell HV, Currie DJ, Guégan J-F, Kaufman DM, Kerr JT,
 1096 Mittelbach GG, Oberdorff T, O'Brien EM, Porter EE, Turner JRG (2003)
 1097 Energy, water, and broad-scale geographic patterns of species richness.
 1098 *Ecology* 84:3105–3117. <https://doi.org/10.1890/03-8006>.

1099 Idjadi JA, Edmunds PJ (2006) Scleractinian corals as facilitators for other
 1100 invertebrates on a Caribbean reef. *Marine Ecology Progress Series* 319:117–
 1101 127. <https://doi.org/10.3354/meps319117>

1102 Jackson JB, Kirby MX, Berger WH, Bjorndal KA, Botsford LW, Bourque BJ,
 1103 Bradbury RH, Cooke R, Erlandson J, Estes JA, others (2001) Historical
 1104 overfishing and the recent collapse of coastal ecosystems. *science* 293:629–
 1105 637. <https://doi.org/10.1126/science.1059199>.

1106 Janzen DH (1967) Why Mountain Passes are Higher in the Tropics. The
 1107 American Naturalist 101:233–249. <https://doi.org/10.1086/282487>

1108 Johnson JB, Omland KS (2004) Model selection in ecology and evolution. Trends
 1109 in ecology & evolution 19:101–108.

1110 Keeling RF, Körtzinger A, Gruber N (2010) Ocean deoxygenation in a warming
 1111 world. Annual review of marine science 2:199–229.
 1112 <https://doi.org/10.1146/annurev.marine.010908.163855>.

1113 Lischke H, Guisan A, Fischlin A, Bugmann H (1998) Vegetation responses to
 1114 climate change in the Alps: modeling studies. Views from the Alps: regional
 1115 perspectives on climate change:309–350.

1116 Lockwood A (1962) The osmoregulation of Crustacea. Biological Reviews
 1117 37:257–303.

1118 Luypaert T, Hagan JG, McCarthy ML, Poti M (2020) Status of Marine Biodiversity
 1119 in the Anthropocene. In: YOUMARES 9 - The Oceans: Our Research, Our
 1120 Future: Proceedings of the 2018 conference for YOUNg MARine REsearcher
 1121 in Oldenburg, Germany. Jungblut S, Liebich V, Bode-Dalby M (eds) Springer
 1122 International Publishing, Cham, p 57–82. [https://doi.org/10.1007/978-3-030-](https://doi.org/10.1007/978-3-030-20389-4_4)
 1123 [20389-4_4](https://doi.org/10.1007/978-3-030-20389-4_4).

1124 Mantel LH, Farmer LL (1983) Osmotic and ionic regulation. Internal anatomy and
 1125 physiological regulation 5:53–161.

1126 Martinez PA, Gouveia S, Santos LM, Carvalho FHA, Olalla-Tárraga MÁ (2021)
 1127 Ecological and historical legacies on global diversity gradients in marine elapid
 1128 snakes. Austral Ecology 46:3–7. <https://doi.org/10.1111/aec.12965>.

1129 McCauley DJ, Pinsky ML, Palumbi SR, Estes JA, Joyce FH, Warner RR (2015)
 1130 Marine defaunation: animal loss in the global ocean. *Science* 347:1255641.
 1131 <https://doi.org/10.1126/science.adl2362>.
 1132 McClanahan TR (1988) Seasonality in East Africa's coastal waters. *Marine*
 1133 *ecology progress series* Oldendorf 44:191–199.
 1134 McKinney ML, Lockwood JL (1999) Biotic homogenization: a few winners
 1135 replacing many losers in the next mass extinction. *Trends in Ecology &*
 1136 *Evolution* 14:450–453.
 1137 McNamara JC, Faria SC (2012) Evolution of osmoregulatory patterns and gill ion
 1138 transport mechanisms in the decapod Crustacea: a review. *J Comp Physiol B*
 1139 182:997–1014. <https://doi.org/10.1007/s00360-012-0665-8>.
 1140 Okolodkov YB (2010) *Biogeografía marina*. CENTRO EPOMEX-UAC.
 1141 Okuno J, Fiedler GC (2010) *Lysmata lipkei*, a new species of peppermint shrimp
 1142 (Decapoda, Hippolytidae) from warm temperate and subtropical waters of
 1143 Japan. In: *Studies on Malacostraca: Lipke Bijdeley Holthuis Memorial Volume*.
 1144 Brill, p 597–610. https://doi.org/10.1163/9789047427759_042.
 1145 Parravicini V, Kulbicki M, Bellwood DR, Friedlander AM, Arias-Gonzalez JE,
 1146 Chabanet P, Floeter SR, Myers R, Vigliola L, D'Agata S, Mouillot D (2013)
 1147 Global patterns and predictors of tropical reef fish species richness. *Ecography*
 1148 36:1254–1262. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.00291.x>.
 1149 Pereira PHC, Macedo CH, Nunes J de ACC, Marangoni LF de B, Bianchini A
 1150 (2018) Effects of depth on reef fish communities: Insights of a “deep refuge

1151 hypothesis” from Southwestern Atlantic reefs. PLOS ONE 13:e0203072.
 1152 <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0203072>.

1153 Peterson A, Soberón J, Sánchez-Cordero V (1999) Conservatism of Ecological
 1154 Niches in Evolutionary Time. Science 285:1265–1267.
 1155 <https://doi.org/10.1126/science.285.5431.1265>

1156 Pianka ER (1966) Latitudinal gradients in species diversity: a review of concepts.
 1157 The American Naturalist 100:33–46.

1158 Pickett ST, Kolasa J, Jones CG (2010) Ecological understanding: the nature of
 1159 theory and the theory of nature. Elsevier. ISBN 978-0-12-554522-8.

1160 Pimm SL, Jenkins CN, Abell R, Brooks TM, Gittleman JL, Joppa LN, Raven PH,
 1161 Roberts CM, Sexton JO (2014) The biodiversity of species and their rates of
 1162 extinction, distribution, and protection. science 344:1246752.
 1163 <https://doi.org/10.1126/science.1246752>

1164 Poloczanska ES, Brown CJ, Sydeman WJ, Kiessling W, Schoeman DS, Moore
 1165 PJ, Brander K, Bruno JF, Buckley LB, Burrows MT, others (2013) Global
 1166 imprint of climate change on marine life. Nature Climate Change 3:919–925.
 1167 <https://doi.org/10.1038/nclimate1958>.

1168 Prakash S, Baeza JA (2017) A new species of Lysmata Risso, 1816 (Crustacea,
 1169 Decapoda, Lysmatidae) from the Gulf of Mexico. Zootaxa 4363:576–582.
 1170 <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4363.4.10> .

1171 Primack RB, Miller-Rushing AJ, Corlett RT, Devictor V, Johns D, Loyola R, Hass
 1172 B, Pakeman RJ, Pejchar L (2018) Biodiversity gains? The debate on changes

1173 in local-vs global-scale species richness. *Biological conservation* 219:A1.
 1174 <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2017.12.023>.

1175 Rahbek C (2005) The role of spatial scale and the perception of large-scale
 1176 species-richness patterns. *Ecology Letters* 8:224–239.
 1177 <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00701.x>.

1178 Rhyne AL, Lin J (2006) A western Atlantic peppermint shrimp complex:
 1179 redescription of *Lysmata wurdemanni*, description of four new species, and
 1180 remarks on *LYSMATA rathbunae* (Crustacea: Decapoda: Hippolytidae).
 1181 *BULLETIN OF MARINE SCIENCE* 79:44.

1182 Roberts JM, Wheeler AJ, Freiwald A (2006) Reefs of the Deep: The Biology and
 1183 Geology of Cold-Water Coral Ecosystems. *Science* 312:543–547.
 1184 <https://doi.org/10.1126/science.1119861>.

1185 Rohde K (1992) Latitudinal gradients in species diversity: the search for the
 1186 primary cause. *Oikos*:514–527. <https://doi.org/10.2307/3545569>

1187 Rufino MM, Jones DA (2001) Binary individual recognition in *Lysmata debelius*
 1188 (Decapoda: Hippolytidae) under laboratory conditions. *Journal of Crustacean*
 1189 *Biology* 21:388–392. <https://doi.org/10.1163/20021975-99990139>.

1190 Sanciangco JC, Carpenter KE, Etnoyer PJ, Moretzsohn F (2013) Habitat
 1191 Availability and Heterogeneity and the Indo-Pacific Warm Pool as Predictors of
 1192 Marine Species Richness in the Tropical Indo-Pacific. *PLOS ONE* 8:e56245.
 1193 <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0056245>.

1194 Simoes F, Jones D (1999) Pair formation in tropical marine cleaner shrimp
 1195 *Lysmata debelius*, (Crustacea: Caridea). In 'Aquaculture 1999'. World
 1196 Aquaculture Society: USA.

1197 Soetaert K, Mohn C, Rengstorf A, Grehan A, van Oevelen D (2016) Ecosystem
 1198 engineering creates a direct nutritional link between 600-m deep cold-water
 1199 coral mounds and surface productivity. *Sci Rep* 6:35057.
 1200 <https://doi.org/10.1038/srep35057>.

1201 Spalding MD, Fish L, Wood LJ (2008) Toward representative protection of the
 1202 world's coasts and oceans—progress, gaps, and opportunities. *Conservation*
 1203 *Letters* 1:217–226. <https://doi.org/10.1111/j.1755-263X.2008.00030.x>.

1204 Tews J, Brose U, Grimm V, Tielbörger K, Wichmann MC, Schwager M, Jeltsch F
 1205 (2004) Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the
 1206 importance of keystone structures. *Journal of Biogeography* 31:79–92.
 1207 <https://doi.org/10.1046/j.0305-0270.2003.00994.x>.

1208 Tittensor DP, Mora C, Jetz W, Lotze HK, Ricard D, Berghe EV, Worm B (2010)
 1209 Global patterns and predictors of marine biodiversity across taxa. *Nature*
 1210 466:1098–1101. <https://doi.org/10.1038/nature09329>.

1211 Torres-Romero EJ, Olalla-Tárraga MÁ (2015) Untangling human and
 1212 environmental effects on geographical gradients of mammal species richness:
 1213 a global and regional evaluation. *Journal of Animal Ecology* 84:851–860.
 1214 <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12313>.

1215 Tyberghein L, Verbruggen H, Pauly K, Troupin C, Mineur F, De Clerck O (2012)
 1216 Bio-ORACLE: a global environmental dataset for marine species distribution

1217 modelling. *Global Ecology and Biogeography* 21:272–281.
1218 <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2011.00656.x>.

1219 Vázquez DP, Stevens RD (2004) The Latitudinal Gradient in Niche Breadth:
1220 Concepts and Evidence. *The American Naturalist* 164:E1–E19.
1221 <https://doi.org/10.1086/421445>

1222 Velazco SJE, Villalobos F, Galvão F, De Marco Júnior P (2019) A dark scenario
1223 for Cerrado plant species: Effects of future climate, land use and protected
1224 areas ineffectiveness. *Diversity and Distributions* 25:660–673.
1225 <https://doi.org/10.1111/ddi.12886>.

1226 Worm B, Sandow M, Oschlies A, Lotze HK, Myers RA (2005) Global patterns of
1227 predator diversity in the open oceans. *Science* 309:1365–1369.
1228 <https://doi.org/10.1126/science.1113399>.

1229

1230

1231

1232 **3. Capítulo 2: O que os modelos de distribuição de *Lysmata* Risso (1816)**
1233 **– *Exhippolysmata* Stebbing (1915) nos revelam sobre suas relações**
1234 **ecológicas?**

1235

1236 **Resumo**

1237 Os modelos de distribuição de espécies (MDE) são amplamente utilizados nas
1238 áreas de ecologia e biogeografia. Permitem relacionar os locais onde as
1239 espécies são avistadas com características ambientais relevantes para elas. O
1240 grupo de espécies *Lysmata–Exhippolysmata* apresenta poucas informações
1241 ecológicas disponíveis, mas relevância econômica e uma diversidade de estilos
1242 de vida, com registro de espécies simbióticas e de vida livre. Nos propusemos a
1243 elaborar e descrever modelos de distribuição de espécies descritas para este
1244 grupo e avaliar se os padrões de riqueza estabelecidos a partir de pontos de
1245 ocorrência são semelhantes aos padrões construídos a partir de MDEs.
1246 Seleccionamos espécies com número de ocorrência maior que cinco (n=26),
1247 delimitamos as áreas de ocorrência usando ecorregiões marinhas e elaboramos
1248 26 modelos médios, utilizando o método da média superior a partir do pacote
1249 ENMTML (RStudio 4.3.2). Utilizamos 11 variáveis ambientais do Bio-Oracle
1250 relacionadas a estresse fisiológico, heterogeneidade de habitat, impacto
1251 antrópico e disponibilidade de recursos. Comparamos os mapas de riqueza
1252 potencial, produzidos pelos MDEs, com mapas de riqueza gerados a partir dos
1253 pontos de ocorrência, para descobrir uma possível diversidade críptica do grupo.
1254 Os modelos apresentaram métricas que atenderam aos preceitos metodológicos
1255 (AUC, TSS, índices de similaridade próximos de 1). Temperatura, batimetria e
1256 salinidade foram as variáveis com maior contribuição aos modelos. A

comparação dos mapas de riqueza e riqueza potencial revela a possibilidade de manchas de diversidade críptica existente entre a faixa de distribuição de *Lysmata* e *Exhippolysmata*. O presente trabalho evidenciou (1) o efeito dos rios Mississipi e Amazonas na distribuição do clado no Atlântico, (2) a existência de dois picos de riqueza em áreas de transição tropical e subtropical, sugere a existência de um padrão de distribuição de riqueza bimodal no grupo, como já identificado para outros crustáceos (3) as evidências encontradas na comparação dos mapas de riqueza e riqueza potencial sugere a existência de uma possível diversidade críptica no Atlântico tropical e subtropical nas escalas local e global.

Palavras-chave: modelos de distribuição, lismatídeos, macroecologia, padrões de diversidade

3.1. Introdução

O desenvolvimento de sistemas de informações geográficas e de tecnologias capazes de processar bases de dados possibilitou a elaboração de ferramentas essenciais para a execução de estudos em larga escala a respeito dos padrões de distribuição das espécies (Guisan & Zimmermann 2000, Elith & Leathwick 2009). Ao longo dos anos e do desenvolvimento de técnicas de modelagem de distribuição de espécies, várias terminologias diferentes foram propostas (Hirzel et al. 2006, Peterson 2006, Araújo & Peterson 2012). Os modelos de distribuição de espécies (MDEs) são bons exemplos desse avanço e se tornaram ferramentas usuais em estudos de ecologia, biogeografia,

1281 conservação e biodiversidade (como exemplos: Laeseke et al. 2020, Melo-
1282 Merino et al. 2020, Pereira et al. 2024). Um MDE funciona associando, de forma
1283 correlativa ou mecanicista, os espaços geográficos onde uma espécie é
1284 observada e as características ambientais do território (Guisan & Zimmermann
1285 2000), além de ser capaz estimar a distribuição potencial das espécies no
1286 espaço geográfico (Peterson & Soberón 2012, Soberón et al. 2017).

1287 Essa ferramenta permite o desenvolvimento de estudos básicos como a
1288 identificação de fatores ambientais e temporais que atuam nos padrões de
1289 distribuição das espécies (Elith & Leathwick 2009, Tittensor et al. 2010, Torres
1290 et al. 2015), até análises mais complexas que avaliam a dinâmica ecológica de
1291 espécies invasoras (Uden et al. 2015) ou sugeriram políticas públicas para a
1292 conservação (Loulad et al. 2019).

1293 O uso da modelagem para previsão da distribuição de espécies teve
1294 início com espécies terrestres, mas sua aplicação às espécies marinhas tem sido
1295 frequente nos últimos anos (Robinson et al. 2011, 2017). Segundo a revisão de
1296 Melo-Merino et al. (2020) a maior parte dos trabalhos realizados no ambiente
1297 marinho foi realizada para compreensão de processos que moldam a distribuição
1298 dos taxa mamíferos, peixes e moluscos, bem como o possível impacto das
1299 mudanças climáticas na adequação e distribuição de seus habitats.

1300 A maior parte dos estudos macroecológicos que abordaram padrões de
1301 distribuição de crustáceos , estiveram relacionados a espécies economicamente
1302 relevantes, amplamente estudadas pela comunidade acadêmica e estavam
1303 limitados a localizações geográficas muito amostradas, como o Mar do Norte e
1304 outras costas da plataforma continental do Atlântico (Neumann et al. 2013, Lenoir

1305 et al. 2020, Melo-Merino et al. 2020). Pensando especificamente em Caridea,
1306 estes animais assumem importantes funções na cadeia trófica, ora por
1307 comporem parte da macrofauna bentônica, ora por serem representantes
1308 carnívoros ou necrófagos (Bauer, 2004; Simoes, 2019), tem funções
1309 ecossistêmicas importantes como a limpeza de peixes, removendo ectoparasitas
1310 e de recifes de coral eliminando resíduos (Wicksten 1995, Bauer 2004, Baeza
1311 2010a, Vaughan et al. 2017), ocorrem em latitudes tropicais e temperadas, desde
1312 águas rasas até planícies abissais e fontes hidrotermais (Bauer 2004), poucos
1313 estudos foram realizados usando a modelagem para explicar seus padrões de
1314 distribuição (Dambach et al. 2012, Basher et al. 2014, Basher & Costello 2016,
1315 Martínez-Guerrero & López-Pérez 2018, Alves et al. 2021, 2024).

1316 Dentre os carídeos, os gêneros *Lysmata*, Risso (1816) e
1317 *Exhippolysmata*, Stebbing (1915) (Baeza et al. 2009a, Baeza 2010) apresentam
1318 51 espécies descritas para o primeiro gênero e 04 para o segundo,
1319 respectivamente (Rhyne & Lin 2006, Baeza & Anker 2008, Anker & Cox 2011,
1320 De Grave & Fransen 2011, Rhyne et al. 2012, Soledade et al. 2013, Gan & Li
1321 2016, Pachellet et al. 2016, Prakash & Baeza 2017, De Grave & Anker 2018,
1322 Giraldes et al. 2018, Wang & Zhongli 2018, Ahyong et al. 2024). Além de
1323 relevante diversidade de espécies, o grupo se caracteriza por apresentar ampla
1324 distribuição geográfica e diversos estilos de vida. Ocorrem tanto em recifes de
1325 corais de regiões tropicais, como em costões rochosos e fundos não
1326 consolidados de mares quentes e temperados (Debelius 2001, Baeza et al.
1327 2009b, Barros-Alves et al. 2016, De Grave e Anker 2018, Giraldes et al. 2018).

1328 Bauer (2004) descreve dois grupos principais para o clado, que
1329 apresentam diferentes estilos de vida, um que habita ambientes subtropicais

1330 quentes, em grande número de indivíduos (Newman & Bauer 2004, Baeza 2006)
1331 e outro que é descrito como predominantemente tropical, ocorrendo em baixas
1332 densidades na região subtidal, habitando anêmonas em pares monogâmicos,
1333 podendo ou não realizar limpeza de peixes (Fiedler 1998). Considerando que,
1334 além da divisão proposta por Bauer (2004), que associa os taxa a ambientes
1335 tropicais e subtropicais, o clado está globalmente distribuído e ainda apresenta
1336 elevada diversidade de espécies, acreditamos que o grupo seja um bom modelo
1337 para estudar padrões de distribuição de riqueza nos oceanos.

1338 Sabendo que os padrões de deslocamento das espécies respondem a
1339 uma hierarquia de processos no ambiente marinho conforme diferentes escalas
1340 espaço-temporais (Fauchald et al. 2000, Benoit-Bird & Au 2003, Fritz et al. 2003,
1341 Pinaud & Weimerskirch 2005, Fauchald & Tveraa 2006), em que a macroescala
1342 especial pode definir os limites superiores do habitat (Fauchald et al. 2000)
1343 delimitados por condições climáticas, enquanto em escala local são definidos
1344 os limites inferiores de tolerância, relacionados às condições fisiológicas da
1345 espécie (Kolasa 1989) . O presente trabalho pretendeu descrever a distribuição
1346 de *Lysmata-Exhippolysmata* e como essa distribuição está relacionada com
1347 fatores ambientais. É sabido que esses gêneros apresentam ampla distribuição
1348 pelo planeta (Calado et al. 2003, Rhyne & Lin 2006, Anker & Baeza 2009, Baeza
1349 et al. 2009b, Calado 2009, Baeza 2010, Prakash & Baeza 2017, De Grave &
1350 Anker 2018a), ocupando regiões tropicais e subtropicais (De Grave & Anker
1351 2018, Giraldes et al. 2018) e diferentes tipos de habitats como costões rochosos,
1352 recifes de corais e prados de gramas marinhas (Bauer & Holt 1998, Rhyne et al.
1353 2012). Além disso, podem estar distribuídos em diferentes níveis de
1354 profundidade, ocorrendo desde a zona entremarés até a profundidade de 300 m,

1355 como já foi registrado para a espécie *Lysmata philippinensis* (Chace Jr 1997,
1356 Rhyne & Lin 2006).

1357 Considerando esse padrão de distribuição e os tipos de habitats
1358 ocupados pelos gêneros aqui estudados, bem como a relação observada por
1359 Calixto-Cunha et al. (2024) entre riqueza de Lysmatidae, batimetria, salinidade,
1360 temperatura, esperava-se encontrar uma maior relação dos modelos com a
1361 temperatura, a salinidade e a batimetria. Temperatura, por ser uma variável
1362 fortemente relacionada à reprodução das espécies de crustáceos (Baeza et al.,
1363 2010; Dickson et al., 2020) e com a ciclagem de nutrientes no ambiente marinho
1364 (Klump & Martens, 1989, Jensen et al. 1990, Kristensen 1993).

1365 A salinidade seria relevante, já que grupos totalmente marinhos, como
1366 os Lysmatidae, são conformadores osmóticos, nos quais a osmolaridade da
1367 hemolinfa é equivalente ao ambiente, apresentando uma estreita faixa de
1368 variação (McNamara & Faria 2012). Já a batimetria estaria relacionada tanto aos
1369 padrões de coloração (críptica ou aposemática) quanto ao comportamento
1370 (crevicular ou limpeza de peixes) e a disponibilidade de luz do ambiente (escuros
1371 ou claros) de *Lysmata* e *Exhippolysmata* (Manning & Chace 1990, Wicksten
1372 1995, Calado et al. 2003, Calado 2009, Calvo et al. 2016).

1373 Além disso, pretendeu-se comparar os mapas de riqueza potencial
1374 elaborados pelos MDEs (MRMD) com os mapas de riqueza gerados a partir dos
1375 pontos de ocorrência (MRPO) apresentados por Calixto-Cunha et al. (2024). O
1376 objetivo era avaliar se o esforço diferencial de amostragem de Lysmatidae
1377 realizado nos últimos 20 anos (Material Suplementar 4) seria capaz de limiar a
1378 precisão dos modelos de distribuição baseados em pontos de ocorrência. O

trabalho de Calixto-Cunha et al. (2024 no prelo) deixa evidente que a família Lysmatidae apresenta várias espécies subamostradas e que o maior esforço amostral para o grupo se deu a partir dos anos 2000 (Material Suplementar 4). Como esse desbalanço de informações entre as espécies, pode limitar a precisão de modelos de distribuição baseados em ponto de ocorrência, esperávamos encontrar uma diversidade críptica ainda não descoberta pelos pesquisadores.

3.2. Materiais e Métodos

3.2.1. Escolha das espécies e registros de ocorrência

Para elaboração desse estudo foram selecionadas as espécies do gêneros *Lysmata* e *Exhippolysmata* que atenderam o pré-requisito metodológico do pacote ENMTML v.1.0 do R (de Andrade et al. 2020), apresentando pelo menos cinco pontos de ocorrência após o tratamento dos dados (Shcheglovitova & Anderson, 2013). A nomenclatura das espécies foi revisada pelo World Register of Marine Species – WoRMS (Ahyong et al. 2024, acesso em 19 de março de 2024) e adicionamos *L. AUS.* sp., uma espécie ainda não descrita, que representa a diversidade do complexo *L. rauli* apresentada por Guéron et al. (2022).

Os dados de ocorrência das espécies foram obtidos a partir de revisões bibliográficas (Bruce 1983, Wicksten 2000, Anker & Baeza 2009, Baeza et al. 2009a, 2010, Okuno & Fiedler 2010, Rhyne et al. 2012, Gan & Li 2016b, Barros-Alves et al. 2016, Pachellet et al. 2020, Ashrafi et al. 2021, Aguilar et al. 2022, Guéron et al. 2022) e de bancos de dados por meio do pacote “spocc” (Chamberlain 2021): Global Biodiversity Information Facility (GBIF,

1403 <http://www.gbif.org>) (21 de novembro, 2023) e Ocean Biodiversity Information
1404 System (OBIS; <https://obis.org/>) (21 de novembro, 2023). Os registros passaram
1405 por uma avaliação para detecção de erros de georreferenciamento e prováveis
1406 incongruências taxonômicas e dados de coordenadas geográficas incompletas
1407 foram removidos.

1408 Como os registros de ocorrência podem apresentar grande viés amostral
1409 (Fourcade et al. 2014, Varela et al. 2014), utilizamos uma abordagem capaz de
1410 reduzir o viés, que consistiu na filtragem das ocorrências, selecionando de forma
1411 aleatória apenas uma ocorrência para cada célula da grade (Fourcade et al.
1412 2014, Velazco et al. 2019). As células da grade apresentavam o dobro da
1413 granulação da resolução das variáveis ambientais (Velazco et al. 2019).

1414

1415 3.2.2. *Dados ambientais e background*

1416 Para caracterizar parcialmente o espaço – E (ambiental) das espécies
1417 de *Lysmata–Exhippolysmata*, foram selecionadas 13 variáveis que compuseram
1418 as hipóteses aqui testadas, segundo a literatura científica: temperatura anual
1419 (média e amplitude), salinidade anual (média e amplitude), oxigênio dissolvido
1420 anual (amplitude), luminosidade (amplitude), produtividade primária média,
1421 silicato (amplitude), fosfato (amplitude), amplitude de velocidade de corrente e
1422 batimetria foram obtidas no banco de dados Bio-Oracle (<http://bio-oracle.org/>,
1423 acessadas em: 25 de maio de 2020) (Tyberghein et al. 2012, Assis et al. 2018),
1424 enquanto riqueza de corais e índice de impacto antrópico foram obtidas por meio
1425 da Lista Vermelha da IUCN (www.iucnredlist.org, acessado em: 16 de junho de
1426 2022) e do National Center of Ecological Analysis and Synthesis (NCEAS;

1427 <https://www.nceas.ucsb.edu/>), respectivamente. Cada espécie teve seu grupo de
1428 variáveis avaliado quanto à multicolinearidade (de Andrade et al. 2020). A
1429 avaliação da multicolinearidade foi feita por meio dos valores de correlação de
1430 Pearson (< 0.70) e fatores de inflação da variância ($VIF < 5$) (Material
1431 Suplementar 1 e 2)

1432 Para delimitar as áreas de *background* e diminuir a dimensionalidade
1433 das áreas a serem modeladas, foi utilizada a delimitação de ecorregiões
1434 marinhas do Marine Ecoregions of the World – MEOW (Spalding et al. 2007).
1435 Todas as ecorregiões marinhas com registro de ocorrência de *Lysmata*–
1436 *Exhippolysmata* foram selecionadas e compuseram a área de *background* do
1437 estudo (Material Suplementar 3).

1438 Como não possuíamos dados de ausência das espécies, incorporamos
1439 os dados de pseudoausências conforme instruções de Engler et al. (2004) e
1440 utilizamos o método de restrição ambiental (acrônimo: ENV_CONST), que
1441 garante que as pseudoausências sejam dispostas dentro das áreas de menor
1442 aptidão previstas no modelo *Bioclim* de ajuste. O uso de pseudoausências,
1443 permite que sejam criados diferentes conjuntos de dados de treinamento
1444 capazes de considerar ausências de origem metodológica (falsas ausências),
1445 contingenciais (fatores históricos, estocásticos e biológicos) ou ambientais (Lobo
1446 et al. 2010).

1447

1448 3.2.3. Modelos de distribuição de espécies (MDEs)

1449 Para elaborar os MDEs, utilizamos o pacote ENMTML v.1.0 do R (de
1450 Andrade et al. 2020). Foram elaborados modelos para 26 espécies de *Lysmata*

1451 e *Exhipollysmata*. Este pacote permite que vários parâmetros possam ser
1452 ajustados durante a elaboração dos modelos, garantindo que as melhores
1453 práticas sejam atingidas e modelos robustos alcançados como, por exemplo,
1454 análise de colinearidade entre variáveis, definição de pseudoausências,
1455 delimitação de área acessível e elaboração de um modelo conjunto de diferentes
1456 algoritmos.

1457 Neste trabalho usamos quatro algoritmos para modelar a distribuição
1458 das espécies: [1] Bayesian Gaussian – GAU (Golding 2014), [2] Maximum
1459 Entropy – MXS (Phillips et al. 2017), [3] Random Forest – RDF (Liaw et al. 2002),
1460 [4] Support Vector Machine – SVM Pessoa da Silva & De Marco Júnior 2023). O
1461 modelo final foi elaborado a partir do método da média superior (SUP), no qual
1462 uma média simples é calculada apenas para os algoritmos que tiveram
1463 desempenho maior ou igual ao valor médio do índice de Sørensen de cada
1464 algoritmo (Araujo & New 2007, Pessoa da Silva & De Marco Júnior 2023).

1465 Sabendo que o número de ocorrências pode influenciar o desempenho
1466 do algoritmo, optamos por utilizar o método de particionamento bootstrap para
1467 as espécies com número de ocorrências entre 5 e 20. Neste caso, as ocorrências
1468 são divididas em conjuntos de treinamento (70% dos registros) e de teste (30%
1469 dos registros) (Pessoa da Silva & De Marco Júnior 2023). Para as espécies com
1470 número de ocorrências superior a 20 registros, utilizamos o método
1471 checkerboard (Block). Neste método de particionamento, o espaço geográfico é
1472 dividido em blocos e os dados de ocorrência divididos em grupo de ajuste e de
1473 avaliação do modelo (Roberts et al. 2017)

1474 Por fim, para evitar superestimação da distribuição das espécies
1475 causada por sobrepredição dos modelos, utilizamos o método *a posteriori*, uma
1476 metodologia de sobreposição de áreas acessíveis e adequadas para a
1477 ocorrência das espécies. Nessa técnica, as informações espaciais no processo
1478 de ajuste dos modelos são sobrepostas aos mapas de adequação de espécies
1479 criados pelos MDEs (Mendes et al. 2020). Como resultado final, apenas as
1480 manchas com dados de ocorrência real são selecionadas e aplicadas aos
1481 modelos de conjunto, substituindo a capacidade de dispersão das espécies
1482 (Mendes et al. 2020). Essa metodologia assume que manchas com dados de
1483 ocorrência confirmados apresentam maior probabilidade de comporem a
1484 distribuição natural das espécies e consideram que as manchas sem a presença
1485 das mesmas menor probabilidade (Mendes et al. 2020).

1486 Seis métricas distintas (AUC, True Skill Statistics – TSS , Kappa,
1487 Jaccard, Sørensen, e F_{pb}) avaliam a robustez dos modelos gerados pelos
1488 diferentes algoritmos (de Andrade et al. 2020). A métrica AUC (*Area Under the*
1489 *Curve*) avalia a sensibilidade (quantifica os erros de omissão, ou seja, o número
1490 de previsões errôneas de ausências) e a especificidade (quantifica os erros de
1491 comissão, ou seja, previsões erradas de presença) de cada matriz de dados
1492 (McPherson et al. 2004, Allouche et al. 2006). A métrica TSS (*True Skill Statistic*)
1493 também combina sensibilidade e especificidade para mensurar erros de
1494 comissão e omissão, comparando o número de previsões corretas, com as
1495 previsões provenientes de suposições aleatórias e um conjunto hipotético de
1496 suposições perfeitas (Allouche et al. 2006).

1497 Sabendo que AUC e TSS são métricas dependentes da prevalência, ou
1498 seja, da proporção de presenças em relação ao total de observações e que a

distribuição das classes nos dados de treinamento e avaliação pode ser influenciada e, conseqüentemente, impactar a capacidade do modelo de fazer previsões precisas e discriminativas (Leroy et al., 2018), utilizamos os índices de similaridade Sørensen, Jaccard e F_{pb} , como alternativa, já que foram identificados por Li & Guo (2013) como potenciais métricas de presença de background. Os índices de similaridade medem a semelhança entre as previsões e as observações, não são influenciados por um número desproporcional de verdadeiros negativos e não estimam a capacidade dos modelos de prever corretamente as ausências (Leroy et al. 2018). Valores iguais a 1 indicam que o modelo previsto é equivalente ao observado (sem falsos positivos ou negativos), enquanto para valores iguais a 0, os modelos previstos diferem dos observados (Leroy et al. 2018). Todos os processos relatados neste tópico foram realizados a partir do pacote “ENMTL” (de Andrade et al. 2020), com uso do RStudio – versão 4.3.2.

3.2.4. Mapas de riqueza a partir dos MDEs (MRMD)

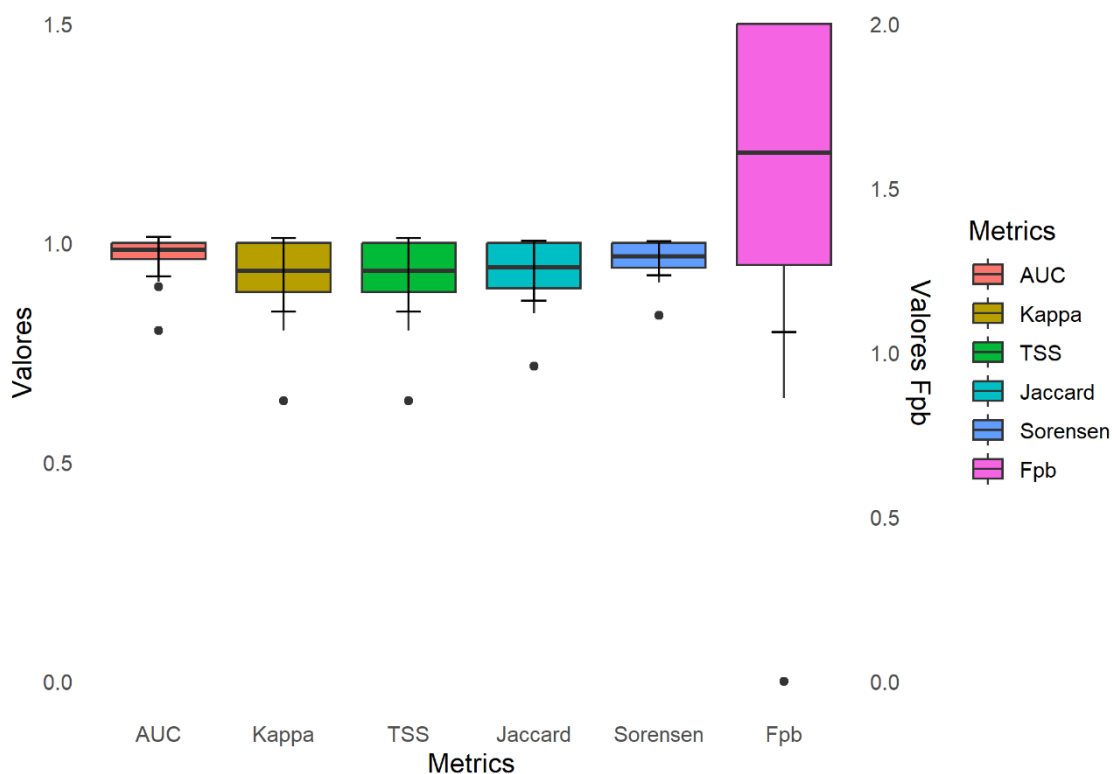
Para construir os MRMD, foi necessária a definição de limites para a binarização dos modelos produzidos a partir do método SUP. Para tal, o índice Sørensen foi utilizado como limiar de corte para binarização do modelo contínuo (Leroy et al. 2018). Os modelos binarizados foram sobrepostos e foram somadas todas as adequabilidades para ocorrência de espécie conforme a escala e ecorregiões marinhas de Spalding et al. (2007): local, regional (ecorregião e província) e global (reino).

Para descobrir a possibilidade de uma diversidade críptica de *Lysmata–Exhippolysmata*, adequamos o mapa de riqueza a partir das ocorrências (MRPO) produzido por Calixto-Cunha et al. (2024) para que apresentasse as mesmas espécies do MRMD deste trabalho. Depois, criamos o mapa da diversidade críptica a partir da subtração do MRPO do MRMD no RSudio – versão 4.3.2, gerando um mapa que indicava áreas adequadas para a existência das espécies do grupo, bem como a estimativa de riqueza prevista. As comparações foram feitas em todas as escalas: local, ecorregião, província e reino. Na escala local, foi utilizado um *buffer* para circular áreas que apresentassem pelo menos 75% da riqueza máxima de *Lysmata–Exhippolysmata* por quadrícula.

3.3. Resultados

3.3.1. Métricas de avaliação dos modelos de distribuição de espécies (MDEs)

. Todos os modelos apresentaram métricas AUC, TSS e KAPPA, acima de 0,80, exceto o modelo de *Lysmata rauli*. Apesar das métricas de *L. rauli* estarem entre 0,70 e 0,80 (Kappa, TSS, AUC), os índices de similaridade Jaccard e Sørensen foram satisfatórios e maiores que 0,72 em todos os modelos e o índice F_{pb} próximo de 2,0 (Figura 1). Essas métricas confirmam a robustez de todos os MDEs produzidos e são, portanto, capazes de prever a distribuição das espécies estudadas (Figura 1, veja detalhes em Material Suplementar 1).



1543

1544 **Figura 1** – Distribuição dos valores das métricas de avaliação dos modelos
 1545 elaborados pelo método SUP. Legenda: boxplots: dispersão dos dados entre o
 1546 primeiro quartil (Q1) e o terceiro quartil (Q3); linha horizontal no boxplot:
 1547 mediana; pontos pretos: outliers; whiskers: a variação dos dados que não é
 1548 considerada outlier.

1549

1550 3.3.2. *Nicho de Lysmata–Exhippolysmata*

1551 Apesar das variáveis apresentarem percentuais de contribuição
 1552 semelhantes entre os modelos, apenas quatro delas apresentaram frequência
 1553 consistente em todos os modelos: a média e amplitude de temperatura, a
 1554 batimetria e a salinidade média (Tabela 1). A variável temperatura média
 1555 (Temp.m) apresentou percentual de contribuição médio de $25,76\% \pm 9,04$ em
 1556 $34,62\%$ dos modelos elaborados, enquanto a amplitude de temperatura

1557 apresentou percentual de contribuição médio de $20,98\% \pm 4,43$ em $25,96\%$ dos
1558 modelos gerados (Tabela 1). Entre as espécies com áreas de adequabilidade
1559 circuntropical *L. amboinensis*, *L. grabhami* (Bruce 1974, Cunha et al. 2008) a
1560 variável com maior contribuição foi temperatura média em todos os algoritmos
1561 usados, sendo que *L. amboinensis*, também apresentou produtividade primária
1562 média como a variável de maior contribuição no modelo RDF. Amplitude de
1563 temperatura foi a variável com maior poder de contribuição para os modelos de
1564 e *L. kuekenthali*. A variável salinidade média esteve relacionada aos modelos
1565 elaborados para *L. amboinensis*, *L. bahia*, *L. dispar*, *L. lipkei*, *L. morelandi* e *L.*
1566 *pedersenii* (Tabela 2).

1567 Variáveis relacionadas à heterogeneidade de habitat aparecem como
1568 relevantes para $14,42\%$ dos modelos, sendo que desse total, $2,88\%$ referem-se
1569 a relevância de riqueza de corais e $11,24\%$ à batimetria (Tabela 1). A espécie
1570 que apresentou maior relação com a riqueza de corais foi *L. multiscissa*
1571 (contribuição da variável: $26,86\% \pm 16,88$) (Tabela 1 e 2), enquanto a batimetria
1572 esteve relacionada as espécies: *L. dispar* (19%), *L. galapagensis* (17%), *L.*
1573 *intermedia* (22%, 18%), *L. rathbunae* (23%, 21%), *L. rauli* (18%), *L. seticaudata*
1574 (18%), *L. ternatensis* (31%, 21%, 27%) (Tabela 2).

1575 **Tabela 1** – Percentual médio de contribuição das variáveis de maior relevância
 1576 observadas para os modelos de distribuição das espécies e frequência em que
 1577 aparecem nos modelos de distribuição de espécies – MDEs.

Variável	Média	Desvio padrão	% in MDEs
Temperatura (média)	25,76%	9,04%	34,62%
Temperatura (amplitude)	20,98%	4,43%	25,96%
Batimetria	20,91%	4,15%	11,54%
Salinitdade (média)	23,10%	4,88%	7,69%
Produtividade primária (média)	27,52%	23,16%	5,77%
Oxigênio dissolvido (média)	20,90%	9,33%	1,92%
Riqueza de corais	26,86%	16,88%	2,88%
Luz no substrato (média)	24,80%	6,22%	1,92%
Velocidade de corrente (média)	22,71%	6,78%	1,92%
Impacto antropogênico	18,00%	-	0,96%
Silicato (amplitude)	14,00%	-	0,96%

1578

1579 **Tabela 2** – Percentuais de contribuição das variáveis para os modelos de distribuição de espécies (MDEs) conforme o algoritmo
 1580 utilizado e números de ocorrências presentes em cada modelo.

Espécies	n	Algoritmo	Variável	%	Espécies	n	Algoritmo	Variável	%
<i>Exhippolysmata ensirostris</i>	12	GAU	Temp.m	22,30	<i>Lysmata lipkei</i>	9	GAU	PP.m	28,10
		MSX	Temp.m	21,23			MSX	Sal.r	20,28
		RDF	Sal.a	13,90			RDF	Sal.a	22,30
		SVM	Temp.m	21,15			SVM	PP.m	24,97
<i>Exhippolysmata oplophoroides</i>	62	GAU	Temp.m	39,80	<i>Lysmata moorei</i>	8	GAU	Temp.m	28,90
		MSX	Temp.m	19,26			MSX	Temp.m	19,99
		RDF	Temp.m	43,80			RDF	CV.m	27,50
		SVM	Temp.m	38,70			SVM	Temp.m	35,17
<i>Lysmata amboinensis</i>	102	GAU	Temp.m	36,20	<i>Lysmata morelandi</i>	10	GAU	Sal.m	23,70
		MSX	Temp.m	18,86			MSX	Sal.m	19,48
		RDF	PP.m	16,40			RDF	LightB.m	20,40
		SVM	Temp.m	26,98			SVM	Sal.m	26,55
<i>Lysmata ankeri</i>	12	GAU	Temp.m	19,30	<i>Lysmata multiscissa</i>	10	GAU	Coral_R	15,90
		MSX	Temp.m	20,09			MSX	Temp.a	19,28
		RDF	PP.m	86,70			RDF	Coral_R	46,30
		SVM	Temp.m	21,59			SVM	Coral_R	18,37
<i>Lysmata AUS.</i>	21	GAU	Temp.a	28,70	<i>Lysmata pedersenii</i>	34	GAU	Sal.m	25,60
		MSX	PP.m	21,92			MSX	Temp.a	22,46
		RDF	Temp.a	21,60			RDF	Temp.a, PP.m	16,20
		SVM	Temp.a	24,75			SVM	Temp.a	16,05
<i>Lysmata bahia</i>	7	GAU	Temp.a	19,50	<i>Lysmata rathbunae</i>	62	GAU	Bathy	23,20
		MSX	Sal.m	15,84			MSX	Temp.a	28,02
		RDF	PP.m	11,80			RDF	PP.m	29,80
		SVM	Temp.a	16,37			SVM	Bathy	20,95
<i>Lysmata boggei</i>	5	GAU	Temp.m	47,50	<i>Lysmata rauli</i>	16	GAU	Temp.m	23,70
		MSX	Temp.m	25,26			MSX	Temp.m	18,70
		RDF	Temp.a	21,20			RDF	Bathy	17,70

		SVM	Temp.m	44,00			SVM	Temp.m	26,68
<i>Lysmata californica</i>	57	GAU	Temp.m	17,20	<i>Lysmata seticaudata</i>	175	GAU	Bathy	17,90
		MSX	Temp.m	16,14			MSX	Temp.a	18,08
		RDF	Temp.m	20,70			RDF	Temp.a	29,30
		SVM	Temp.m	15,86			SVM	Temp.a	19,57
<i>Lysmata dispar</i>	6	GAU	Sal.m	22,40	<i>Lysmata ternatensis</i>	10	GAU	Bathy	30,50
		MSX	Bathy	19,28			MSX	Bathy	20,99
		RDF	Sal.m	31,50			RDF	Temp.a	12,50
		SVM	Sal.m	19,76			SVM	Bathy	26,66
<i>Lysmata galapagensis</i>	12	GAU	Bathy	17,20	<i>Lysmata trisetacea</i>	13	GAU	Temp.a	22,70
		MSX	CV.m	17,92			MSX	Temp.a	20,63
		RDF	PP.m, Temp.a	11,80			RDF	DO.m	27,50
		SVM	Bathy	17,13			SVM	Temp.a	21,61
<i>Lysmata grabhami</i>	55	GAU	Temp.m	30,10	<i>Lysmata vittata</i>	64	GAU	Temp.m	19,40
		MSX	Temp.m	18,60			MSX	Temp.a	19,68
		RDF	Temp.m	38,20			RDF	Temp.m	13,30
		SVM	Temp.m	32,08			SVM	Temp.m	21,97
<i>Lysmata intermedia</i>	40	GAU	Bathy	21,50	<i>Lysmata wurdemanni</i>	88	GAU	Temp.a	24,60
		MSX	HI	18,25			MSX	Temp.a	18,13
		RDF	Temp.a	30,50			RDF	LightB.m	29,20
		SVM	Bathy	17,93			SVM	Temp.a	22,82
<i>Lysmata kuekenthali</i>	8	GAU	Temp.a	16,60	<i>Lysmata zaca</i>	5	GAU	Temp.m	22,70
		MSX	Temp.a	17,59			MSX	Temp.m	18,59
		RDF	Temp.a	18,50			RDF	Sil.a; DO.m	14,30
		SVM	Temp.a	19,58			SVM	Temp.m	23,49

1581

1582 **Legenda:** GAU– Bayesian Gaussian, MXS – Maximum Entropy, RDF – Random Forest, SVM – Support Vector Machine, SUP – Método da Média

1583 Superior. Bathy: Batimetria, Coral_R: Riqueza de coral, CV: Velocidade de corrente, DO: Oxigênio dissolvido, HI: Impacto antropogênico, LightB: Luz no

1584 substrato, PP: Produtividade primária, Sal: Salinidade, Sil: Silicato, Temp: Temperatura, .m: média; a: amplitude.

1585 3.3.3. Áreas de distribuição e áreas com potencial defasagem de
1586 registros

1587 O clado *Lysmata*–*Exhippolysmata* apresentou distribuição circuntropical,
1588 com o padrão de riqueza variando conforme a escala espacial (Figura 3a, 4a,
1589 5a, 6a). Algumas espécies apresentaram áreas de adequabilidade nos oceanos
1590 atlântico e Indo-Pacífico (*L. amboienensis*, *L. grabhami*, *L. kuekenthali*, *L. vittata*,
1591 *L. rauli*, *L. californica*, *L. trisetacea* e *L. ternatensis*). Dez espécies estiveram
1592 restritas ao oceano Atlântico (*E. oplophoroides*, *L. ankeri*, *L. bahia*, *L. boggei*,
1593 *L. intermedia*, *L. moorei*, *L. pedersenii*, *L. rathbunae*, *L. seticaudata*, *L.*
1594 *wurdemani*), cinco exclusivas do oceano Indo-Pacífico (*E. ensirostris*, *L. AUS*
1595 *sp.*, *L. dispar*, *L. morelandi*, *L. multiscissa*, *L. zacae*) e uma no oceano Pacífico
1596 oeste (*L. galapagensis*). (veja detalhes em Material Suplementar 2).

1597 Os mapas de riqueza produzidos a partir de pontos de ocorrência (MRPO)
1598 (Figuras 2a,2b, 3a, 4a, 5a) e de MDEs (MRMD) (Figuras 2c, 2d, 2e, 3b, 4b, 5b),
1599 apresentaram diferentes padrões de riqueza quanto à extensão e localização
1600 das áreas com maior diversidade de espécies. A discrepância entre os padrões
1601 de riqueza derivados de MRPO e MRMD (Figuras 6a, 6b, 7a, 7b) sugere que
1602 possa haver locais com déficit de conhecimento sobre a distribuição das
1603 espécies na natureza (Figura 6a), sete espécies na escala ecorregião, entre 15
1604 e 17 espécies na escala província e na escala reino superou o número de 20
1605 espécies em várias localidades tropicais e temperadas (7b), tanto no oceano
1606 Atlântico, quanto no Indo-Pacífico tropical.

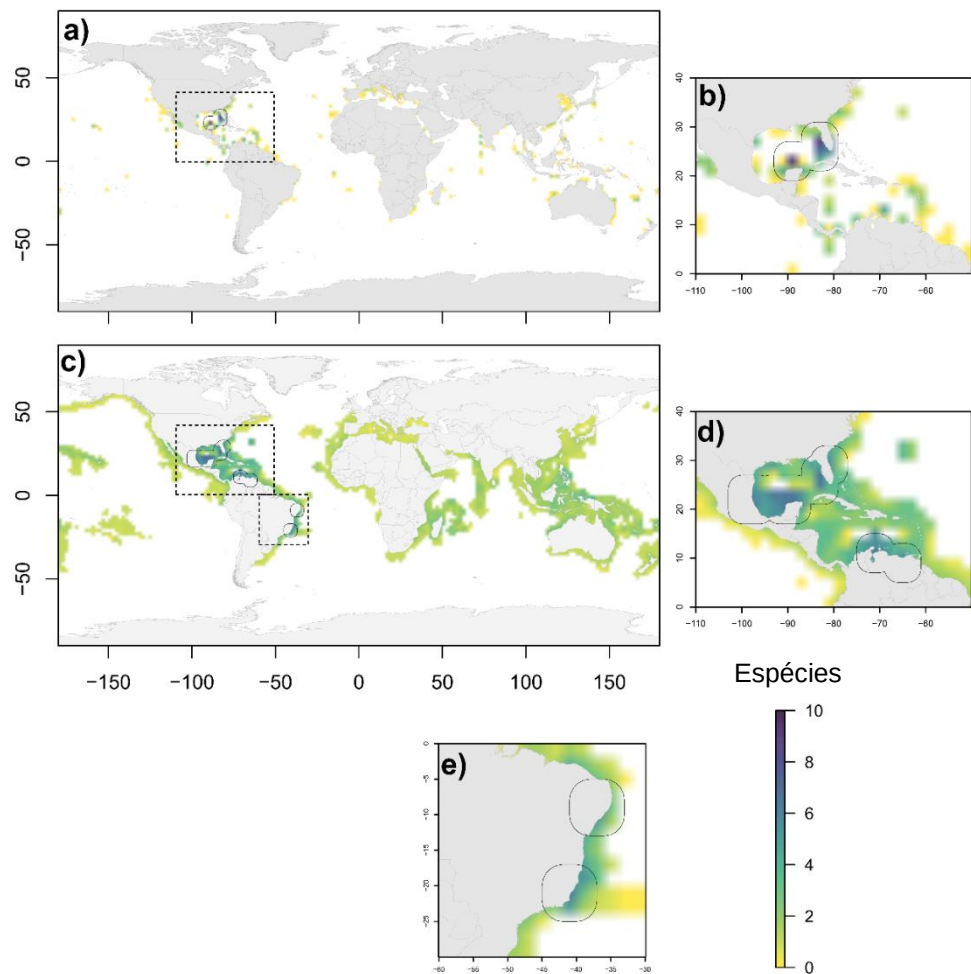
1607 Na escala local ficou evidente que a região do sudoeste do Golfo do
1608 México, litoral oeste e leste da Flórida, região sul do Caribe, bem como o sudeste
1609 e o nordeste brasileiro são áreas com grande potencial para uma maior

1610 diversidade de *Lysmata–Exhippolysmata* (Figura 2c, 2d, 2e), como atualmente é
1611 sabido e confirma a elevada diversidade de espécies do grupo em regiões
1612 tropicais e subtropicais. Nessa escala, os pontos de diversidade críptica,
1613 representados em azul, se concentram na parte sudoeste e sul do Golfo do
1614 México, sul do Caribe, nordeste e sudeste brasileiros (Figura 6a). Na escala
1615 ecorregião, a porção norte do Golfo do México também se mostra como área de
1616 alta diversidade para espécies dos gêneros estudados, confirmando que o grupo
1617 tem aumento de diversidade nas regiões subtropicais (Figura 3b). Quanto à
1618 diversidade críptica nessa escala, vemos pontos em azul distribuídos nas
1619 regiões do Golfo da Califórnia, da costa do Panamá no oceano Pacífico, do sul
1620 do Brasil, das Filipinas e de Taiwan (Figura 6b).

1621 Na escala província, a grande diversidade do grupo esteve concentrada
1622 na região sul do Golfo do México, Flórida e Caribe (Figura 4b). A diversidade
1623 críptica apresentou poucos pontos azuis distribuídos nessa mesma região, mas
1624 uma diversidade críptica intermediária (por volta de 10 espécies) em todo o
1625 oceano Atlântico tropical e que se intensifica na região de transição tropical-
1626 subtropical na porção norte do Golfo do México e em toda região central do Indo-
1627 Pacífico (7a).

1628 Por fim, na escala reino vemos que há uma equivalência entre o oceano
1629 Atlântico e a região central do Indo-Pacífico quanto à riqueza de espécies do
1630 grupo *Lysmata–Exhippolysmata* e essas áreas se configuram como as que
1631 comportam a maior diversidade do grupo no planeta (Figura 5b). Também
1632 observamos vários pontos de diversidade oculta máxima (em azul) no Golfo do
1633 México, no Caribe, no sul da China, na região do Triângulo de Coral e no litoral
1634 norte da Austrália. nosso estudo também revelou pontos de diversidade oculta

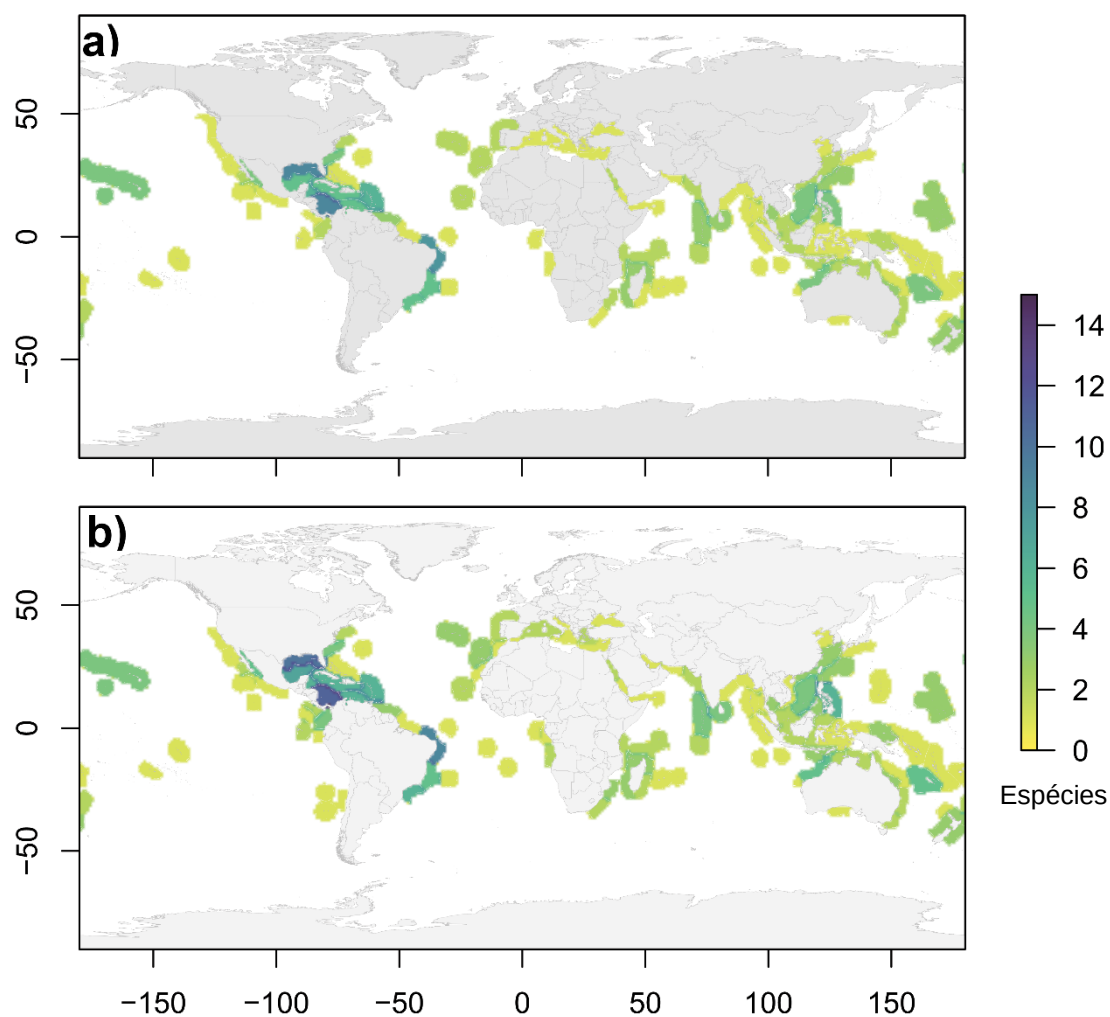
na costa oeste e leste da África, além de vários pontos por toda a Europa, mar Vermelho e Sri Lanka (Figura 7b)



1637

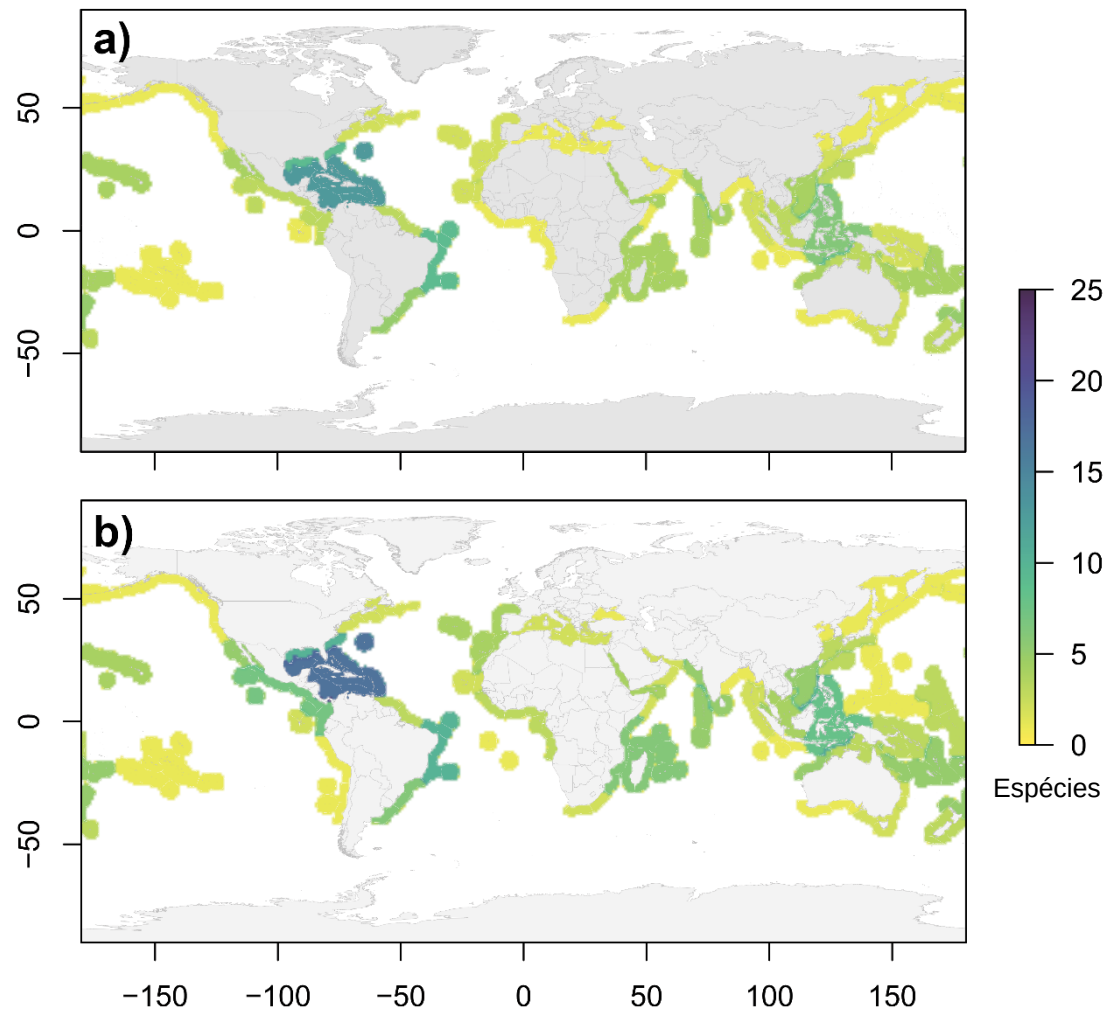
Figura 2 - Mapas de riqueza de *Lysmata*–*Exhippolydinae* em escala local (por célula do grid). a) Mapa de riqueza a partir de pontos de ocorrência (MRPO); b) Áreas com riqueza máxima em detalhes (MRPO); c) Mapa de riqueza potencial a partir de modelos de distribuição (MRMD); d) Áreas com maior adequabilidade ambiental para um maior número de espécies no Caribe, Golfo do México e Flórida (MRMD); e) Áreas com riqueza máxima no nordeste e sudeste do Brasil (MRMD).

1645



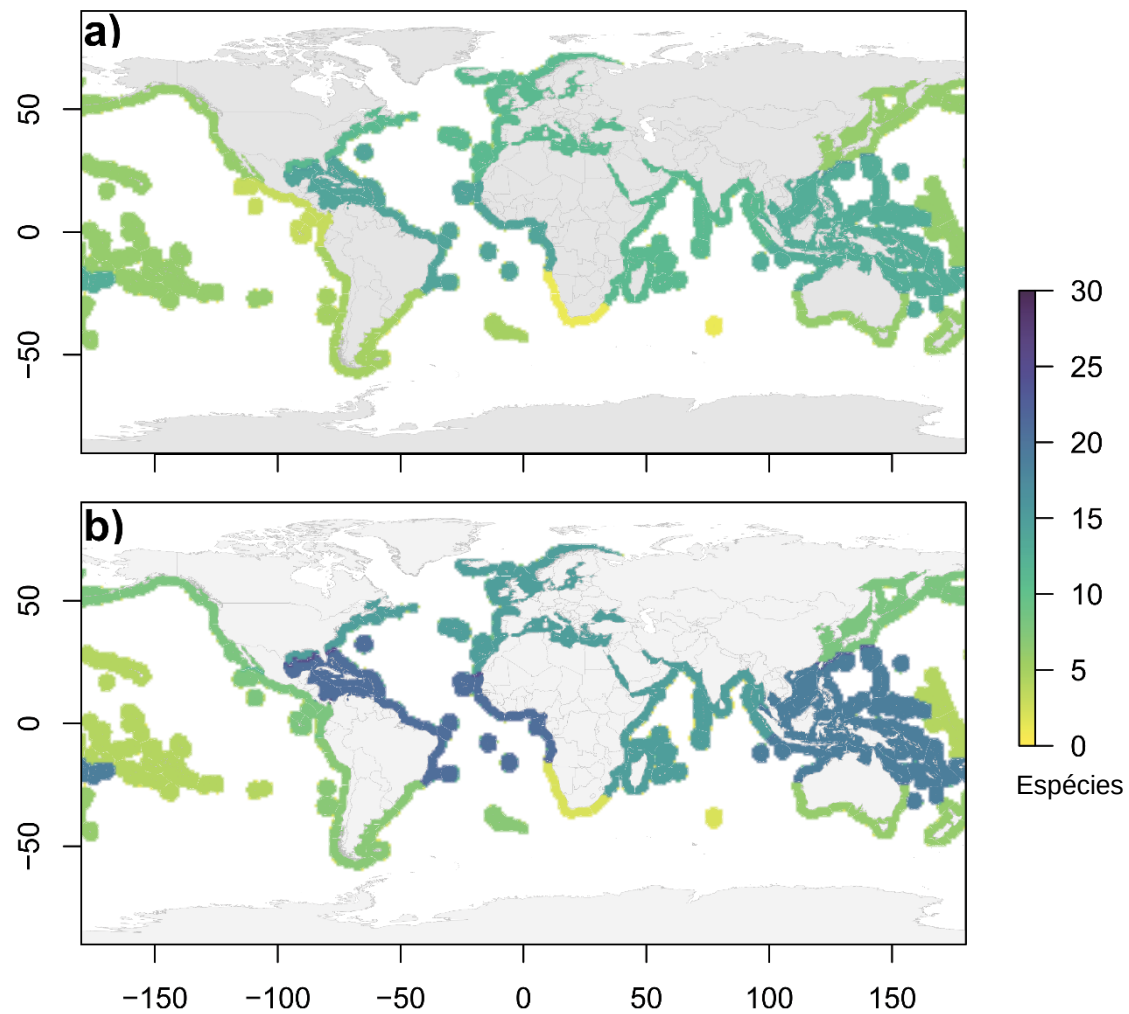
1646

1647 **Figura 3** – Mapas de riqueza de *Lysmata-Exhippolysmata* em escala
1648 ecorregião. a) Mapa de riqueza a partir de pontos de ocorrência (MRPO); b)
1649 Mapa de riqueza potencial a partir de modelos de distribuição (MRMD).



1650

1651 **Figura 4 –** Mapas de riqueza de *Lysmata–Exhippolysmata* em escala província.
 1652 a) Mapa de riqueza a partir de pontos de ocorrência (MRPO); b) Mapa de riqueza
 1653 potencial a partir de modelos de distribuição (MRMD).



1654

1655 **Figura 5** – Mapas de riqueza de *Lysmata-Exhippolysmata* em escala reino. a)
 1656 Mapa de riqueza a partir de pontos de ocorrência (MRPO); b) Mapa de riqueza
 1657 potencial a partir de modelos de distribuição (MRMD).

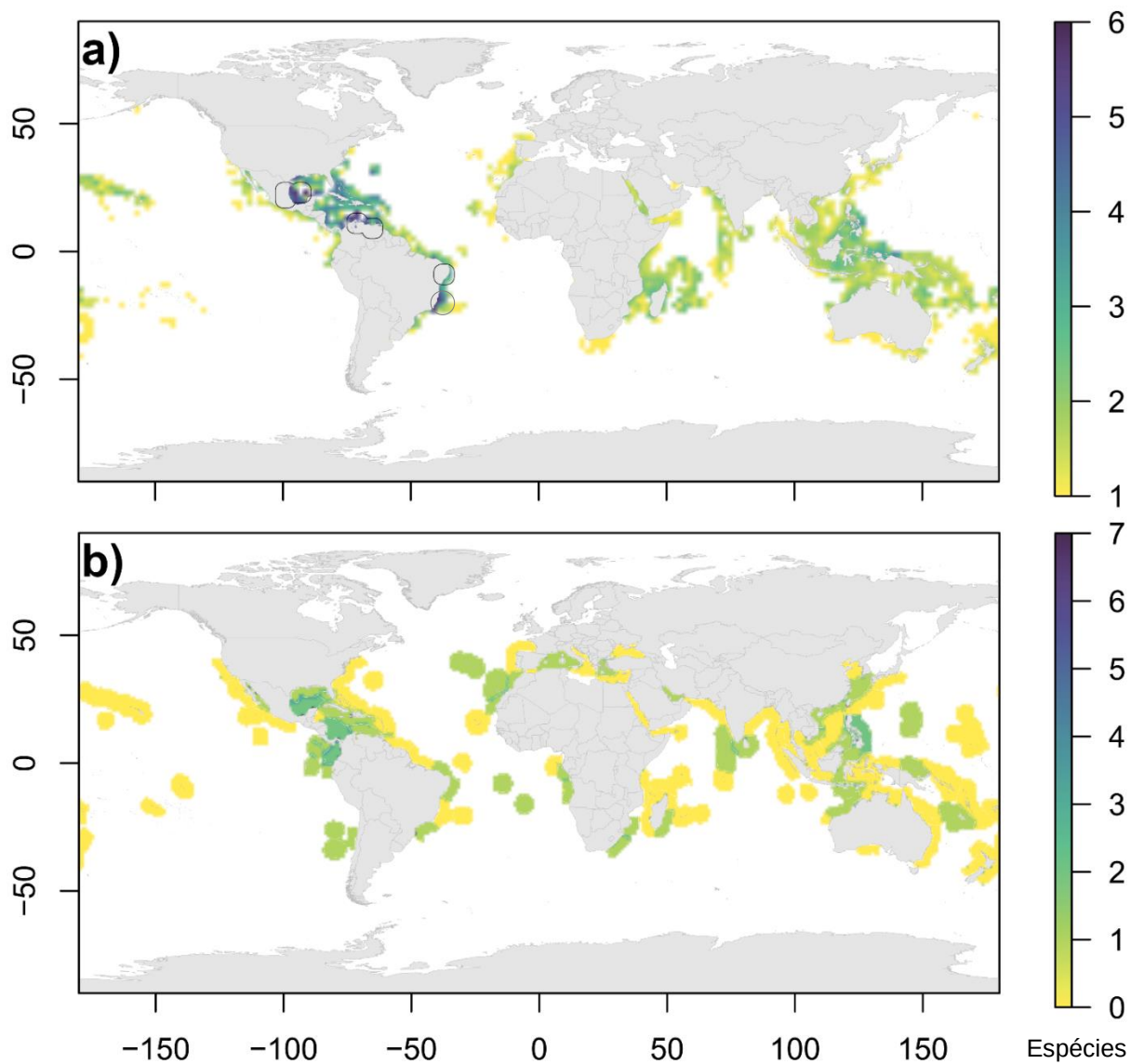


Figura 6 – Mapas com áreas que apresentam maior potencial de concentração de diversidade críptica *Lysmata-Exhippolysmata* em escala diferentes escalas. a) local (células do grid) (MRMD); b) ecorregião. Legenda: os círculos representam as áreas com maior riqueza na escala local.

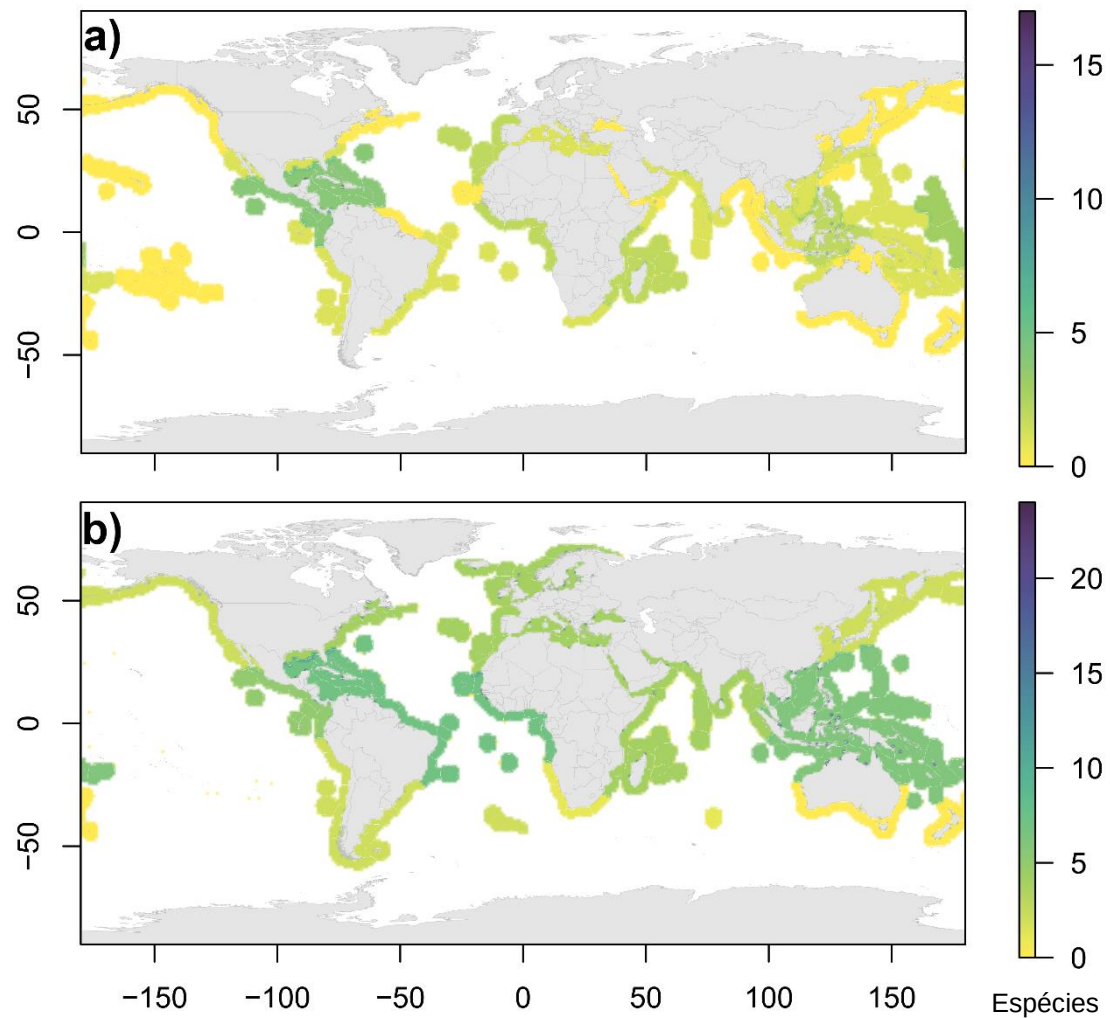


Figura 7 – Mapas de diversidade críptica *Lysmata-Exhippolysmata* em escala diferentes escalas. a) província; b) reino. Legenda: roxo: riqueza máxima (25 espécies), amarelo: ausência de espécies.

3.4. Discussão

O presente trabalho apresenta a relevância das variáveis ambientais para a composição dos nichos do grupo *Lysmata-Exhippolysmata*, bem como a riqueza potencial de espécies no globo. Também evidencia áreas com potencial defasagem de registros em comparação ao que é conhecido atualmente.

1675 As variáveis que apresentaram maior poder de contribuição em um maior
1676 número de modelos coincidem com as variáveis utilizadas para corroborar as
1677 hipóteses de estresse fisiológico (média e amplitude de temperatura anual,
1678 média de salinidade) e heterogeneidade de habitat (batimetria) como promotores
1679 de riqueza entre Lysmatidae (Calixto-Cunha et al. 2024). A contribuição da
1680 temperatura para os MDEs confirma sua relevância para a dinâmica ambiental
1681 de *Lysmata–Exhippolysmata*, influenciando sua distribuição, assim como
1682 acontece para outros organismos marinhos (Danovaro et al. 2004, Perry et al.
1683 2005, Hunt et al. 2005, Tittensor et al. 2010b, Poloczanska et al. 2013, Yasuhara
1684 & Danovaro 2016, Jöst et al. 2019, Ashford et al. 2019).

1685 Do ponto de vista fisiológico, a temperatura desempenha um papel
1686 crucial na determinação da regularidade reprodutiva e no recrutamento em
1687 camarões e uma variedade de outros crustáceos (Sastry et al. 1983, Bauer 1985,
1688 1989, 1992). Diferentes estratégias de biologia reprodutiva são encontradas
1689 dentro do grupo e são influenciadas pela temperatura, mostrando que a
1690 coexistência entre espécies com preferências compartilhadas pode ter origem a
1691 partir de mecanismos contrastantes (Carscadden et al. 2020). Exemplo disso são
1692 as espécies *E. oplophoroides*, *L. boggei* e *L. wurdemanni*, que tem distribuição
1693 sobreposta na região subtropical ao norte do Golfo do México e em todo Caribe
1694 e apresentam estratégias de biologia reprodutiva distintas (Baeza et al. 2010,
1695 Dickson et al. 2020).

1696 *Exhippolysmata oplophoroides* apresenta um padrão de reprodução
1697 misto, no qual observa-se incubação constante de embriões ao longo do ano,
1698 um padrão típico em espécies encontradas em latitudes tropicais e subtropicais
1699 (Baeza et al. 2010), mas o recrutamento de juvenis é limitado aos meses de

1700 verão (Baeza et al. 2010). Essa sazonalidade no recrutamento é uma
1701 característica compartilhada por espécies de crustáceos em latitudes
1702 temperadas. (Baeza et al. 2010). Em *L. boggessi* (tropical/subtropical), por sua
1703 vez, foi encontrada sazonalidade na razão sexual, fecundidade, investimento
1704 reprodutivo e volume embrionário (Dickson et al. 2020). A sazonalidade na razão
1705 sexual pode indicar atraso na mudança de sexo para camarões machos, assim
1706 como já foi observado para *L. wurdemanni* e pode estar relacionada às baixas
1707 temperaturas e fotoperíodos curtos (Dickson et al. 2020).

1708 É possível que as espécies de *Lysmata* e *Exhippolysmata* sejam um
1709 exemplo do modelo de “conservadorismo de nicho tropical”, pelo qual clados
1710 mais antigos estariam relacionados aos trópicos e clados mais recentes, que
1711 foram capazes de superar a barreira térmica do inverno, a latitudes mais
1712 elevadas (Hawkins e DeVries, 2009), explicando a diversidade de espécies
1713 encontrada na região do Golfo do México e costa da Flórida.

1714 Dentro de uma perspectiva ecológica, a variação anual da temperatura
1715 também está relacionada a flutuações da ciclagem de nutrientes, alterações
1716 temporais na comunidade fitoplanctônica e interações entre o sedimento e a
1717 água (Klump & Martens 1989, Jensen et al. 1990, Kristensen 1993), modificando
1718 a disponibilidade de recursos para as espécies.

1719 A elevada riqueza de *Lysmata–Exhippolysmata* encontrada em áreas de
1720 transição tropical e subtropical (escalas local, ecorregião, província e reino) nos
1721 hemisférios norte e sul do Atlântico, reforça a possibilidade de existência de um
1722 gradiente latitudinal de riqueza bimodal nessa bacia oceânica, como já
1723 observado para outros organismos marinhos (Chaudhary et al., 2016), inclusive
1724 para Decapoda (Rivadeneira et al. 2020). Esse padrão pode estar relacionado

1725 com a presença de correntes quentes que se originam nas províncias tropicais
1726 e se estendem até regiões temperadas (Valentine 2009).

1727 Os picos de riqueza observado na costa sul dos Estados Unidos e de
1728 Cuba, podem estar associados a influência da corrente quente do Golfo do
1729 México que se estende até a o litoral da Geórgia, numa região subtropical
1730 (Stramma et al. 2001). A alta diversidade de espécies de lismatídeos observada
1731 no sul do Caribe, pode ser resultado da presença da corrente Equatorial, assim
1732 como os picos observados no nordeste brasileiro (Stramma et al. 2001). A região
1733 sudeste do Brasil, também com elevada riqueza, pode ser resultado da influência
1734 da corrente quente do Brasil (Stramma et al. 2001). O fato de não observarmos
1735 espécies de lysmatídeos no litoral sudoeste da América do Sul, pode ser
1736 explicado pela presença da corrente de Humboldt, caracterizada pelas baixas
1737 temperaturas (Montecino & Lange 2009).

1738 No entanto, vale ressaltar que a temperatura não explica sozinha o
1739 padrão observado, como já relatou Hernáez et al. (2021) para outros Decapoda.
1740 É possível que a pluma do rio Amazonas explique a quebra de padrão de riqueza
1741 entre esses dois hemisférios no Atlântico ocidental, isolando espécies da costa
1742 nordeste brasileira e do sul do Caribe (Giachini Tosetto et al. 2022). Além disso,
1743 as Águas Centrais do Atlântico Sul – ACAS podem contribuir para o aumento da
1744 diversidade de organismos marinhos na região do sudeste brasileiro, uma vez
1745 que pode elevar a disponibilidade de nutrientes para as espécies, permitindo
1746 uma maior coocorrência na área (Pires-Vanin & Matsuura 1993, De Léo & Pires-
1747 Vanin 2006). As espécies *L. ankeri* e *L. bahia*, que ocorrem na região sudeste,
1748 tiveram a produtividade primária como uma variável importante na explicação de

1749 seus modelos de nicho (algoritmo RDF: PP.m = 86,70%, PP.m = 11,80%,
1750 respectivamente).

1751 No Indo-Pacífico, não foi observado um padrão bimodal de riqueza como
1752 visto no Atlântico. Nessa região, temos uma maior concentração de riqueza na
1753 região do Triângulo de Coral, que é reduzida com o aumento da distância dessa
1754 área, corroborando o padrão geral da biogeografia do Indo-Pacífico (Briggs 1999,
1755 2005). A riqueza de valor intermediário (seis a oito espécies) observada na
1756 região do Triângulo de Coral (escalas: ecorregião e província) em relação às
1757 demais áreas do Indo-Pacífico, pode ser explicada pelas temperaturas
1758 consistentes e acima dos 29°C (Yan et al. 1992, Nathan & Leckie 2009), que
1759 desempenham um papel crucial na manutenção das espécies do grupo,
1760 reafirmando a possibilidade destas taxa terem surgido em regiões tropicais e
1761 serem um modelo de “conservadorismo de nicho tropical” (Hawkins & DeVries
1762 2009). Das seis espécies com ocorrência no Indo-Pacífico, quatro apresentaram
1763 modelos com grande contribuição da variável temperatura média (*E. ensirostris*,
1764 *L. amboinensis*, *L. kuekenthali*, *L. rauli*) e uma da amplitude de temperatura (*L.*
1765 *multiscissa*) (Tabela 2).

1766 Outras variáveis também explicaram o padrão de distribuição dos grupos
1767 e apresentaram grande contribuição aos modelos elaborados, como é o caso da
1768 batimetria. É possível que o padrão de distribuição destes gêneros esteja
1769 associado à presença de extensas áreas costeiras, altamente relacionadas à
1770 batimetria, e que podem ser capazes de fornecer maior heterogeneidade de
1771 habitat (Valentine 2009, Valentine & Jablonski 2010). Na região do Triângulo de
1772 Coral encontra-se a maior concentração de habitats de águas rasas do planeta,
1773 com elevada complexidade de habitat (Briggs et al. 1974), o que favorece a

1774 coexistência de mais espécies, principalmente espécies largamente associadas
1775 a ambientes recifais, como é o caso das espécies da família Lysmatidae
1776 (Debelius 2001). As espécies *L. rauli* e *L. díspar* tiveram modelos que
1777 apresentaram forte contribuição da batimetria, por exemplo.

1778 Ainda que os ambientes recifais sejam frequentemente associados ao
1779 grupo na literatura (Debelius 2001), cabe ressaltar que em nosso estudo, a
1780 variável riqueza de corais contribuiu de forma expressiva no MDE de apenas
1781 uma espécie – *L. multiscissa*. Espécie esta com mapa de adequabilidade
1782 condizente com áreas de recife de elevada biodiversidade, presentes tanto no
1783 Triângulo das Índias Orientais, quanto na costa da Austrália (Briggs 2005) (veja
1784 detalhes em Material Suplementar 2).

1785 Além disso, é possível que a batimetria esteja ainda relacionada as duas
1786 estratégias de coloração identificadas e aos padrões comportamentais destes
1787 camarões. O primeiro padrão de coloração engloba animais com coloração
1788 críptica, predominantemente avermelhada, proporcionando uma camuflagem
1789 mais eficaz contra predadores em ambientes escuros, como fendas, rochas,
1790 cavernas e áreas mais profundas em regiões subtropicais (Rhyne & Lin 2006).
1791 Por outro lado, o segundo padrão apresenta animais com coloração
1792 aposemática, encontrados em ambientes tropicais rasos, muitas vezes
1793 estabelecendo relações simbióticas com esponjas e peixes em recifes de coral
1794 (Limbaugh et al. 1961, Rhyne & Lin 2006). Enquanto o primeiro grupo possui
1795 uma distribuição ampla, estando presente em todos os oceanos, o segundo está
1796 principalmente associado à região do Indo-Pacífico (Baeza et al. 2009b).

1797 Além da temperatura e da batimetria, a salinidade média também
1798 aparece nesse estudo como uma variável com contribuição importante em

1799 11,54% dos modelos. É amplamente reconhecido que os crustáceos marinhos
1800 são predominantemente conformadores osmóticos, o que implica em uma
1801 capacidade limitada de regulação tanto da concentração quanto da composição
1802 da hemolinfa, bem como da produção de urina osmótica (McNamara & Faria
1803 2012), especialmente durante as fases larvais (Gimenez & Anger 2001). É
1804 possível que os efeitos deste estresse salino possam ser transmitidos às
1805 gerações subsequentes, resultando em prejuízos para os estágios juvenis e
1806 limitando a colonização e/ou migração dos organismos em regiões com grandes
1807 flutuações de salinidade, conforme descrito por Giménez (2006).

1808 Assim, a presença dos rios Mississippi e Amazonas, notoriamente
1809 reconhecidos por despejarem grandes volumes de água doce no oceano
1810 (Lindstrom et al. 1987, Giachini Toso et al. 2022), podem ter interferido no
1811 isolamento e dispersão das espécies de *Lysmata-Exhippolysmata* no Atlântico.
1812 O rio Mississippi pode estar relacionado à riqueza diferencial encontrada no Golfo
1813 do México, onde a porção norte, que apresenta maior variação salina, apresenta
1814 menor riqueza que a porção sul. O rio pode funcionar ainda como uma barreira
1815 entre as populações da costa da Flórida e do Texas que compõem o complexo
1816 *L. wurdemanni sensu* Baeza & Prakash (2019) e funcionar como um promotor
1817 de diversidade. A distância genética encontrada entre essas populações foi
1818 maior que aquela calculada para pares de espécies dentro do gênero *Lysmata*
1819 Risso (1816) (Baeza & Prakash 2019).

1820 Como já mencionado, a pluma de água doce do rio Amazonas pode
1821 funcionar como uma barreira de dispersão entre o Caribe e o nordeste
1822 brasileiro (Giachini Toso et al. 2022). Essa descontinuidade na distribuição das
1823 espécies de lismatídeos, pode evidenciar que a presença do grupo no Atlântico

1824 é anterior a mudança no sentido de desague do rio Amazonas (Mioceno) (Hoorn
1825 et al. 1995, Figueiredo et al. 2009), num período que os oceanos tropicais eram
1826 menos fragmentados (Eoceno/Oligoceno) (Wood et al. 1999). Esse contexto traz
1827 a possibilidade dos gêneros *Lysmata-Exhippolysmata* estarem presentes no
1828 Atlântico oeste antes da mudança de sentido, justificando a presença das
1829 espécies ao norte e ao sul da foz do Amazonas.

1830 Confirmamos a possibilidade de uma diversidade ainda não descoberta
1831 para *Lysmata-Exhippolysmata*. Quando avaliamos a escala local, vemos que as
1832 áreas com maior diversidade críptica estão na região do Golfo do México, Caribe
1833 e nordeste brasileiro e coincidem com a localização de espécies de coloração
1834 críptica, que habitam rochas, fendas e cavernas (Baeza et al. 2009b). Faz
1835 sentido pensar que a diversidade não foi descoberta possivelmente pela
1836 dificuldade de captura que essas espécies apresentam, uma vez que o padrão
1837 de coloração fornece uma camuflagem mais eficaz (Rhyne & Lin 2006),
1838 explicando também a sub amostragem de espécies como *L. baueri* (Prakash &
1839 Baeza 2017), *L. udoi* (Baeza et al., 2009b) e *L. hochi* (Baeza & Anker 2008), que
1840 impediram a inclusão destas taxa no estudo. Quando avaliamos a diversidade
1841 críptica em escalas maiores, notamos que a área de abrangência de *Lysmata* e
1842 *Exhippolysmata* pode ser bem mais elevada que a atual, já que em todo reino
1843 Atlântico Norte Temperado, manchas de diversidade oculta foram observadas e
1844 podem estar associadas a não inclusão de espécies como *L. olavoi* (Costello
1845 2001). Além disso, vemos manchas de diversidade críptica em todo o Indo-
1846 Pacífico Central, em regiões onde há ocorrência de espécies que não puderam
1847 ser utilizadas nesse estudo devido à falta de dados de amostragem: *L. debelius*,
1848 *L. gracilirostris* e *L. leptodactylus* (Bruce 1983, Wicksten 2000, Gan & Li 2016).

1849 O presente trabalho trouxe informações ecológicas relevantes sobre o
1850 grupo. Além de confirmarem a dependência às condições específicas de
1851 salinidade e temperatura de habitat, nossos resultados evidenciam a forte
1852 relação do grupo com a temperatura, que além de poder interferir nas questões
1853 fisiológicas das espécies, revela a possibilidade de existência de um gradiente
1854 de riqueza bimodal em áreas de transição tropical e subtropical dos hemisférios
1855 norte e sul do oceano Atlântico, como já observado para outros decápodes. Tal
1856 fato suscita a possibilidade destes gêneros serem um exemplo do padrão de
1857 conservadorismo de nicho tropical.

1858 Considerando a relevância de batimetria e riqueza de corais observada
1859 para a riqueza do grupo nas escalas reino e província (Calixto Cunha et al., 2024,
1860 no prelo), acreditamos que a heterogeneidade dos habitats pode se tornar, à
1861 medida que novas espécies associadas ao Indo-Pacífico sejam descritas e
1862 modeladas, tão crucial quanto a temperatura para explicar os padrões de riqueza
1863 de *Lysmata–Exhippolysmata*, especialmente quando pensamos nas espécies
1864 com distribuição no Oceano Indo-Pacífico.

1865 A possível diversidade críptica encontrada pode auxiliar no planejamento
1866 de coletas, direcionando áreas de maior possibilidade de ocorrência das
1867 espécies. Além disso, reforça a importância da intensificação de estudos a
1868 respeito da família Lysmatidae, tanto para elaboração de estratégias de
1869 conservação e regulação da atividade pesqueira para o setor de aquarismo,
1870 quanto para a compreensão de seus padrões ecológicos e resolução das
1871 questões envolvendo a descrição das espécies críticas já descobertas para os
1872 complexos *L. wurdemanni* (Baeza & Prakash 2019), *L. vittata* (Aguilar et al. 2022,
1873 Guéron et al. 2022) e *L. rauli* (Guéron et al. 2022), mas ainda não descritas.

1874

1875 **3.5.Referências Bibliográficas**

1876

1877 Aguilar R, Prakash S, Ogburn MB, Lohan KMP, MacDonald KS III, Driskell AC,
1878 Ahyong ST, Leray M, McIlroy SE, Tuckey TD, Baeza JA (2022) Unresolved
1879 taxonomy confounds invasive species identification: the *Lysmata vittata*
1880 Stimpson, 1860 (Decapoda: Caridea: Lysmatidae) species complex and
1881 recent introduction of *Lysmata vittata* sensu stricto in the western Atlantic.
1882 Journal of Crustacean Biology 42. <https://doi.org/10.1093/jcbiol/ruab079>.

1883 Ahyong S, Boyko CB, Bailly N, Bernot J, Bieler R, Brandão SN, Daly M, De Grave
1884 S, Gofas S, Hernandez F, Hughes L, Neubauer TA, Paulay G, Boydens B,
1885 Decock W, Dekeyzer S, Vandepitte L, Vanhoorne B, Adlard R, Agatha S, Ahn
1886 KJ, Akkari N, Alvarez B, Alves WN, Amler MRW, Amorim V, Anderberg A,
1887 Andrés-Sánchez S, Ang Y, Antić D, Antonietto LS., Arango C, Artois T,
1888 Atkinson S, Auffenberg K, Baldwin BG, Bank R, Barber A, Barbosa JP, Bartsch
1889 I, Bellan-Santini D, Bergh N, Berta A, Bezerra TN, Blanco S, Blasco-Costa I,
1890 Blazewicz M, Błędzki LA, Bock P, Bonifacino M, Böttger-Schnack R, Bouchet
1891 P, Boury-Esnault N, Bouzan R, Boxshall G, Bray R, Brito Seixas AL, Bruce NL,
1892 Bruneau A, Budaeva N, Bueno-Villegas J, Cairns S, Calvo Casas J, Cárdenas
1893 P, Carstens E, Cedhagen T, Chan BK, Chan TY, Cheng L, Choong H,
1894 Christenhusz M, Churchill M, Collins AG, Collins GE, Collins K, Consorti L,
1895 Copilaş-Ciocianu D, Corbari L, Cordeiro R, Costa VM d. M, Costa Corgosinho
1896 PH, Coste M, Costello MJ, Crandall KA, Cremonte F, Cribb T, Cutmore S,
1897 Dahdouh-Guebas F, Daneliya M, Dauvin JC, Davie P, De Broyer C, de Lima
1898 Ferreira P, de Mazancourt V, de Sá HAB., de Voogd NJ, Decker P, Defaye D,

1899 Dekker H, d'Hondt JL, Di Capua I, Dippenaar S, Dohrmann M, Dolan J,
 1900 Domning D, Downey R, Dreyer N, Eisendle U, Eitel M, Enghoff H, Epler J,
 1901 Espindola BS, Esquete Garrote P, Evenhuis NL, Ewers-Saucedo C, Faber M,
 1902 Ferreira MCFR, Figueroa D, Fišer C, Fordyce E, Foster W, Fransen C, Freire
 1903 S, Fujimoto S, Furuya H, Galbany-Casals M, Gale A, Galea H, Gao T, Garic
 1904 R, Garnett S, Gaviria-Melo S, Gerken S, Gibson D, Gibson R, Gil J,
 1905 Gittenberger A, Glasby C, Glenner H, Glover A, Gómez-Noguera SE, Gondim
 1906 AI, Gonzalez B, González-Solís D, Goodwin C, Gostel M, Grabowski M, Gravili
 1907 C, Grossi M, Guerra-García JM., Guerrero JM, Guidetti R, Guiry MD, Gutierrez
 1908 D, Hadfield KA, Hajdu E, Halanych K, Hallermann J, Hayward BW, Hegna TA,
 1909 Heiden G, Hendrycks E, Herbert D, Herrera Bachiller A, Hodda M, Høeg J,
 1910 Hoeksema B, Holovachov O, Hooge MD, Hooper JN, Horton T, Houart R, Huys
 1911 R, Hyžný M, Iniesta LFM, Iseto T, Iwataki M, Janssen R, Jaume D, Jazdzewski
 1912 K, Jersabek CD, Jóźwiak P, Kabat A, Kakui K, Kantor Y, Karanovic I,
 1913 Karapunar B, Karthick B, Kathirithamby J, Katinas L, Kim YH, King R, Kirk PM,
 1914 Klautau M, Kociolek JP, Köhler F, Konowalik K, Kotov A, Kovács Z,
 1915 Kremenetskaia A, Kristensen RM, Kroh A, Kulikovskiy M, Kullander S,
 1916 Kupriyanova E, Lamaro A, Lambert G, Lazarus D, Le Coze F, Le Roux M,
 1917 LeCroy S, Leduc D, Lefkowitz EJ, Lemaitre R, Lichter-Marck IH, Lim SC,
 1918 Lindsay D, Liu Y, Loeuille B, Lörz AN, Ludwig T, Lundholm N, Macpherson E,
 1919 Mah C, Mamos T, Manconi R, Mapstone G, Marek PE, Marshall B, Marshall
 1920 DJ, Martin P, McFadden C, McInnes SJ, McKenzie R, Means J, Mees J, Mejía-
 1921 Madrid HH, Meland K, Merrin KL, Miller J, Mills C, Moestrup Ø, Mokievsky V,
 1922 Molodtsova T, Monniot F, Mooi R, Morandini AC, Moreira da Rocha R, Morrow
 1923 C, Mortelmans J, Muñoz Gallego AR, Musco L, Nascimento JB, Nesom G,

1924 Neubert E, Neuhaus B, Ng P, Nguyen AD, Nielsen C, Nielsen S, Nishikawa T,
 1925 Norenburg J, O'Hara T, Opresko D, Osawa M, Osigus HJ, Ota Y, Páll-Gergely
 1926 B, Panero JL, Pasini E, Patterson D, Pedram M, Pelser P, Peña Santiago R,
 1927 Pereira J d. S., Perez-Losada M, Petrescu I, Pfingstl T, Piasecki W, Pica D,
 1928 Picton B, Pignatti J, Pilger JF, Pinheiro U, Pisera AB, Poatskievick Pierezan B,
 1929 Polhemus D, Poore GC, Potapova M, Praxedes RA, Půža V, Read G, Reich
 1930 M, Reimer JD, Reip H, Resende Bueno V, Reuscher M, Reynolds JW, Richling
 1931 I, Rimet F, Ríos P, Rius M, Rodríguez E, Rogers DC, Roque N, Rosenberg G,
 1932 Rützler K, Saavedra M, Sabbe K, Sabroux R, Saiz-Salinas J, Sala S,
 1933 Santagata S, Santos S, Santos SG, Sar E, Saucède T, Schärer L, Schierwater
 1934 B, Schilling E, Schmidt-Lebuhn A, Schmidt-Rhaesa A, Schneider S,
 1935 Schönberg C, Schuchert P, Schweitzer C, Semple JC, Senna AR, Sennikov
 1936 A, Serejo C, Shaik S, Shamsi S, Sharma J, Shear WA, Shenkar N, Short M,
 1937 Sicinski J, Sierwald P, Silva DKF d., Silva ESS, Simmons E, Sinniger F, Sinou
 1938 C, Sivell D, Sket B, Smit H, Smit N, Smol N, Sørensen MV, Souza-Filho JF.,
 1939 Spelda J, Sterrer W, Stoev P, Stöhr S, Suárez-Morales E, Susanna A, Suttle
 1940 C, Swalla BJ, Taiti S, Tanaka M, Tandberg AH, Tang D, Tasker M, Taylor J,
 1941 Taylor J, Taylor K, Tchesunov A, Temereva E, ten Hove H, ter Poorten JJ,
 1942 Thomas JD, Thuesen EV, Thurston M, Thuy B, Timi JT, Todaro A, Todd J,
 1943 Turon X, Uetz P, Urbatsch L, Uribe-Palomino J, Urtubey E, Utevsky S, Vacelet
 1944 J, Vachard D, Vader W, Väinölä R, Valls Domedel G, Van de Vijver B, van der
 1945 Meij SE, van Haaren T, van Soest RW, Vanreusel A, Venekey V, Verhoeff T,
 1946 Vinarski M, Vonk R, Vos C, Vouilloud AA, Walker-Smith G, Walter TC, Watling
 1947 L, Wayland M, Wesener T, Wetzel CE, Whipps C, White K, Wieneke U,
 1948 Williams DM, Williams G, Wilson R, Witkowski J, Wyatt N, Xavier J, Xu K,

1949 Zanol J, Zeidler W, Zhao Z, Zullini A (2024) World Register of Marine Species
 1950 (WoRMS). <https://doi.org/10.1007/s10750-024-05688-y>.

1951 Allouche O, Tsoar A, Kadmon R (2006) Assessing the accuracy of species
 1952 distribution models: prevalence, kappa and the true skill statistic (TSS).
 1953 Journal of Applied Ecology 43:1223–1232. <https://doi.org/10.1111/j.1365->
 1954 2664.2006.01214.x.

1955 Alves DFR, Barros-Alves S de P, Dolabella SS, Almeida AC de, Martinez PA
 1956 (2021) Invasive shrimp *Cinetorhynchus erythrostictus* (Decapoda: Caridea)
 1957 misidentified in the marine aquarium trade: Niche overlap with a native
 1958 congeneric species. Estuarine, Coastal and Shelf Science 258:107411.
 1959 <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2021.107411>

1960 Alves DFR, Martinez PA, de Barros-Alves S de P, de Almeida AC, Elias MAM,
 1961 Hurt C, Hultgren KM (2024) Climatic niche evolution and speciation modes in
 1962 the transisthmian *Alpheus* shrimps (Caridea: Alpheidae). Journal of
 1963 Biogeography. <https://doi.org/10.1111/jbi.14864>.

1964 de Andrade AFA, Velazco SJE, Júnior PDM (2020) ENMTML: An R package for
 1965 a straightforward construction of complex ecological niche models.
 1966 Environmental Modelling & Software 125:104615.
 1967 <https://doi.org/10.1016/j.envsoft.2019.104615>.

1968 Anker A, Cox D (2011) A new species of the shrimp genus *Lysmata* Risso, 1816
 1969 (Crustacea, Decapoda) from Guam. Micronesica 41:197–214.

1970 Araujo M, New M (2007) Ensemble forecasting of species distributions. Trends
 1971 in Ecology & Evolution 22:42–47. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.09.010>

1972 Araújo MB, Peterson AT (2012) Uses and misuses of bioclimatic envelope
 1973 modeling. *Ecology* 93:1527–1539. <https://doi.org/10.1890/11-1930.1>

1974 Ashford OS, Kenny AJ, Barrio Froján CRS, Horton T, Rogers AD (2019)
 1975 Investigating the environmental drivers of deep-seafloor biodiversity: A case
 1976 study of peracarid crustacean assemblages in the Northwest Atlantic Ocean.
 1977 *Ecology and Evolution* 9:14167–14204. <https://doi.org/10.1002/ece3.5852>.

1978 Ashrafi H, Baeza JA, Ďuriš Z (2021) The caridean shrimps of the genus *Lysmata*
 1979 *Risso*, 1816 (Decapoda: Lysmatidae) from Madagascar collected during the
 1980 Atimo-Vatae expedition: a new species and two new records. *European*
 1981 *Journal of Taxonomy* 774:155–177. <https://doi.org/10.5852/ejt.2021.774.1535>.

1982 Assis J, Tyberghein L, Bosch S, Verbruggen H, Serrão EA, De Clerck O (2018)
 1983 Bio-ORACLE v2.0: Extending marine data layers for bioclimatic modelling.
 1984 *Global Ecology and Biogeography* 27:277–284.
 1985 <https://doi.org/10.1111/geb.12693>

1986 Baeza JA (2010a) Molecular systematics of peppermint and cleaner shrimps:
 1987 phylogeny and taxonomy of the genera *Lysmata* and *Exhippolysmata*
 1988 (Crustacea: Caridea: Hippolytidae): PHYLOGENY OF PEPPERMINT AND
 1989 CLEANER SHRIMPS. *Zoological Journal of the Linnean Society* 160:254–265.
 1990 <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2009.00605.x>.

1991 Baeza JA (2006) Testing Three Models on the Adaptive Significance of
 1992 Protandric Simultaneous Hermaphroditism in a Marine Shrimp. *Evolution*
 1993 60:1840–1850. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2006.tb00527.x>

- 1994 Baeza JA, Anker A (2008) *Lysmata hochi* n. sp., a new hermaphroditic shrimp
1995 from the southwestern Caribbean sea (Caridea: Hippolytidae). Journal of
1996 Crustacean Biology 28:148–155. <https://doi.org/10.1651/07-2839R.1>.
- 1997 Baeza JA, Bolaños JA, Hernandez JE, López R (2009a) A new species of
1998 *Lysmata* (Crustacea, Decapoda, Hippolytidae) from Venezuela, southeastern
1999 Caribbean Sea. Zootaxa 2240:60–68.
- 2000 Baeza JA, Braga AA, López-Greco LS, Perez E, Negreiros-Fransozo ML,
2001 Fransozo A (2010) Population dynamics, sex ratio and size at sex change in a
2002 protandric simultaneous hermaphrodite, the spiny shrimp *Exhippolysmata*
2003 *oplophoroides*. Mar Biol 157:2643–2653. [https://doi.org/10.1007/s00227-010-](https://doi.org/10.1007/s00227-010-1525-2)
2004 1525-2
- 2005 Baeza JA, Prakash S (2019) An integrative taxonomic and phylogenetic
2006 approach reveals a complex of cryptic species in the ‘peppermint’ shrimp
2007 *Lysmata wurdemanni* sensu stricto. Zoological Journal of the Linnean Society
2008 185:1018–1038. <https://doi.org/10.1093/zoolinnean/zly084>.
- 2009 Baeza JA, Schubart CD, Zillner P, Fuentes S, Bauer RT (2009b) Molecular
2010 phylogeny of shrimps from the genus *Lysmata* (Caridea: Hippolytidae): the
2011 evolutionary origins of protandric simultaneous hermaphroditism and social
2012 monogamy. Biological Journal of the Linnean Society 96:415–424.
2013 <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2008.01133.x>.
- 2014 Barros-Alves SDP, Alves DFR, Hirose GL, Cobo VJ (2016) New records of
2015 caridean shrimps, *Lysmata ankeri* and *L. cf. intermedia*, from southeast coast
2016 of Brazil. Mar Biodivers Rec 9:34. <https://doi.org/10.1186/s41200-016-0037-2>.

2017 Basher Z, Bowden DA, Costello MJ (2014) Diversity and Distribution of Deep-
 2018 Sea Shrimps in the Ross Sea Region of Antarctica. PLOS ONE 9:e103195.
 2019 <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0103195>.

2020 Basher Z, Costello MJ (2016) The past, present and future distribution of a deep-
 2021 sea shrimp in the Southern Ocean. PeerJ 4:e1713.
 2022 <https://doi.org/10.7717/peerj.1713>

2023 Bauer RT (1989) Continuous reproduction and episodic recruitment in nine
 2024 shrimp species inhabiting a tropical seagrass meadow. Journal of
 2025 Experimental Marine Biology and Ecology 127:175–187.

2026 Bauer RT (1985) Diel and seasonal variation in species composition and
 2027 abundance of caridean shrimps (Crustacea, Decapoda) from seagrass
 2028 meadows on the north coast of Puerto Rico. Bulletin of Marine Science
 2029 36:150–162.

2030 Bauer RT (2004) Remarkable shrimps: adaptations and natural history of the
 2031 carideans. University of Oklahoma Press. ISBN: 0-8061-3555-7.

2032 Bauer RT (1992) Testing generalizations about latitudinal variation in
 2033 reproduction and recruitment patterns with sicyoniid and caridean shrimp
 2034 species. Invertebrate Reproduction & Development 22:193–202.

2035 Bauer RT, Holt GJ (1998) Simultaneous hermaphroditism in the marine shrimp
 2036 *Lysmata wurdemanni* (Caridea: Hippolytidae): an undescribed sexual system
 2037 in the decapod Crustacea. Marine Biology 132:223–235.

2038 Benoit-Bird KJ, Au WW (2003) Prey dynamics affect foraging by a pelagic
 2039 predator (*Stenella longirostris*) over a range of spatial and temporal scales.

2040 Behavioral Ecology and Sociobiology 53:364–373.
 2041 <https://doi.org/10.1007/s00265-003-0585-4>.

2042 Briggs JC (2005) Coral reefs: Conserving the evolutionary sources. Biological
 2043 Conservation 126:297–305. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.06.018>.

2044 Briggs JC, others (1974) Marine zoogeography.

2045 Bruce AJ (1983) *Lysmata debelius* new species, a new hippolytid shrimp from the
 2046 Philippines. *Revue française d'Aquariologie*.

2047 Calado R (2009) Marine Ornamental Shrimp: Biology, Aquaculture and
 2048 Conservation. John Wiley & Sons. ISBN: 978-1-4443-0940-9.

2049 Calado R, Lin J, Rhyne AL, Araújo R, Narciso L (2003) Marine Ornamental
 2050 Decapods—Popular, Pricey, and Poorly Studied. *Journal of Crustacean*
 2051 *Biology* 23:963–973. <https://doi.org/10.1651/C-2409>

2052 Calado R, Narciso L, Morais S, Rhyne AL, Lin J (2003b) A rearing system for the
 2053 culture of ornamental decapod crustacean larvae. *Aquaculture* 218:329–339.
 2054 [https://doi.org/10.1016/S0044-8486\(02\)00583-5](https://doi.org/10.1016/S0044-8486(02)00583-5).

2055 Calixto-Cunha M, Alves D, De Almeida A (2024) Unraveling global richness
 2056 patterns of the Lysmatidae family: a multi-scale and multi-hypothesis
 2057 ecological approach. *Marine Ecology Progress Series*.
 2058 <https://doi.org/10.3354/meps14710>.

2059 Calvo NS, Roldán-Luna M, Argáez-Sosa JA, Martínez-Moreno GL, Mascaró M,
 2060 Simões N (2016) Reflected-light Influences the Coloration of the Peppermint
 2061 Shrimp, *Lysmata boggessi* (Decapoda: Caridea). *Journal of the World*
 2062 *Aquaculture Society* 47:701–711. <https://doi.org/10.1111/jwas.12314>.

2063 Carscadden KA, Emery NC, Arnillas CA, Cadotte MW, Afkhami ME, Gravel D,
 2064 Livingstone SW, Wiens JJ (2020) Niche Breadth: Causes and Consequences
 2065 for Ecology, Evolution, and Conservation. *The Quarterly Review of Biology*
 2066 95:179–214. <https://doi.org/10.1086/710388>.

2067 Chace Jr FA (1997) The Caridean shrimps (Crustacea: Decapoda) of the
 2068 Albatross Philippine Expedition, 1907-1910, Part 7: Families Atyidae,
 2069 Eugeonatonotidae, Rhynchocinetidae, Bathypalaemonidae, Processidae, and
 2070 Hippolytidae. *Smithsonian contributions to zoology*.

2071 Chaudhary C, Saeedi H, Costello MJ (2016) Bimodality of Latitudinal Gradients
 2072 in Marine Species Richness. *Trends in Ecology & Evolution* 31:670–676.
 2073 <https://doi.org/10.1016/j.tree.2016.06.001>.

2074 Costello M (2001) European register of marine species: a check-list of the marine
 2075 species in Europe and a bibliography of guides to their identification. Paris:
 2076 Muséum national d'histoire naturelle. ISBN: 2-85653-538-0.

2077 Dambach J, Thatje S, Rödder D, Basher Z, Raupach MJ (2012) Effects of Late-
 2078 Cenozoic Glaciation on Habitat Availability in Antarctic Benthic Shrimps
 2079 (Crustacea: Decapoda: Caridea). *PLOS ONE* 7:e46283.
 2080 <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0046283>.

2081 Danovaro R, Dell'Anno A, Pusceddu A (2004) Biodiversity response to climate
 2082 change in a warm deep sea. *Ecology Letters* 7:821–828.
 2083 <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00634.x>.

2084 de Andrade AFA, Velazco SJE, Júnior PDM (2020) ENMTML: An R package for
 2085 a straightforward construction of complex ecological niche models.

2086 Environmental Modelling & Software 125:104615.
 2087 <https://doi.org/10.1016/j.envsoft.2019.104615>.

2088 De Grave S, Anker A (2018) A new, distinctly coloured species of *Lysmata* Risso,
 2089 1816 (Malacostraca: Decapoda: Lysmatidae) from the south-central Atlantic.
 2090 Zootaxa 4429. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4429.2.13>.

2091 De Grave S, Fransen C (2011) Carideorum catalogus: the recent species of the
 2092 dendrobranchiate, stenopodidean, procarididean and caridean shrimps
 2093 (Crustacea: Decapoda). NCB Naturalis Leiden. e-ISSN 1876-2174.

2094 De Léo FC, Pires-Vanin AMS (2006) Benthic megafauna communities under the
 2095 influence of the South Atlantic Central Water intrusion onto the Brazilian SE
 2096 shelf: A comparison between an upwelling and a non-upwelling ecosystem.
 2097 Journal of Marine Systems 60:268–284.
 2098 <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2006.02.002>.

2099 Debelius H (2001) Crustacea-Guide of the world: Shrimps, Crabs, Lobster,
 2100 Mantis Shrimps, Amphipods. Germany: IKAN.

2101 Dickson MD, Behringer DC, Baeza JA (2020) Life history traits and reproductive
 2102 performance of the caridean shrimp *Lysmata boggessi*, a heavily traded
 2103 invertebrate in the marine aquarium industry. PeerJ 8:e8231.
 2104 <https://doi.org/10.7717/peerj.8231>.

2105 Elith J, Leathwick JR (2009) Species Distribution Models: Ecological Explanation
 2106 and Prediction Across Space and Time. Annu Rev Ecol Evol Syst 40:677–697.
 2107 <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120159>.

2108 Engler R, Guisan A, Rechsteiner L (2004) An improved approach for predicting
 2109 the distribution of rare and endangered species from occurrence and pseudo-
 2110 absence data. *Journal of Applied Ecology* 41:263–274.
 2111 <https://doi.org/10.1111/j.0021-8901.2004.00881.x>.

2112 Fauchald P, Erikstad KE, Skarsfjord H (2000) Scale-dependent predator–prey
 2113 interactions: the hierarchical spatial distribution of seabirds and prey. *Ecology*
 2114 81:773–783. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2000\)081\[0773:SDPPIT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2000)081[0773:SDPPIT]2.0.CO;2).

2115 Fauchald P, Tveraa T (2006) Hierarchical patch dynamics and animal movement
 2116 pattern. *Oecologia* 149:383–395. <https://doi.org/10.1007/s00442-006-0463-7>.

2117 Fiedler, G.Curt (1998) Functional, Simultaneous Hermaphroditism in Female-
 2118 Phase *Lysmata amhoinensis* (Decapoda: Caridea: Hippolytidae)l. *PACIFIC*
 2119 *SCIENCE* 52:9. <http://hdl.handle.net/10125/1568>.

2120 Figueiredo J, Hoorn C, van der Ven P, Soares E (2009) Late Miocene onset of
 2121 the Amazon River and the Amazon deep-sea fan: Evidence from the Foz do
 2122 Amazonas Basin. *Geology* 37:619–622. <https://doi.org/10.1130/G25567A.1>.

2123 Fourcade Y, Engler JO, Rödder D, Secondi J (2014) Mapping Species
 2124 Distributions with MAXENT Using a Geographically Biased Sample of
 2125 Presence Data: A Performance Assessment of Methods for Correcting
 2126 Sampling Bias. *PLOS ONE* 9:e97122.
 2127 <https://doi.org/10.1016/j.ecoinf.2016.09.002>.

2128 Fritz H, Said S, Weimerskirch H (2003) Scale–dependent hierarchical
 2129 adjustments of movement patterns in a long–range foraging seabird.
 2130 *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences*
 2131 270:1143–1148. <https://doi.org/10.1098/rspb.2003.2350>.

2132 Gan Z, Li X (2016) *Lysmata leptodactylus*, a new species of lysmatid shrimp
 2133 (Crustacea: Decapoda: Caridea) from China. *Zootaxa* 4138:181.
 2134 <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4138.1.9>.

2135 Giachini Toso E, Bertrand A, Neumann-Leitão S, Nogueira Júnior M (2022)
 2136 The Amazon River plume, a barrier to animal dispersal in the Western Tropical
 2137 Atlantic. *Sci Rep* 12:537. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-04165-z>

2138 Giménez L (2006) Phenotypic links in complex life cycles: conclusions from
 2139 studies with decapod crustaceans. *Integrative and Comparative Biology*
 2140 46:615–622. <https://doi.org/10.1093/icb/icl010>

2141 Gimenez L, Anger K (2001) Relationships among salinity, egg size, embryonic
 2142 development, and larval biomass in the estuarine crab *Chasmagnathus*
 2143 *granulata* Dana, 1851. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*
 2144 260:241–257. [https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(01\)00258-1](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(01)00258-1)

2145 Giraldes BW, Macedo TP, Brandão MC, Baeza JA, Freire AS (2018) *Lysmata*
 2146 *arvoredensis* nov. sp. a new species of shrimp from the south coast of Brazil
 2147 with a key to species of *Lysmata* (Caridea: Lysmatidae) recorded in the
 2148 southwestern Atlantic. *PeerJ* 6:e5561. <https://doi.org/10.7717/peerj.5561>.

2149 Guéron R, Almeida AO, Aguilar R, Ogburn MB, Prakash S, Baeza JA (2022)
 2150 Delimiting species within the *Lysmata vittata* (Stimpson, 1860) (Decapoda:
 2151 Lysmatidae) species complex in a world full of invaders. *Zootaxa* 5150:189–
 2152 216. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.5150.2.2>

2153 Guisan A, Zimmermann NE (2000) Predictive habitat distribution models in
 2154 ecology. *Ecological modelling* 135:147–186. <https://doi.org/10.1111/ele.12189>.

2155 Hawkins BA, DeVries PJ (2009) Tropical niche conservatism and the species
 2156 richness gradient of North American butterflies. *Journal of Biogeography*
 2157 36:1698–1711. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2009.02119.x>.

2158 Hirzel AH, Le Lay G, Helfer V, Randin C, Guisan A (2006) Evaluating the ability
 2159 of habitat suitability models to predict species presences. *Ecological modelling*
 2160 199:142–152. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2006.05.017>.

2161 Hoorn C, Guerrero J, Sarmiento GA, Lorente MA (1995) Andean tectonics as a
 2162 cause for changing drainage patterns in Miocene northern South America.
 2163 *Geology* 23:237–240. [https://doi.org/10.1130/0091-](https://doi.org/10.1130/0091-7613(1995)023<0237:ATAACF>2.3.CO;2)
 2164 7613(1995)023<0237:ATAACF>2.3.CO;2.

2165 Hunt G, Cronin TM, Roy K (2005) Species–energy relationship in the deep sea:
 2166 a test using the Quaternary fossil record. *Ecology Letters* 8:739–747.
 2167 <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00778.x>.

2168 Jensen MH, Lomstein E, Sørensen J (1990) Benthic NHT and NO₃ flux following
 2169 sedimentation of a spring phytoplankton bloom in Aarhus Bight, Denmark.

2170 Jöst AB, Yasuhara M, Wei C-L, Okahashi H, Ostmann A, Martínez Arbizu P,
 2171 Mamo B, Svavarsson J, Brix S (2019) North Atlantic Gateway: Test bed of
 2172 deep-sea macroecological patterns. *Journal of Biogeography* 46:2056–2066.
 2173 <https://doi.org/10.1111/jbi.13632>.

2174 Klump JV, Martens CS (1989) The seasonality of nutrient regeneration in an
 2175 organic-rich coastal sediment: Kinetic modeling of changing pore-water
 2176 nutrient and sulfate distributions. *Limnology and Oceanography* 34:559–577.
 2177 <https://doi.org/10.4319/lo.1989.34.3.0559>.

2178 Kolasa J (1989) Ecological systems in hierarchical perspective: breaks in
 2179 community structure and other consequences. *Ecology* 70:36–
 2180 47. <https://doi.org/10.2307/1938410>.

2181 Kristensen E (1993) Seasonal Variations in Benthic Community Metabolism and
 2182 Nitrogen Dynamics in a Shallow, Organic-Poor Danish Lagoon. *Estuarine,
 2183 Coastal and Shelf Science* 36:565–586.
 2184 <https://doi.org/10.1006/ecss.1993.1035>.

2185 Laeseke P, Martínez B, Mansilla A, Bischof K (2020) Future range dynamics of
 2186 the red alga *Capreolia implexa* in native and invaded regions: contrasting
 2187 predictions from species distribution models versus physiological knowledge.
 2188 *Biol Invasions* 22:1339–1352. <https://doi.org/10.1007/s10530-019-02186-4>.

2189 Lenoir J, Bertrand R, Comte L, Bourgeaud L, Hattab T, Murienné J, Grenouillet
 2190 G (2020) Species better track climate warming in the oceans than on land. *Nat
 2191 Ecol Evol* 4:1044–1059. <https://doi.org/10.1038/s41559-020-1198-2>.

2192 Leroy B, Delsol R, Hugueny B, Meynard CN, Barhoumi C, Barbet-Massin M,
 2193 Bellard C (2018) Without quality presence–absence data, discrimination
 2194 metrics such as TSS can be misleading measures of model performance.
 2195 *Journal of Biogeography* 45:1994–2002. <https://doi.org/10.1111/jbi.13402>.

2196 Li W, Guo Q (2013) How to assess the prediction accuracy of species presence–
 2197 absence models without absence data? *Ecography* 36:788–799.
 2198 <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.07585.x>.

2199 Liaw A, Wiener M, others (2002) Classification and regression by randomForest.
 2200 *R news* 2:18–22. ISSN 1609-3631.

2201 Limbaugh C, Pederson H, Chace Jr FA (1961) Shrimps that clean fishes. Bulletin
2202 of Marine Science 11:237–257.

2203 Lindstrom E, Lukas R, Fine R, Firing E, Godfrey S, Meyers G, Tsuchiya M (1987)
2204 The western equatorial Pacific Ocean circulation study. Nature 330:533–537.

2205 Lobo JM, Jiménez-Valverde A, Hortal J (2010) The uncertain nature of absences
2206 and their importance in species distribution modelling. Ecography 33:103–114.
2207 <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2009.06039.x>.

2208 Loulad S, Houssa R, Ouamari NE, Rhinane H (2019) Quantity and spatial
2209 distribution of seafloor marine debris in the Moroccan Mediterranean Sea.
2210 Marine Pollution Bulletin 139:163–173.
2211 <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2018.12.036>.

2212 Manning RB, Chace FA (1990) Decapod and stomatopod crustaceans from
2213 Ascension Island, south Atlantic Ocean.

2214 Martínez-Guerrero B, López-Pérez A (2018) Richness and large-scale
2215 distribution of marine benthic caridean shrimps (Decapoda: Caridea) from the
2216 Eastern Tropical Pacific. Nauplius 26:e2018035. [https://doi.org/10.1590/2358-](https://doi.org/10.1590/2358-2936e2018035)
2217 [2936e2018035](https://doi.org/10.1590/2358-2936e2018035).

2218 McNamara JC, Faria SC (2012) Evolution of osmoregulatory patterns and gill ion
2219 transport mechanisms in the decapod Crustacea: a review. J Comp Physiol B
2220 182:997–1014. <https://doi.org/10.1007/s00360-012-0665-8>.

2221 McPherson JM, Jetz W, Rogers DJ (2004) The effects of species' range sizes on
2222 the accuracy of distribution models: ecological phenomenon or statistical

2223 artefact? Journal of Applied Ecology 41:811–823.
 2224 <https://doi.org/10.1111/j.0021-8901.2004.00943.x>.

2225 Melo-Merino SM, Reyes-Bonilla H, Lira-Noriega A (2020) Ecological niche
 2226 models and species distribution models in marine environments: A literature
 2227 review and spatial analysis of evidence. Ecological Modelling 415:108837.
 2228 <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2019.108837>.

2229 Mendes P, Velazco SJE, de Andrade AFA, Júnior PDM (2020) Dealing with
 2230 overprediction in species distribution models: How adding distance constraints
 2231 can improve model accuracy. Ecological Modelling 431:109180.
 2232 <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2020.109180>.

2233 Montecino V, Lange CB (2009) The Humboldt Current System: Ecosystem
 2234 components and processes, fisheries, and sediment studies. Progress in
 2235 Oceanography 83:65–79. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2009.07.041>.

2236 Nathan SA, Leckie RM (2009) Early history of the Western Pacific Warm Pool
 2237 during the middle to late Miocene (~ 13.2–5.8 Ma): Role of sea-level change
 2238 and implications for equatorial circulation. Palaeogeography,
 2239 Palaeoclimatology, Palaeoecology 274:140–159.
 2240 <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2009.01.007>.

2241 Neumann H, Boois I de, Kröncke I, Reiss H (2013) Climate change facilitated
 2242 range expansion of the non-native angular crab *Goneplax rhomboides* into the
 2243 North Sea. Marine Ecology Progress Series 484:143–153.
 2244 <https://doi.org/10.3354/meps10299>.

2245 Newman WA, Bauer RT (2004) Protandric Simultaneous Hermaphroditism in the
 2246 Marine Shrimp *Lysmata californica* (Caridea: Hippolytidae). *Journal of*
 2247 *Crustacean Biology* 24:131–139. <https://doi.org/10.1651/C-2426>.

 2248 Okuno J, Fiedler GC (2010) *Lysmata lipkei*, a new species of peppermint shrimp
 2249 (Decapoda, Hippolytidae) from warm temperate and subtropical waters of
 2250 Japan. In: *Studies on Malacostraca: Lipke Bijdeley Holthuis Memorial Volume*.
 2251 Brill, p 597–610. https://doi.org/10.1163/9789047427759_042.

 2252 Pachelle PPG, Anker A, Mendes CB, Bezerra LEA (2016) Decapod crustaceans
 2253 from the state of Ceará, northeastern Brazil: an updated checklist of marine
 2254 and estuarine species, with 23 new records. *Zootaxa* 4131:1–63.
 2255 <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4789.1.2>.

 2256 Perry AL, Low PJ, Ellis JR, Reynolds JD (2005) Climate change and distribution
 2257 shifts in marine fishes. *science* 308:1912–1915.
 2258 <https://doi.org/10.1126/science.1111322>

 2259 Pessoa da Silva F, De Marco Júnior P (2023) The role of protected areas in
 2260 safeguarding bat diversity in Brazil. *Biodivers Conserv* 32:2909–2924.
 2261 <https://doi.org/10.1007/s10531-023-02635-6>

 2262 Peterson AT (2006) Uses and requirements of ecological niche models and
 2263 related distributional models. *Biodiversity informatics* 3.
 2264 <https://doi.org/10.17161/bi.v3i0.29>.

 2265 Peterson AT, Soberón J (2012) Species distribution modeling and ecological
 2266 niche modeling: getting the concepts right. *Natureza & Conservação* 10:102–
 2267 107. <http://dx.doi.org/10.4322/natcon.2012.019>

2268 Phillips SJ, Anderson RP, Dudík M, Schapire RE, Blair ME (2017) Opening the
 2269 black box: an open-source release of Maxent. *Ecography* 40:887–893.
 2270 <https://doi.org/10.1111/ecog.03049>.

2271 Pinaud D, Weimerskirch H (2005) Scale-dependent habitat use in a long-ranging
 2272 central place predator. *Journal of Animal Ecology* 74:852–863.
 2273 <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2005.00984.x>.

2274 Pires-Vanin A, Matsuura Y (1993) Estrutura e função do ecossistema de
 2275 plataforma continental da região de Ubatuba, Estado de São Paulo: uma
 2276 introdução. *Publicação Especial do Instituto Oceanográfico Universidade de*
 2277 *Sao Paulo*:1–8.

2278 Poloczanska ES, Brown CJ, Sydeman WJ, Kiessling W, Schoeman DS, Moore
 2279 PJ, Brander K, Bruno JF, Buckley LB, Burrows MT, others (2013) Global
 2280 imprint of climate change on marine life. *Nature Climate Change* 3:919–925.
 2281 <https://doi.org/10.1038/nclimate1958>.

2282 Prakash S, Baeza JA (2017) A new species of *Lysmata* Risso, 1816 (Crustacea,
 2283 Decapoda, Lysmatidae) from the Gulf of Mexico. *Zootaxa* 4363:576–582.
 2284 <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4363.4.10>.

2285 Rhyne AL, Calado R, Dos Santos A (2012) *Lysmata jundalini*, a new peppermint
 2286 shrimp (Decapoda, Caridea, Hippolytidae) from the Western Atlantic. *Zootaxa*
 2287 3579:71–79. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3579.1.4>.

2288 Rhyne AL, Lin J (2006) A western Atlantic peppermint shrimp complex:
 2289 redescription of *Lysmata wurdemanni*, description of four new species, and
 2290 remarks on *Lysmata rathbunae* (Crustacea: Decapoda: Hippolytidae).
 2291 *BULLETIN OF MARINE SCIENCE* 79:44.

2292 Rivadeneira MM, Poore GC, Poore G, Thiel M (2020) Latitudinal gradient of
 2293 diversity of marine crustaceans: towards a synthesis. The natural history of the
 2294 crustacea 8:389–413.

2295 Roberts DR, Bahn V, Ciuti S, Boyce MS, Elith J, Guillera-Arroita G, Hauenstein
 2296 S, Lahoz-Monfort JJ, Schröder B, Thuiller W, Warton DI, Wintle BA, Hartig F,
 2297 Dormann CF (2017) Cross-validation strategies for data with temporal, spatial,
 2298 hierarchical, or phylogenetic structure. *Ecography* 40:913–929.
 2299 <https://doi.org/10.1111/ecog.02881>.

2300 Robinson L, Elith J, Hobday A, Pearson R, Kendall B, Possingham H, Richardson
 2301 A (2011) Pushing the limits in marine species distribution modelling: lessons
 2302 from the land present challenges and opportunities. *Global Ecology and*
 2303 *Biogeography* 20:789–802. [https://doi.org/10.1111/j.1466-](https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2010.00636.x)
 2304 [8238.2010.00636.x](https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2010.00636.x).

2305 Robinson NM, Nelson WA, Costello MJ, Sutherland JE, Lundquist CJ (2017) A
 2306 systematic review of marine-based species distribution models (SDMs) with
 2307 recommendations for best practice. *Frontiers in Marine Science* 4:421.
 2308 <https://doi.org/10.3389/fmars.2017.00421>.

2309 Sastry A, Vernberg F, Vernberg W (1983) Ecological aspects of reproduction.
 2310 *The biology of Crustacea* 8:179–270.

2311 Shcheglovitova M, Anderson RP (2013) Estimating optimal complexity for
 2312 ecological niche models: A jackknife approach for species with small sample
 2313 sizes. *Ecological Modelling* 269:9–17.
 2314 <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2013.08.011>.

2315 Simoes Ph.D. N (2019) Revisión de la Biología, Alimentación y Reproducción de
 2316 Camarones Ornamentales de la Península de Yucatán, México (Crustacea:
 2317 Decapoda: Caridae). Avances en Nutrición Acuicola.

2318 Soberón J, Osorio-Olvera L, Peterson T (2017) Diferencias conceptuales entre
 2319 modelación de nichos y modelación de áreas de distribución. Revista
 2320 mexicana de biodiversidad 88:437–441.
 2321 <https://doi.org/10.1016/j.rmb.2017.03.011>.

2322 Soledade GO, Baeza JA, Boehs G, Simões SM, Souza Santos P, Caetano da
 2323 Costa R, Almeida AO (2013) A Precautionary Tale When Describing Species
 2324 in a World of Invaders: Morphology, Coloration and Genetics Demonstrate that
 2325 *Lysmata rauli* is not a new species endemic to Brazil but a Junior Synonym of
 2326 the Indo-Pacific *L. vittata*. Journal of Crustacean Biology 33:66–77.
 2327 <https://doi.org/10.1163/1937240X-00002122>.

2328 Spalding MD, Fox HE, Allen GR, Davidson N, Ferdaña ZA, Finlayson M, Halpern
 2329 BS, Jorge MA, Lombana A, Lourie SA, Martin KD, McManus E, Molnar J,
 2330 Recchia CA, Robertson J (2007) Marine Ecoregions of the World: A
 2331 Bioregionalization of Coastal and Shelf Areas. BioScience 57:573–
 2332 583. <https://doi.org/10.1641/B570707>.

2333 Stramma L, Steele J, Thorpe S, Turekian K (2001) Current systems in the Atlantic
 2334 Ocean. Ocean Currents:3–12.

2335 Tittensor DP, Mora C, Jetz W, Lotze HK, Ricard D, Berghe EV, Worm B (2010)
 2336 Global patterns and predictors of marine biodiversity across taxa. Nature
 2337 466:1098–1101. <https://doi.org/10.1038/nature09329>.

2338 Torres LG, Sutton PJH, Thompson DR, Delord K, Weimerskirch H, Sagar PM,
 2339 Sommer E, Dilley BJ, Ryan PG, Phillips RA (2015) Poor Transferability of
 2340 Species Distribution Models for a Pelagic Predator, the Grey Petrel, Indicates
 2341 Contrasting Habitat Preferences across Ocean Basins. PLOS ONE
 2342 10:e0120014. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0120014>.

2343 Tyberghein L, Verbruggen H, Pauly K, Troupin C, Mineur F, De Clerck O (2012)
 2344 Bio-ORACLE: a global environmental dataset for marine species distribution
 2345 modelling. Global Ecology and Biogeography 21:272–281.
 2346 <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2011.00656.x>.

2347 Uden DR, Allen CR, Angeler DG, Corral L, Fricke KA (2015) Adaptive invasive
 2348 species distribution models: a framework for modeling incipient invasions. Biol
 2349 Invasions 17:2831–2850. <https://doi.org/10.1007/s10530-015-0914-3>

2350 Valentine JW (2009) Overview of Marine Biodiversity. In: Marine Macroecology.
 2351 Witman JD, Roy K (eds) University of Chicago Press, p 0.
 2352 <https://doi.org/10.7208/chicago/9780226904146.003.0001>.

2353 Valentine JW, Jablonski D (2010) Origins of marine patterns of biodiversity: some
 2354 correlates and applications. Palaeontology 53:1203–1210.
 2355 <https://doi.org/10.1111/j.1475-4983.2010.01005.x>.

2356 Varela S, Anderson RP, García-Valdés R, Fernández-González F (2014)
 2357 Environmental filters reduce the effects of sampling bias and improve
 2358 predictions of ecological niche models. Ecography 37:1084–1091.
 2359 <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.00441.x>.

2360 Vaughan DB, Grutter AS, Costello MJ, Hutson KS (2017) Cleaner fishes and
 2361 shrimp diversity and a re-evaluation of cleaning symbioses. *Fish Fish* 18:698–
 2362 716. <https://doi.org/10.1111/faf.12198>.

2363 Velazco SJE, Villalobos F, Galvão F, De Marco Júnior P (2019) A dark scenario
 2364 for Cerrado plant species: Effects of future climate, land use and protected
 2365 areas ineffectiveness. *Diversity and Distributions* 25:660–673.
 2366 <https://doi.org/10.1111/ddi.12886>.

2367 Wang Y, Zhongli S (2018) Description of two new species of *Lysmata* Risso, 1816
 2368 (Decapoda, Lysmatidae) from the China seas, with remarks on *Lysmata vittata*
 2369 (Stimpson 1860). *Zootaxa* 4392:28. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4392.1.2>.

2370 Wicksten MK (2000) A new species of *Lysmata* (Caridea, Hippolytidae) from the
 2371 Eastern Pacific. *Crustaceana* 73:207–213.

2372 Wicksten MK (1995) Associations of Fishes and Their Cleaners on Coral Reefs
 2373 of Bonaire, Netherlands Antilles. *Copeia* 1995:477–481.
 2374 <https://doi.org/10.2307/1446914>.

2375 Wood AM, Ramos MIF, Whatley RC (1999) The palaeozoogeography of
 2376 Oligocene to Recent marine Ostracoda from the Neotropics (mid- and South
 2377 America) and Antarctica. *Marine Micropaleontology* 37:345–364.
 2378 [https://doi.org/10.1016/S0377-8398\(99\)00024-9](https://doi.org/10.1016/S0377-8398(99)00024-9).

2379 Yan X-H, Ho C-R, Zheng Q, Klemas V (1992) Temperature and size variabilities
 2380 of the Western Pacific Warm Pool. *Science* 258:1643–1645.
 2381 <https://doi.org/10.1126/science.258.5088.1643>.

2382 Yasuhara M, Danovaro R (2016) Temperature impacts on deep-sea biodiversity.
2383 Biological Reviews 91:275–287.
2384 <https://doi.org/10.1126/science.258.5088.1643>.
2385

2386

2387 4. Capítulo 3: Há predomínio da conservação de nicho entre Lysmatidae?

2388

2389 **Resumo**

2390 A diversificação de linhagens em diversos táxons está frequentemente
2391 associada a divergências em relação ao nicho ancestral das espécies.
2392 Buscamos compreender como a dinâmica dos nichos da família Lysmatidae está
2393 associada aos padrões evolutivos e de distribuição do grupo e como as variáveis
2394 ambientais explicam a separação dos nichos das espécies. Para isso,
2395 construímos modelos de nichos, que foram sobrepostos par a par, com o intuito
2396 de avaliar se eles divergiam ou se conservavam. Como a família apresenta
2397 várias espécies com ampla tolerância térmica, ocupando desde ambientes
2398 tropicais até subtropicais e temperados, como *Lysmata vittata*, *L. wurdemanni* e
2399 *L. pedersenii*, esperava-se que a família não corroborasse a hipótese de
2400 conservação de nicho filogenético, e que as espécies tivessem se especializado
2401 em diferentes nichos térmicos.. Os resultados indicaram que as variáveis que
2402 mais contribuíram na separação dos nichos elaborados foram temperatura,
2403 salinidade e riqueza de corais. O subgrupo analisado tendeu a conservar o nicho
2404 em 70,77% dos casos. Ao avaliar o padrão espacial na escala de províncias,
2405 observamos que a família apresenta tanto casos de simpatria quanto alopatria e
2406 a evidência de processos de especiação ecológica e não ecológica. O estudo
2407 confirma parcialmente a hipótese de conservadorismo de nicho em Lysmatidae,
2408 demonstra a relevância das vicariâncias geográficas nos padrões evolutivos da
2409 família, suscitando a necessidade de avaliação filogenética com datação, que
2410 permitam uma associação entre os eventos históricos e os padrões de dinâmica
2411 de nicho aqui observados. Além disso, a influência da temperatura e da riqueza

2412 de corais na estruturação dos nichos de Lysmatidae, reforça a possibilidade da
2413 família ser sensível às mudanças climáticas atuais, que elevam as temperaturas
2414 marinhas e reduzem a biodiversidade de corais e habitats disponíveis.

2415 **Palavras-chave:** carídeos, divergência de nicho, processos de especiação,
2416 nicho ecológico.

2417 **4.1. Introdução**

2418 A compreensão de como as espécies fazem uso dos recursos em
2419 diferentes escalas geográficas e temporais é fundamental para explicar os
2420 padrões de diversidade (Carscadden et al. 2020). Uma vez que o nicho descreve
2421 a forma como uma espécie se relaciona com o ambiente e as condições que
2422 possibilitam sua existência (Grinnell 1917, Hutchinson 1957), a dinâmica do
2423 nicho reflete como as espécies se adaptam ou não às alterações ambientais,
2424 oportunidades evolutivas e pode estar relacionada com os diferentes modos de
2425 especiação (Peterson et al. 2011, Carscadden et al. 2020).

2426 Os processos que levam à especiação acontecem de diferentes formas
2427 e são consequência da maneira que as populações divergentes estão
2428 distribuídas no espaço e se essa distribuição interfere no fluxo gênico entre elas
2429 (Wiens 2004, Papadopoulos et al. 2011). Conforme são definidos os cenários que
2430 promovem o isolamento e a característica da barreira entre populações (física
2431 ou ecológica), é possível classificar os modos de especiação a que as espécies
2432 foram submetidas, suas diferentes taxas de extinção/especiação e em que grau
2433 seus nichos divergem ou se assemelham (Wiens & Graham 2005, Nosil 2007).

2434 Considerando os avanços metodológicos das últimas décadas, que
2435 aprimoraram técnicas de estudo molecular, calibração de árvores filogenéticas e

2436 comparação de modelos de nicho ecológico (Wiens & Graham 2005, Pearman
2437 et al. 2014, Brown & Carnaval 2019), avanços tem sido alcançados a respeito
2438 dos processos que causam a especiação. A especiação pode estar relacionada
2439 a padrões alopátricos de distribuição das populações e à presença de uma
2440 barreira, seja ela ambiental ou ecológica (Wiens 2004). Os padrões de
2441 distribuição podem ser gerados por vicariância (Mansion et al. 2009), extinção
2442 de populações em zonas intermediárias (Wiens 2004) ou migração para regiões
2443 isoladas (Hertwig et al. 2013, Burbrink et al. 2019, Torres-Cambas et al. 2019).

2444 Nas vicariâncias geográficas ocorre o isolamento espacial das
2445 populações e a especiação é consequência da interrupção de fluxo gênico
2446 (Wiens 2004). Já nas vicariâncias ecogeográficas, a especiação é inicialmente
2447 impulsionada pelo aparecimento de uma barreira geográfica, que promove
2448 alterações ambientais locais (Wiens 2004). A partir dessa nova configuração
2449 espacial e ambiental, ocorre uma adaptação secundária das espécies (Wiens
2450 2004, Rundle & Nosil 2005, Schluter & Conte 2009) e as características são
2451 submetidas a seleções divergentes.

2452 Também é possível que o isolamento das populações seja causado por
2453 questões ecológica, quando as mudanças ambientais geram zonas com
2454 condições desfavoráveis para a existência da população, promovendo a
2455 interrupção do fluxo gênico entre as populações que permaneceram na região
2456 desfavorável e as que saíram (Crisp et al. 2011). É possível ainda que o processo
2457 de especiação não seja causado por vicariância, mas como consequência da
2458 dispersão e surgimento de longas distâncias entre duas populações e
2459 interrupção de fluxo gênico (Crisp et al. 2011).

2460 Os processos de especiação relacionados à simpatria, também são
2461 aceitos pela comunidade científica (Via 2001, Papadopulos et al. 2011, Servedio
2462 et al. 2011) e podem acontecer como resultado da vicariância ecológica, quando
2463 há alteração dos limites de distribuição das espécies, suas características
2464 fenotípicas e diversidade funcional, sem que exista uma barreira geográfica
2465 (Sexton et al. 2009). Essas modificações são submetidas aos eventos de seleção
2466 natural divergente, que culminam em isolamento reprodutivo e consequente
2467 especiação ecológica (Schluter 2001, 2009, Schluter & Conte 2009, Nosil &
2468 Flaxman 2011). Também podem ocorrer por ordem de mutação, quando
2469 diferentes mutações são fixadas em diferentes populações submetidas às
2470 mesmas pressões ambientais (Schluter 2001), sem que haja variação ambiental
2471 identificada que possa atuar como pressão seletiva e divergente.

2472 Independente do padrão espacial das especiações, o estabelecimento
2473 do papel relativo do conservadorismo de nicho entre espécies irmãs é
2474 fundamental para compreensão dos processos de diversificação em grupos
2475 megadiversos (Kozak & Wiens 2006). Chamamos de conservadorismo de nicho
2476 filogenético a tendência das linhagens conservarem suas características
2477 compartilhadas de nicho ao longo dos eventos de especiação ou tempo
2478 evolutivo.

2479 Os modelos de nicho ecológico – MNE propostos por Soberón (2007) e
2480 Peterson et al. (2011), utilizam o conceito de nicho de Hutchinson (1957) e
2481 quando associados às ferramentas de análise filogenética tornaram-se uma
2482 alternativa viável para compreensão dos papéis relativos de diferentes
2483 processos de especiação na distribuição das espécies (Wiens & Graham 2005).
2484 As áreas de ocorrência das espécies passam a ser manifestações de seus

2485 nichos realizados ao longo do tempo evolutivo (Brown & Carnaval 2019),
2486 enquanto a diferença na ocupação dos espaços ambientais é um reflexo das
2487 diferentes histórias de vida, interações bióticas e condições ambientais (Brown
2488 & Carnaval 2019). Com a metodologia de sobreposição de nichos proposta por
2489 Brown & Carnaval (2019), é possível modelar os espaços ambientais utilizados
2490 por pares de espécies, compará-los e compreender a dinâmica dos nichos, ou
2491 seja, se as espécies divergem ou conservam seus nichos ao longo de seus
2492 processos evolutivos.

2493 A família Lysmatidae possui grande diversidade de espécies entre o
2494 grupo dos carídeos, com 51 espécies descritas para o gênero *Lysmata* Risso
2495 (1816), quatro espécies para *Exhippolysmata*, Stebbing (1915) (Baeza et al.
2496 2009, Baeza 2010a). Conta ainda com mais dois gêneros mono-específicos
2497 *Lysmatella* Borradaile (1915) e *Mimocaris* Nobili (1903) (De Grave & Fransen
2498 2011). A família apresenta ampla distribuição geográfica, com maior diversidade
2499 encontrada nas regiões Indo-Pacífico Central e oceano Atlântico (Calixto-Cunha,
2500 2024 no prelo) , ocupando desde costões rochosos e fundos não consolidados
2501 de mares temperados e quentes, até recifes de corais de regiões tropicais
2502 (Debelius 2001, Baeza et al. 2009, Barros-Alves et al. 2016, De Grave & Anker
2503 2018, Giraldes et al. 2018). Duas estratégias de coloração, sendo uma críptica,
2504 com indivíduos predominantemente avermelhados, garantindo uma camuflagem
2505 eficaz em ambientes escuros e/ou mais profundos (Rhyne & Lin 2006), e outra
2506 aposemática, em indivíduos que apresentam relações simbióticas com esponjas
2507 e peixes em recifes de coral (Limbaugh et al. 1961, Rhyne & Lin 2006).

2508 Também são reconhecidos dois estilos de vida, o primeiro relacionado a
2509 ambientes subtropicais, com grandes adensamentos populacionais e estilo de

2510 vida livre (Newman & Bauer 2004, Baeza 2006, Baeza et al. 2009), como é o
2511 caso de *L. wurdemanni* (Baeza et al. 2009). Um segundo estilo de vida está mais
2512 frequentemente associado a ambientes tropicais, com baixo adensamento
2513 populacional (com ocorrência em pares) na região infralitorânea, apresentando
2514 ou não relações simbióticas com anêmonas, como e o caso de *L. pedersenii*
2515 (Baeza 2010b), e com peixes como *L. amboinensis*, *L. grabhami* e *L. debelius*
2516 (Baeza et al. 2009). Essa variedade de adaptações suscita a oportunidade de
2517 estudo dos efeitos do ambiente na evolução dos traços comportamentais,
2518 permitindo que os gêneros possam ser investigados como importantes modelos
2519 evolutivos na compreensão dos padrões de especiação e distribuição de
2520 organismos no ecossistema marinho.

2521 Diante do exposto, nos propusemos a avaliar se entre os Lysmatidae é
2522 corroborada a hipótese de conservadorismo filogenético de nicho, que sugere
2523 uma tendência das linhagens manterem seu nicho ecológico ancestral por meio
2524 de eventos de especiação (Harvey & Pagel 1991). Também buscamos
2525 compreender como as variáveis ambientais estão relacionadas com os padrões
2526 de sobreposição e divergência de nicho da família Lysmatidae nas regiões com
2527 maior diversidade de espécies. Esperávamos encontrar (1) uma tendência na
2528 família para o conservadorismo de nicho, com maior frequência de indícios de
2529 especiações resultantes de casos de vicariância geográfica para espécies com
2530 padrão alopátrico, uma vez que populações separadas em paisagens
2531 heterogêneas tendem a encontrar habitats distintos para colonizar (Graham et
2532 al. 2004, Wiens 2004, Ackerly et al. 2006) e por ordem de mutação nos casos de
2533 espécies simpátricas, já que as populações estariam submetidas às mesmas
2534 pressões ambientais (Schluter 2001); (2) uma forte influência da temperatura,

salinidade, batimetria e riqueza de corais na composição dos nichos realizados das espécies estudadas, uma vez que essas variáveis foram as que mais contribuíram para os modelos de distribuição elaborados no capítulo 2;

4.2. Materiais e Métodos

Os dados de distribuição global das espécies foram obtidos a partir de revisões bibliográficas (Bruce 1983, Wicksten 2000, Anker & Baeza 2009, Baeza et al. 2009, 2010, Okuno & Fiedler 2010, Rhyne et al. 2012, Gan & Li 2016b, Barros-Alves et al. 2016, Pachellet et al. 2020, Ashrafi et al. 2021, Aguilar et al. 2022, Guéron et al. 2022) e dos bancos de dados Global Biodiversity Information Facility (GBIF, <http://www.gbif.org>) (fevereiro, 2024) e Ocean Biodiversity Information System (OBIS; <https://obis.org/>) (fevereiro, 2024) por meio do pacote “spocc” (Chamberlain 2021). As ocorrências foram padronizadas para a mesma resolução das variáveis preditoras obtidas no banco de dados Bio-Oracle (<http://bio-oracle.org/>, acessado em: 25 de maio de 2020, versão 2.1) (Tyberghein et al. 2012, Assis et al. 2018), Lista Vermelha da IUCN (www.iucnredlist.org, acessado em: 16 de junho de 2022) e do National Center of Ecological Analysis and Synthesis (NCEAS; <https://www.nceas.ucsb.edu/>). Os registros foram avaliados quanto a possíveis erros de georreferenciamento e incongruências taxonômicas e todos os dados com coordenadas geográficas incompletas foram removidos. Para as espécies *Lysmata vittata* e *L. rauli*, foram consideradas apenas as ocorrências de áreas nativas como propuseram Aguilar et al. (2022) e Guéron et al. (2022), respectivamente.

Considerando as 58 espécies descritas para a família Lysamtidæ e validadas pelo World Register of Marine Species – WoRMs (Ahyong et al. 2024,

2560 acessado em: 19 de março de 2024), 26 pares apresentaram o mínimo de cinco
2561 pontos de ocorrência exigidos pela pacote “humboldt”. Foi formada uma matriz
2562 de combinação com 316 pares de espécies para a análise de sobreposição.

2563 Para caracterizar parcialmente o espaço ambiental das espécies de
2564 Lysmatidae, escolhemos as variáveis com maior importância para os modelos
2565 de distribuição de espécies elaborados por Calixto-Cunha et al. (2024 no prelo).
2566 São elas: índice de impacto antropogênico, batimetria, riqueza de corais,
2567 salinidade (média e amplitude), temperatura (média e amplitude). Utilizamos a
2568 delimitação de províncias e ecorregiões marinhas de Spalding et al. (2007) para
2569 delimitar as áreas de background e reduzir a dimensionalidade das áreas
2570 modeladas. Quando os espaços ambientais não apresentavam pelo menos 5
2571 pontos de ocorrência para cada espécie avaliada, a análise de sobreposição não
2572 era possível (Brown & Carnaval 2019). De todo nosso conjunto de dados, 56
2573 pares de espécies não puderam ser sobrepostos por falta de ponto de
2574 ocorrências nos espaços ambientais criados.

2575 Para elaboração e sobreposição dos nichos utilizamos o pacote
2576 “humboldt” (Brown & Carnaval 2019) e o software RStudio (version 4.3.2).
2577 Primeiro caracterizamos o espaço ambiental (espaço-E) como dois eixos de uma
2578 análise de componentes principais (PC1 e PC2) (Brown & Carnaval 2019). Esses
2579 eixos são formados a partir da relação encontrada entre as ocorrências das
2580 espécies e as variáveis ambientais selecionadas. Os eixos PC1 e PC2 passam
2581 a ser nossas variáveis bioclimáticas (Brown & Carnaval 2019).

2582 Para criar a superfície contínua do espaço-E ocupada pelas espécies,
2583 usamos a função de densidade Kernel (kern.smooth= 1), com resolução de
2584 grade de 100 x 100 (R), a partir dos valores de PC 1 e PC 2 (Broennimann et al.

2585 2012). Em seguida, foram elaborados os nichos considerando todo o espaço
2586 ambiental ocupado e apenas o espaço ambiental análogo a cada dois pares de
2587 espécies (Brown & Carnaval 2019). A sobreposição dos nichos no espaço
2588 ambiental total é avaliada pelo teste de sobreposição de nicho (NOT), enquanto
2589 no espaço ambiental análogo, pelo teste de divergência de nicho (NDT) (Brown
2590 & Carnaval 2019).

2591 Os testes de sobreposição utilizam o índice D de Schoener como
2592 métrica. Ele atribui valores de sobreposição entre 0 (sugerindo ausência de
2593 sobreposição) e 1 (sobreposição total) (Rödder & Engler 2011). Para avaliar a
2594 significância ($\alpha = 0,05$) da métrica de sobreposição D de Schoener, são
2595 realizadas estatísticas de randomização com 100 repetições para cada teste
2596 (NOT/NDT), denominadas teste de equivalência e teste de background. A
2597 interpretação dos resultados obedeceu a chave proposta por Brown & Carnaval
2598 (2019) (Tabela 1).

2599 **Tabela 1:** Interpretações possíveis conforme cada arranjo de resultados para os testes de sobreposição e divergência de nicho
 2600 (NOT e NDT, respectivamente).

2601 Fonte: Adaptado de Brown and Carnaval (2019). Legendas: **: significativo; NS: não significativo

Teste de sobreposição de nicho - NOT		Teste de divergência de Nicho - NDT		Interpretação
Equivalência	Background	Equivalência	Background	
**	** or NS	**	** or NS	Forte evidência de que os nichos das espécies divergiram*
**	** or NS	ausência de sobreposição	-	Forte evidência de que os nichos das espécies divergiram*
NS	**	**	**	Os nichos das espécies divergiram ; no entanto, não há diferenças significativas quando se olha para a distribuição total. Normalmente, esse resultado sugere que a relação no NDT é marginalmente significativa ($0,05 < P < 0,1$).
**	**	NS	**	Isso apoia a hipótese de que seus nichos atuais não são equivalentes . No entanto, esses resultados não sustentam que a hipótese seja resultado de uma evolução divergente; em vez disso, as diferenças são simplesmente o resultado de diferentes acessos aos ambientes.
NS	NS	**	** or NS	Evidência de que os nichos das espécies divergiram* . A insignificância das duas estatísticas em NOT deixa a análise inconclusiva. A estatística NOT Background sugere que o espaço-E disponível é semelhante a uma ou ambas as distribuições. Poder limitado de detecção de diferença
**	** or NS	NS	NS	Isso apoia a hipótese de que seus nichos atuais não são equivalentes . No entanto, esses resultados não sustentam que a hipótese seja resultado de uma evolução divergente; em vez disso, as diferenças são simplesmente o resultado de diferentes acessos aos ambientes.
NS	NS	NS	NS	Esses resultados são inconclusivos , mas sugerem que os nichos são equivalentes. No entanto, isso pode ser resultado de um limitado espaço-E disponível em ambas as distribuições.
NS	**	NS	**	Forte evidência de que os nichos são equivalentes

2602 Para definição das espécies irmãs, utilizamos como referência a
2603 filogenia de (Aguilar et al. 2022) (Figura 1). Tal filogenia indica ainda que
2604 *Exhippolysmata ensirostris* estaria mais próxima de *Mimocaris heterocarpoides*
2605 que de outras espécies de *Lysmata*. Logo, consideramos também a filogenia de
2606 Baeza e Fuentes (2013) que apresenta *E. ensirostris* e *E. oplophoroides* como
2607 espécies irmãs, assim como apresentam Alves et al. (2018) e Santos et al.
2608 (2021). Em seguida, foi avaliado o padrão de distribuição de todos os pares de
2609 espécies estudados, ou seja, se eles coocorriam em pelo menos uma província
2610 marinha (simpatria) ou não (alopatria) (Spalding et al. 2007). A escolha da escala
2611 de província se deu por ela representar grandes áreas definidas pela presença
2612 de uma biota diversa que compartilha alguma coesão ao longo do tempo
2613 evolutivo (Spalding et al. 2007). Sob o ponto de vista ecológico, as províncias
2614 seriam unidades coesas, capazes de abranger a história de vida mais ampla de
2615 vários taxa, sejam eles espécies móveis ou dispersivas (Spalding et al. 2007).

2616 Por fim, para identificação dos prováveis processos de especiação que
2617 ocorreram na família Lysmatidae, caracterizamos os diferentes modos de
2618 especiação (Figura 2), conforme os padrões espaciais (alopátrico/simpátrico) e
2619 dinâmica de nicho (divergência/conservadorismo) (Via 2001, Crisp et al. 2011,
2620 Papadopoulos et al. 2011, Servedio et al. 2011, Rincón-Barrado et al. 2021).

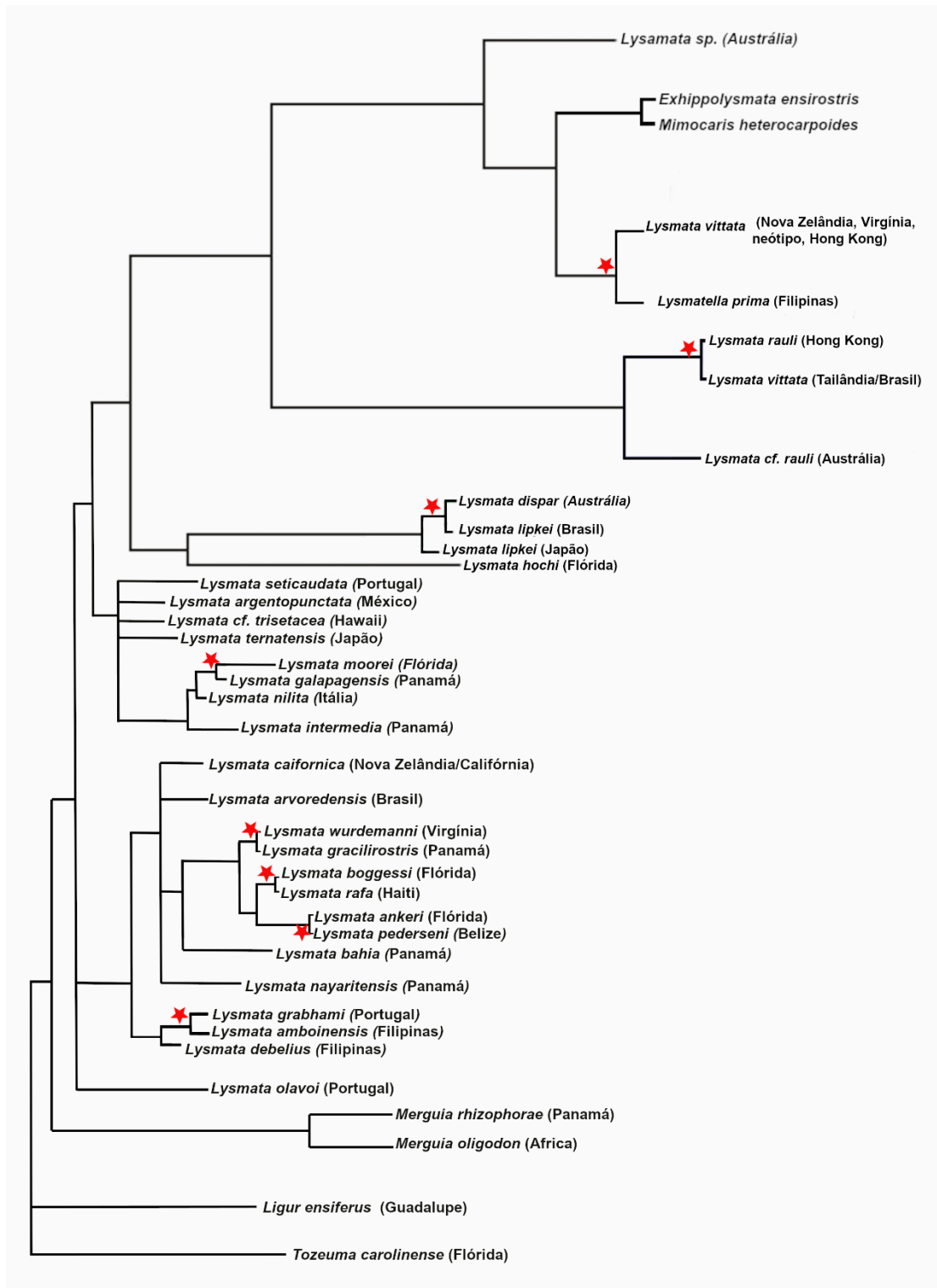
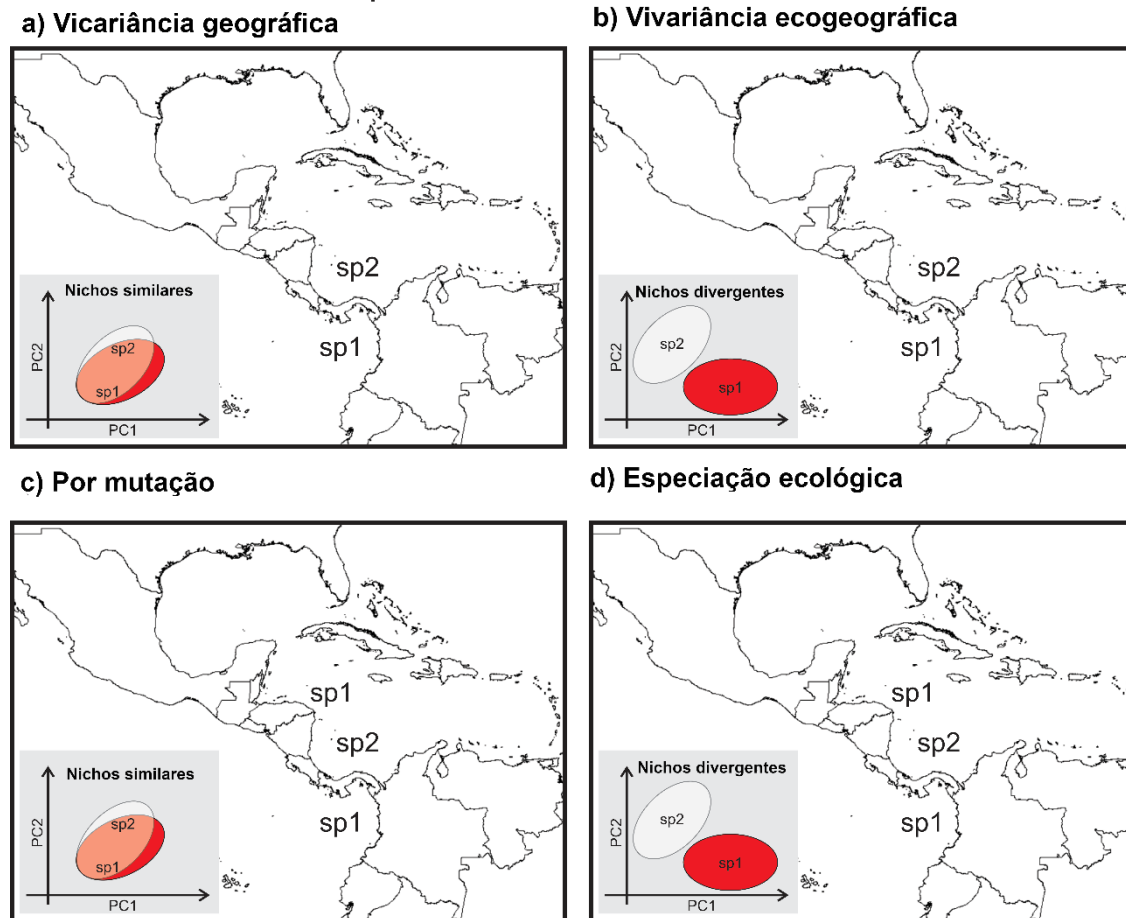


Figura 1- Filogenia da família Lysmatidae, adaptada de Aguilar et al. (2022).
 Legenda: Estrelas vermelhas indicam os pares de espécies irmãs.

2624



2625

2626

2627

2628

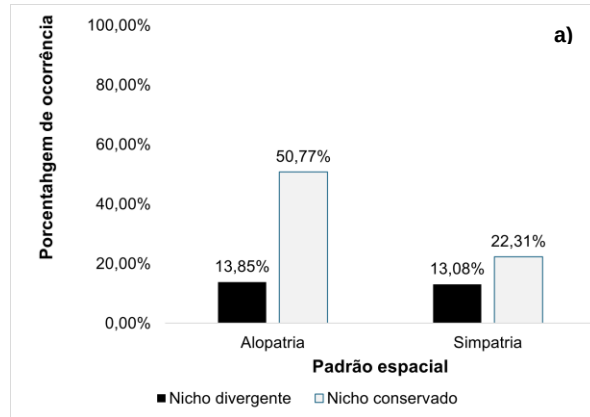
Figura 2 - Modos de especiação conforme padrões espaciais e dinâmica de nicho. **Legendas:** sp1 e sp2 representam os pares de espécies em análise, PC1 e PC2: eixos da análise de componentes principais que caracterizam o espaço ambiental (espaço E).

4.3. Resultados

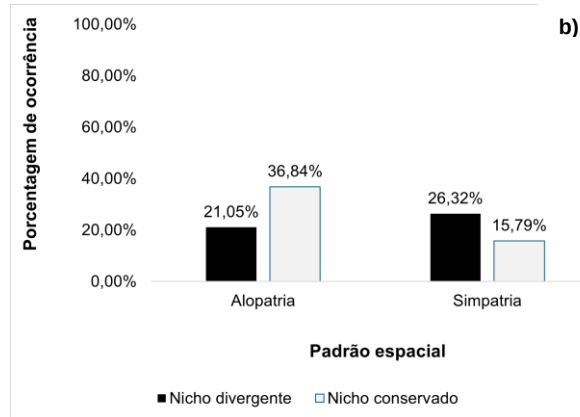
Em relação ao padrão espacial da família Lysmatidae, 64,86% das comparações apresentaram alopatria enquanto 35,14% simpatria (Figura 3a). Tanto espécies alopátricas quanto simpátricas tenderam a conservar seus nichos (Figura 3a). Entre as espécies irmãs, essa proporção também se mantém. Os pares de espécies alopátricas representaram 80,00% das comparações e 75,00% delas conservaram seus nichos (Quadro1, Figura 4, 5, 6 e 7). Foi encontrado apenas um caso de espécie simpátrica (Figura 8), com conservação de nicho (Quadro 1).

Na região do reino Indo-Pacífico Central, 57,89% das comparações apresentaram alopatria, enquanto 42,11% simpatria (Figura 3b). Somente as espécies alopátricas apresentaram maior proporção de conservadorismo de seus nichos (Figura 3b). No oceano Atlântico, observamos que há predomínio de casos de simpatria (79,54% das comparações) (Figura 3c) e predomínio de conservadorismo de nicho (65,91%) tanto entre espécies alopátricas, quanto simpátricas (Figura 3c).

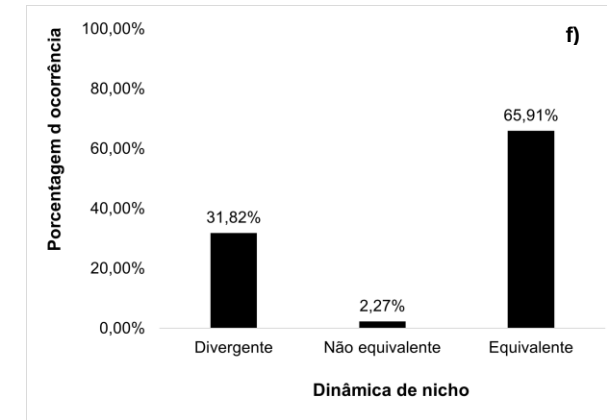
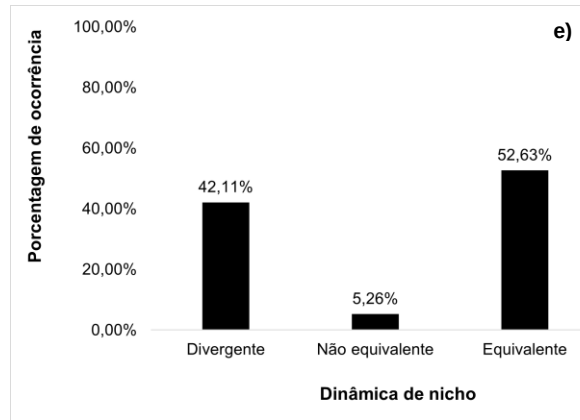
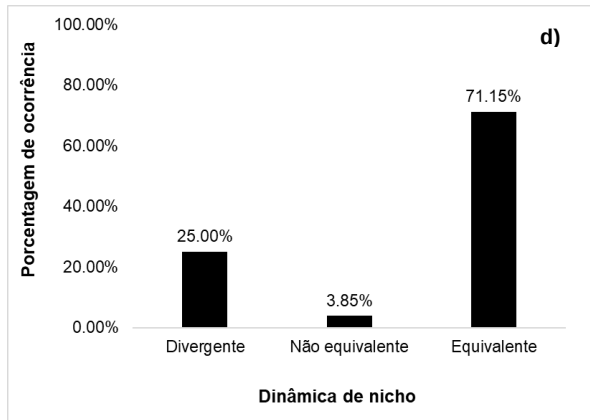
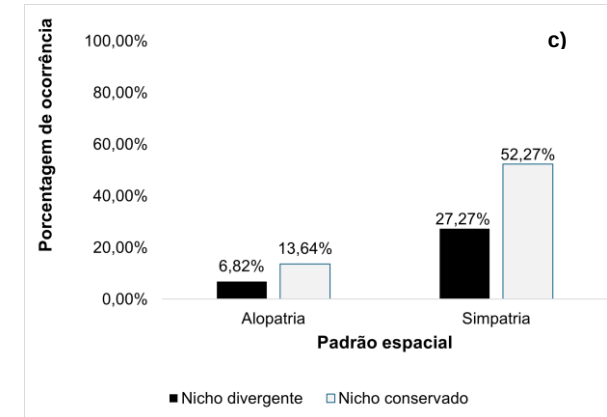
Padrão global Lysmatidae

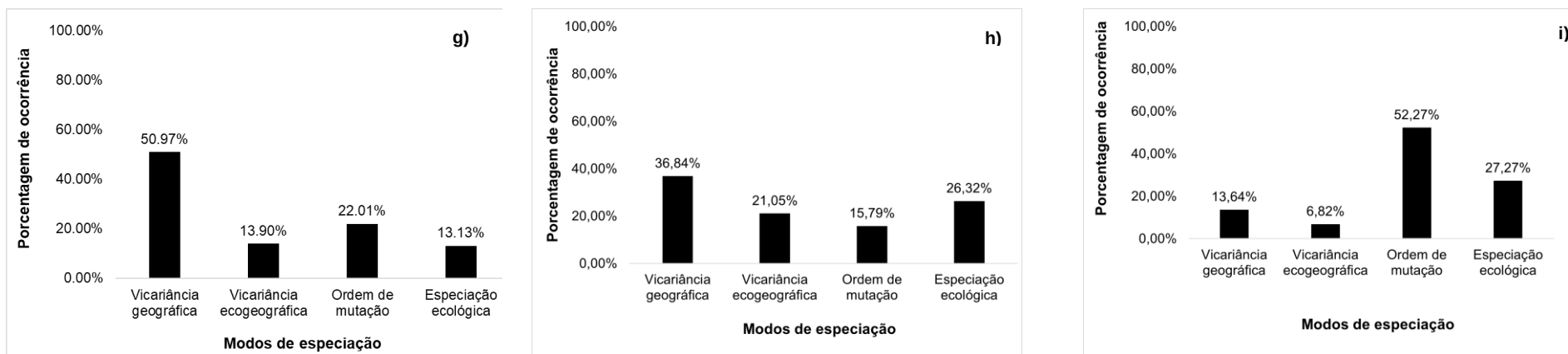


Espécies endêmicas CIP



Espécies endêmicas do Atlântico





2646 **Figura 3** - Padrões de evolução de nicho e mecanismos de especiação encontrados para família Lysmatidae, no contexto global
 2647 e para espécies endêmicas do oceano Atlântico e reino Indo Pacífico-Central.

2648

2649 **Quadro 1:** Padrões de evolução de nicho e mecanismo de especiação observados para espécies irmãs da família Lysmatidae.

Espécie 1	Espécie 2	Nicho	Províncias comuns	Mecanismo de especiação
<i>E. ensirostris</i>	<i>E. oplophoroides</i>	conservado	Não apresentaram	Vicariância geográfica
<i>L. amboinensis</i>	<i>L. grabhami</i>	conservado	Não apresentam	Vicariância geográfica

<i>L. ankeri</i>	<i>L. pedersenii</i>	conservado	Atlântico Noroeste Temperado Quente Atlântico Noroeste Tropical	Ordem de mutação
<i>L. moorei</i>	<i>L. galapagensis</i>	conservado	Não apresentaram	Vicariância geográfica
<i>L. prima</i>	<i>L. vittata</i>	divergente	Não apresentaram	Vicariância ecogeográfica

2651 Foi possível a realização de 260 análises de sobreposição de nicho. Os
2652 nichos totalmente equivalentes representaram 70,77% das comparações e os
2653 nichos totalmente divergentes 25,00% (Figura 3d). O padrão de predomínio de
2654 conservadorismo de nicho se manteve para os pares de espécies endêmicas do
2655 Indo-Pacífico Central (Figura 3e) e do Atlântico (Figura 3f) . Em 11 comparações
2656 encontramos nichos não equivalentes (4,23%) (Figura 3b, Material Suplementar
2657 1). Entre as espécies irmãs analisadas, apenas *L. vittata* e *L. prima* (20% das
2658 comparações) apresentaram evidências de divergência apresentaram
2659 evidências de divergência de nicho (NOT: $D < 0,001$, $p = 0,02$; Background:
2660 $p(2,1) = 0,01$, $p(1,2) = 0,03$), mas a impossibilidade de realização do NDT, limitou
2661 o poder de conclusão.

2662 Em 80% das comparações realizadas para as espécies as evidências
2663 sugerem uma provável conservação de nicho ancestral: *Exhippolysmata*
2664 *ensirostris* e *E. oplophoroides* (NOT: $D = 0,09$, $p = 0,91$; Background: $p(1,2) =$
2665 $0,05$; NDT: $D = 0,14$, $p = 0,92$; Background: $p(2,1) = 0,04$); *L. ankeri* e *L.*
2666 *pedersenii* (NOT: $D = 0,38$, $p = 0,83$; Background: $p(2,1) = 0,03$; NDT: $D = 0,45$,
2667 $p = 0,68$; Background: $p(2,1) = 0,01$, $p(1,2) = 0,08$); *L. amboinensis* e *L. grabhami*
2668 (NOT: $D = 0,22$, $p = 1,00$; Background: $p(1,2) = 0,20$; $p(2,1) = 0,25$; NDT:
2669 ausência de sobreposição) e *L. moorei* e *L. galapagensis* (NOT: $D = 0,17$, $p =$
2670 $1,00$; Background: $p(2,1) = 0,05$; NDT: ausência de ocorrências no espaço
2671 ambiental) (Quadro 1).

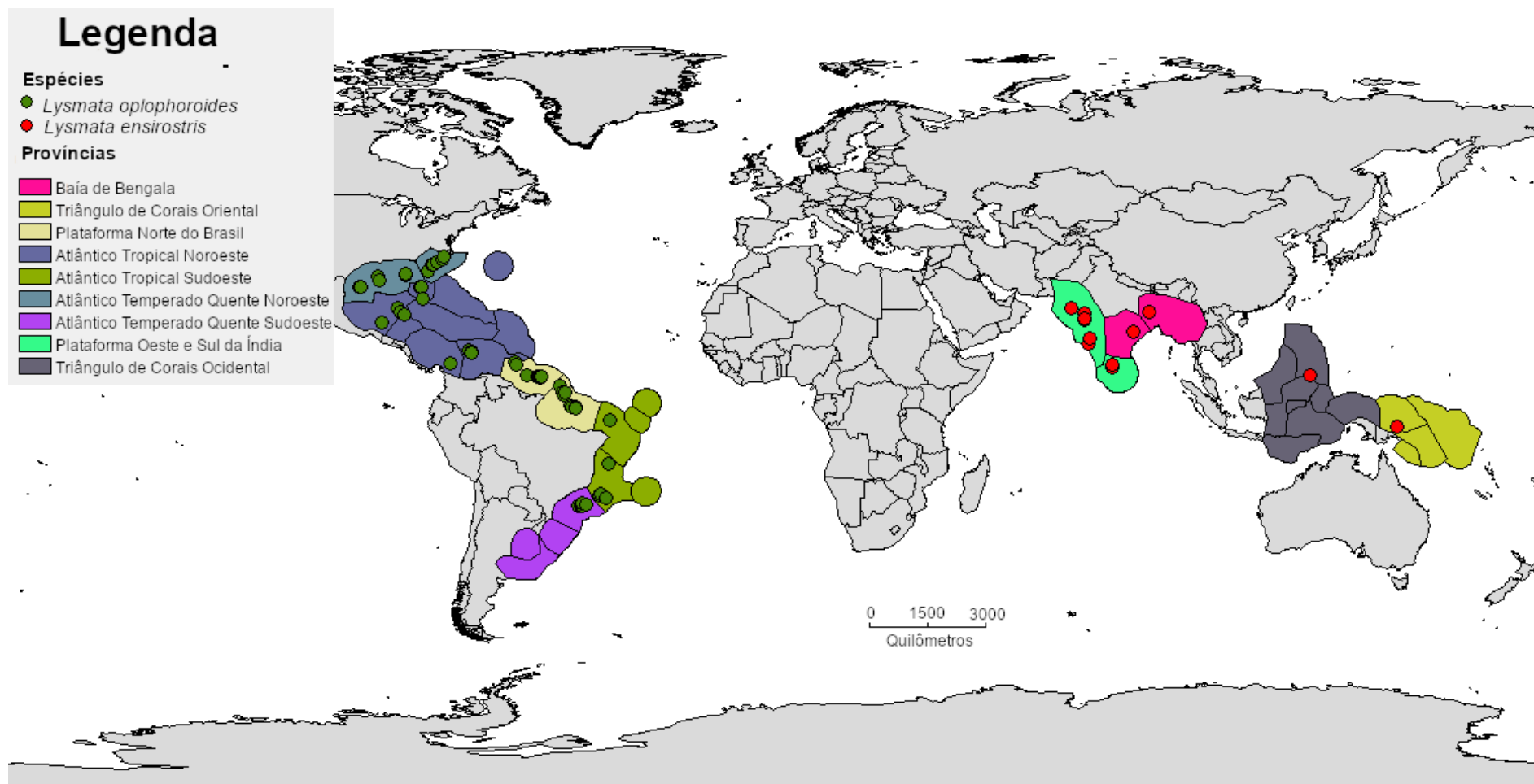
2672 Considerando as espécies endêmicas do oceano Atlântico e da região
2673 do Indo-Pacífico Central, observamos dois padrões distintos em relação à forma
2674 como as variáveis ambientais explicam a separação dos nichos das espécies.
2675 No Atlântico, a temperatura média foi a variável mais importante para a

separação dos nichos em 95,45% das comparações realizadas, uma vez que foi a variável mais relacionada ao eixo PC1. Já a salinidade média esteve mais relacionada ao eixo PC2 em 75,00% das comparações.

No Indo-Pacífico Central, a temperatura média esteve relacionada ao eixo PC1 em 78,95% das comparações e a amplitude de temperatura em 21,05% delas. O eixo PC2 esteve relacionado à riqueza de corais (47,67% das comparações), à salinidade média (em 42,11%) e à amplitude de salinidade (10,53%) (Material Suplementar 2 e 3). Para as espécies irmãs, a temperatura média foi a variável que mais explicou a separação dos nichos, pois esteve relacionada ao eixo PC1 em 60,00% das comparações, seguida pela amplitude de temperatura (40,00%). No eixo PC2, a salinidade média apareceu como a mais importante em 80,00% das comparações e a riqueza de corais em 20,00%.

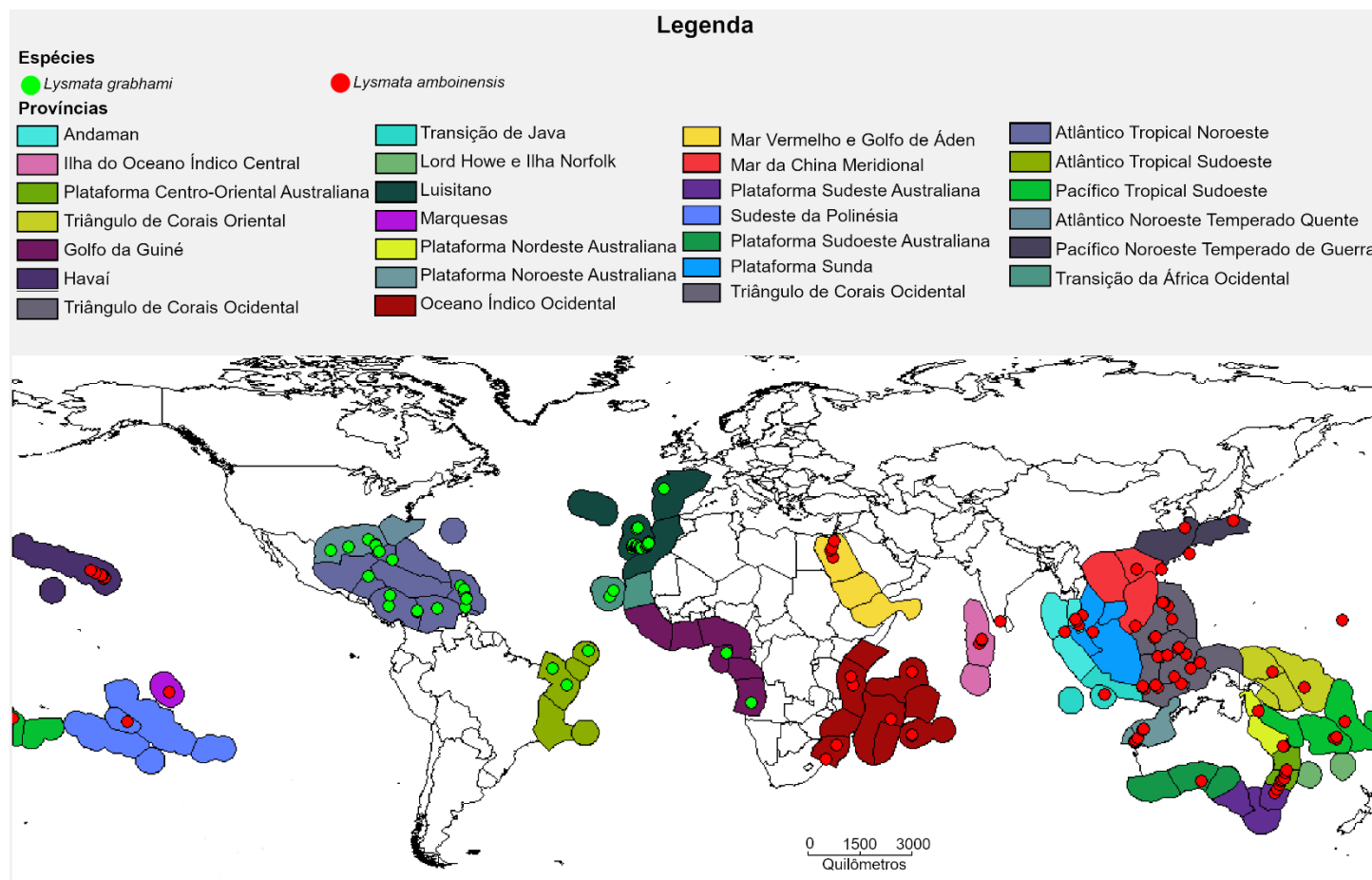
Os resultados obtidos a partir da sobreposição e analisados conforme o esquema metodológico proposto para interpretação dos possíveis modos de especiação indicaram tanto processos de especiação ecológica e quanto não ecológica podem ter atuado na diversificação de espécies de Lysmatidae (Figura 3g), o mais comum foi vicariância geográfica (50,77%) (Figura 3g, Material Suplementar 4). Quando observamos os resultados para espécies endêmicas do reino Indo-Pacífico Central e do oceano Atlântico, a primeira região segue o padrão geral (predomínio de vicariância geográfica: 36,84% das comparações) (Figura 3h), enquanto na segunda houve predomínio de especiação por ordem de mutação (52,07%) (Figura 3i). Os quatro modos de especiação hipotéticos sugeridos foram registrados entre as espécies irmãs, sendo que a vicariância geográfica também apresentou maior frequência (40,00%) (Quadro 1, Figuras 3g, 3h, 3i).

2701



2702

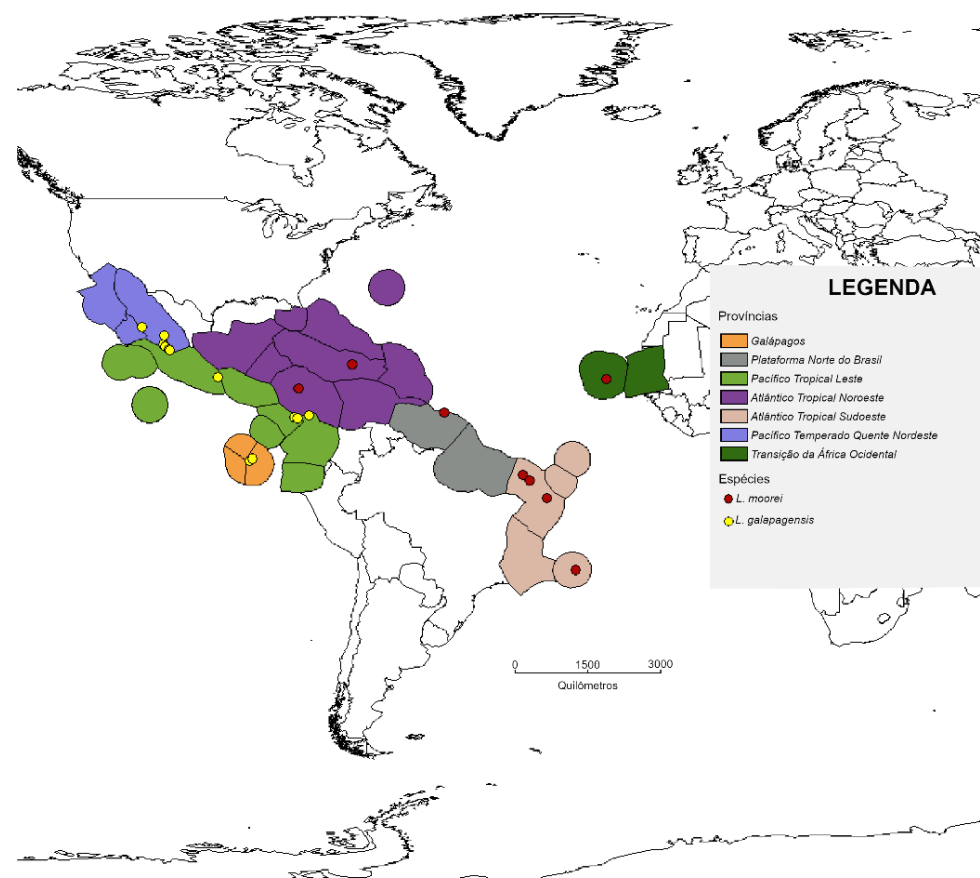
2703 **Figura 4** – Distribuição das espécies irmãs *Exhippolysmata ensirostris* e *Exhippolysmata oplophoroides* conforme províncias
2704 marinhas de Spalding (2007).



2705

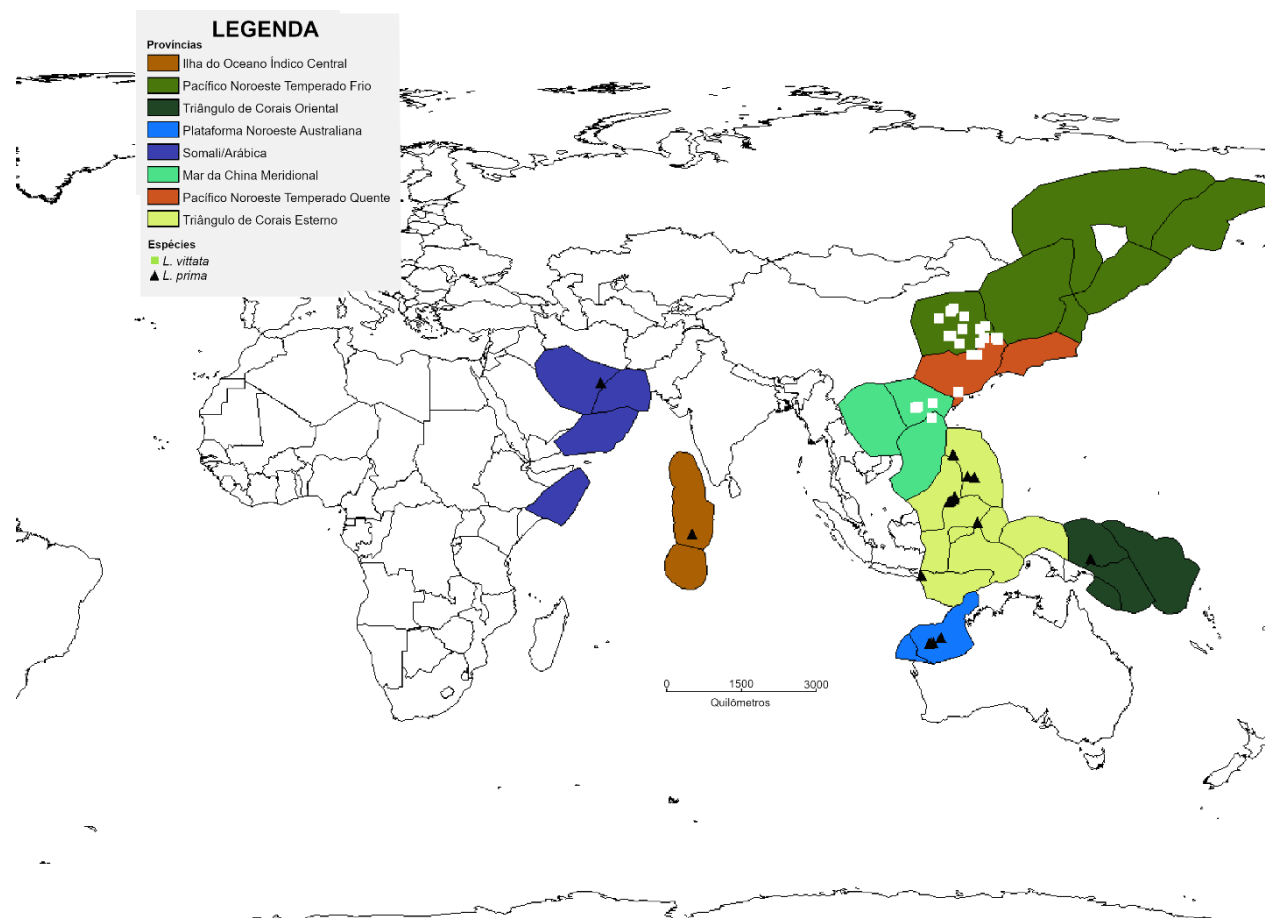
2706 **Figura 5** – Distribuição das espécies irmãs *Lysmata amboinensis* e *Lysmata grabhami* conforme províncias marinhas de Spalding
2707 (2007).

2708



2709

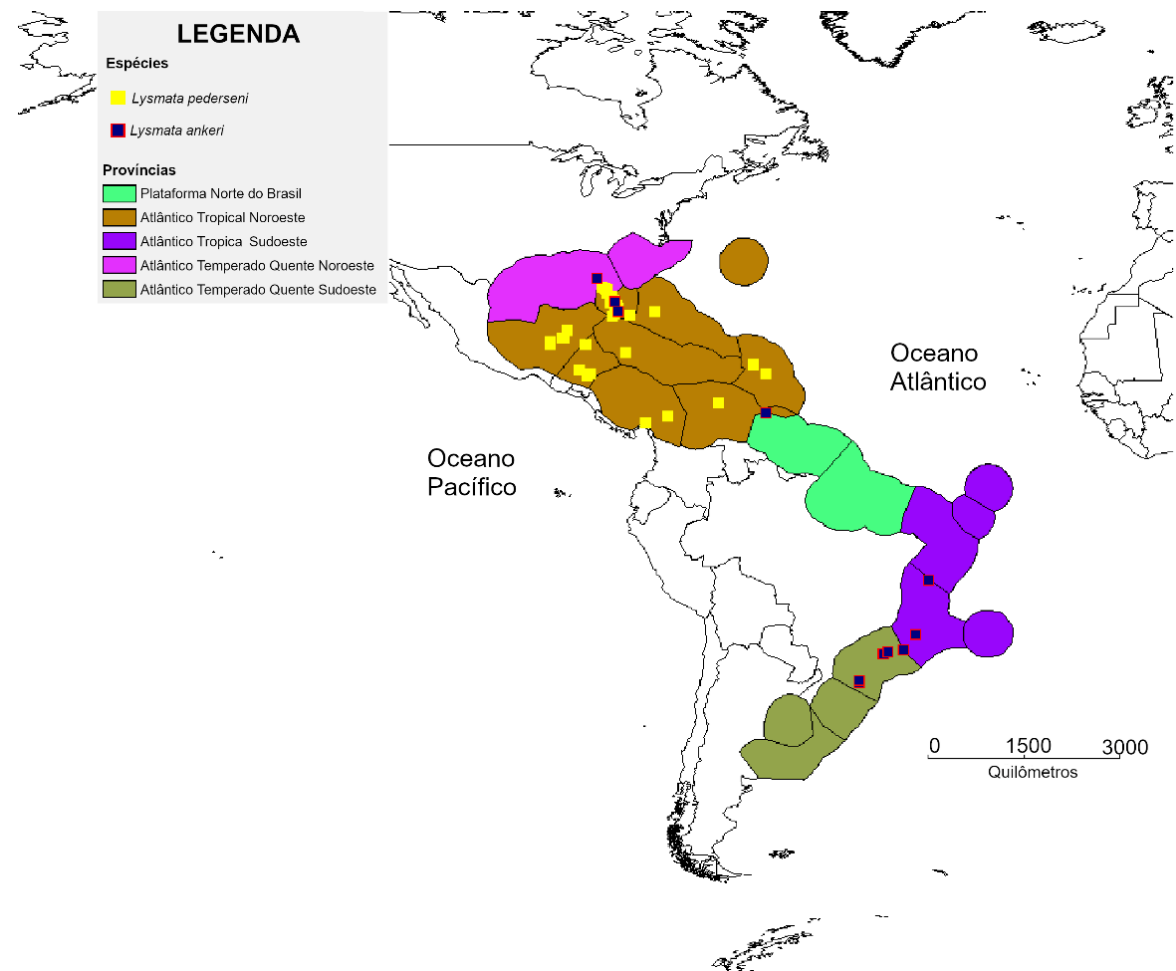
2710 **Figura 6** – Distribuição das espécies irmãs *Lysmata moorei* e *Lysmata galapagensis* conforme províncias marinhas de Spalding
 2711 (2007).



2712

2713 **Figura 7** – Distribuição das espécies irmãs *Lysmata vittata* e *Lysmatella prima* conforme províncias marinhas de Spalding
2714 (2007).

2715



2716

2717 **Figura 8** – Distribuição das espécies irmãs *Lysmata ankeri* e *Lysmata pederseni* conforme províncias marinhas de Spalding (2007).

4.4. Discussão

Para compreender os padrões observados neste trabalho para a família Lysmatidae, é útil distinguir duas escalas de diferenciação de nicho relacionadas às diferentes distribuições das espécies (Ackerly et al. 2006). Em grandes escalas espaciais, como é o caso de Lysmatidae que apresenta distribuição circumtropical (Baeza et al. 2009), o padrão espacial tende a ser alopátrico (Cavender-Bares et al. 2002, Ackerly et al. 2006). As espécies ocupam diferentes macrohabitats ou envelopes climáticos e quando se sobrepõem geograficamente, a diferenciação de habitat garante o isolamento entre elas (Ackerly et al. 2006). Tal padrão foi corroborado, uma vez que tivemos mais casos de alopatria na família.

Em escalas menores, as espécies relacionadas que compartilham o espaço em comunidades, apresentam diferenciação espacial ou temporal em microhabitats, na forma que utilizam os recursos, a dieta e diversos outros fatores (Ackerly et al. 2006). Nessa escala, onde há influência do equilíbrio entre as relações intra e interespecíficas na estruturação das comunidades, nota-se a relevância do nicho ecológico no entendimento dos processos que direcionaram a diversidade (Ackerly et al. 2006). Nossos dados mostram que há uma mudança nos padrões de conservadorismo de nicho entre as escalas globais e regionais.

Essas diferentes escalas de nicho foram nomeadas como nicho α , que correspondem aos componentes de pequena escala do nicho e que diferem entre espécies simpátricas e nicho β que corresponde aos fatores de macro habitat e clima relacionados a distribuições em maior escala, conforme definido por Whittaker (1970), Pickett & Bazzaz (1978) e Silvertown et al. (2006). Na literatura argumenta-se que os parâmetros do nicho α (local) tendem a ser

2743 evolutivamente conservados, como observamos para as espécies simpátricas
2744 do Atlântico. Já no nicho β (regional) os parâmetros são altamente divergentes,
2745 fazendo com que espécies irmãs tendam a ocupar diferentes comunidades
2746 (Graves et al. 1996, Cavender-Bares et al. 2002), diferente do que observamos
2747 para a família na escala global.

2748 Nas duas escalas estudadas notamos uma prevalência do
2749 conservadorismo de nicho. No entanto, quando associamos o padrão espacial
2750 das espécies nas escalas menores, não confirmamos o padrão de
2751 conservadorismo de nicho α entre as espécies simpátricas do reino Indo-Pacífico
2752 Central. Neste reino, temos predomínio de casos de divergência de nicho entre
2753 espécies simpátricas, indicando que as espécies dessa região já se encontram
2754 em um estágio posterior de divergência evolutiva. Isso culminaria numa maior
2755 possibilidade de coexistência dos organismo, à medida que as diferentes áreas
2756 de distribuição das espécies se expandam na direção umas das outras (Ackerly
2757 et al. 2006). Faz sentido fazer essa análise uma vez que a região do Indo-
2758 Pacífico é reconhecida como um centro de origem de vários carídeos (Briggs
2759 2000, 2003, 2005), supondo que as espécies de Lysmatidae que lá ocorrem,
2760 poderiam apresentar maior tempo de história evolutiva que aquelas presentes
2761 no oceano Atlântico.

2762 Em relação aos modos de especiação, o mais frequente para
2763 Lysmatidae em escala global e no reino Indo-Pacífico Central foi vicariância
2764 geográfica. Tal padrão era esperado, uma vez que a família apresenta espécies
2765 em um padrão de distribuição circuntropical (Rhyne & Lin 2006, Baeza et al.
2766 2009, Baeza 2013, Aguilar et al. 2022) e elevado número de casos de alopatria
2767 (Wiens 2004, Wiens & Graham 2005). Em escala menor, o modo de especiação

2768 mais frequente no oceano Atlântico foi ordem de mutação, seguido de
2769 especiação ecológica. Como as espécies simpátricas da região estão mais
2770 concentradas em poucas províncias marinhas da região do Caribe e Golfo do
2771 México (Calixto-Cunha et al, 2024 no prelo), as mutações provavelmente foram
2772 fixadas graças as pressões ambientais semelhantes (Schluter 2001). Já os
2773 casos de especiação ecológica, podem ter derivado de eventos de seleção
2774 natural divergente, que culminaram em um possível isolamento reprodutivo e
2775 posterior especiação (Schluter 2001, 2009, Schluter & Conte 2009, Sexton et al.
2776 2009, Nosil & Flaxman 2011).

2777 Os padrões observados se confirmam também entre as espécies irmãs,
2778 em que há predomínio da alopatria, conservação de nicho. Os pares
2779 *Exhippolysmata ensirostris* e *E. oplophoroides*, *L. amboinensis* e *L. grabhami* e
2780 *L. moorei* e *L. galapagensis* exemplificaram bem os casos de especiação por
2781 vicariância geográfica. Nos dois primeiros pares de espécies não há uma barreira
2782 geográfica estabelecida, mas há presença de grande distância entre a
2783 distribuição atual das espécies. É possível que o fechamento do mar de Thethis
2784 tenha impedido o fluxo gênico entre as populações da espécie ancestral (Hou &
2785 Li 2018), limitando o fluxo gênico, com posterior especiação por seleção natural
2786 divergente(Schluter 2001, 2009, Sexton et al. 2009, Nosil & Flaxman 2011).

2787 No caso de *L. galapagensis* e *L. moorei*, que se encontram no Pacífico
2788 e no Atlântico, respectivamente, é possível que a especiação seja consequência
2789 da elevação dos Istmo do Panamá (Haug & Tiedemann 1998, Bartoli et al. 2005,
2790 Schneider & Schmittner 2006). Estudos com datação filogenética podem
2791 associar esses processos aos eventos evolutivos de dispersão de carídeos, que

2792 tinham como centro de origem de dispersão o Indo-Pacífico (Briggs 2000, 2003,
2793 2005).

2794 Já entre as espécies *L. ankeri* e *L. pedersenii*, tivemos simpatria nas
2795 províncias *Atlântico Temperado Quente Noroeste* e *Atlântico Tropical Noroeste*,
2796 associada à conservação de nicho. Essa configuração nos permite concluir que
2797 o mecanismo de especiação mais possível tenha sido por ordem de mutação
2798 (Schluter 2001). Finalmente, *Lysmatella prima* e *L. vittata* exemplificaram os
2799 casos em que houve associação de alopatria, divergência de nicho e especiação
2800 ecogeográfica. É possível que a exposição da plataforma de Sunda durante o
2801 Pleistoceno, isolando o mar da China do Indo-Pacífico (Voris 2000), tenha
2802 relação com o isolamento dessas espécies. Assim as populações que deram
2803 origem a *L. vittata* passaram a ter distribuição ao norte da plataforma e as que
2804 originaram *L. prima* ocorrendo ao longo do oceano Indo-Pacífico. Em seguida,
2805 as condições ambientais distintas entre as duas regiões podem ter promovido
2806 uma seleção natural divergente e consequente adaptação secundária (Wiens
2807 2004, Rundle & Nosil 2005, Schluter & Conte 2009).

2808 O efeito das variáveis ambientais observadas na separação dos nichos
2809 das espécies demonstra que a família Lysmatidae se divide em diferentes nichos
2810 térmicos, confirmando a relevância da temperatura para o grupo, assim como já
2811 acontece para outros organismos marinhos (Danovaro et al. 2004, Perry et al.
2812 2005, Hunt et al. 2005, Tittensor et al. 2010, Poloczanska et al. 2013, Yasuhara
2813 & Danovaro 2016, Jöst et al. 2019, Ashford et al. 2019). Espécies com maiores
2814 amplitudes de nicho térmico, podem adequar sua distribuição para favorecer a
2815 coexistência de mais espécies, através do deslocamento de nicho (Carscadden
2816 et al. 2020). Um bom exemplo é *L. unicolornis* que tem apresentado expansão

2817 territorial em áreas subtropicais (González-Ortegón et al. 2020), bem como *L.*
2818 *wurdemanni*, que tem distribuição tanto na região central do Golfo do México,
2819 Flórida e Caribe (zonas tropical), quanto na porção norte do Golfo do México
2820 (zona subtropical) e costa da Georgia (zona temperada) (Rhyne & Lin 2006,
2821 Baeza & Prakash 2019).

2822 Além disso, a temperatura também está relacionada à regularidade
2823 reprodutiva, recrutamento de camarões e de vários outros crustáceos (Sastri et
2824 al. 1983, Bauer 1985, 1989, 1992). *Exhippolysmata oplophoroides*, por
2825 exemplo, apresenta um padrão misto de biologia reprodutiva, com incubação
2826 constante de embriões e recrutamento sazonal (Baeza et al. 2010) e *L. boggessi*
2827 apresenta sazonalidade na razão sexual, fecundidade, investimento reprodutivo
2828 e volume embrionário (Dickson et al. 2020).

2829 A relevância da salinidade para o grupo também não surpreende, já que
2830 crustáceos marinhos apresentam uma capacidade reduzida de regulação da
2831 concentração e composição da hemolinfa, além da produção de urina osmótica
2832 (McNamara & Faria 2012). Estresse salino pode limitar a colonização e migração
2833 de crustáceos em regiões com grande flutuação de salinidade (Giménez 2006).
2834 Desta forma, faz sentido pensar que a salinidade esteve relacionada à separação
2835 de nichos de espécies endêmicas do Atlântico, um oceano marcado por receber
2836 o grande volume de água doce dos rios Mississipi e Amazonas (Lindstrom et al.
2837 1987, Giachini Tosetto et al. 2022).

2838 É possível que tais rios tenham influenciado o isolamento e dispersão
2839 das espécies de Lysmatidae endêmicos do Atlântico. O rio Mississipi pode ter
2840 sido um promotor de diversidade entre as espécies crípticas do complexo *L.*
2841 *wurdemanni* (Baeza & Prakash 2019). A pluma do rio Amazonas pode funcionar

2842 como uma barreira de dispersão entre as espécies do Caribe e o nordeste
2843 brasileiro, como já acontece para outros organismos marinhos na mesma região
2844 (Giachini Tosetto et al. 2022)

2845 A importância da riqueza de corais para a separação de nichos das
2846 espécies endêmicas do *Indo-Pacífico Central*, reforça a associação de
2847 Lysmatidae aos ambientes recifais (Debelius 2001). Os camarões de coloração
2848 aposemática, encontrados em ambientes tropicais rasos, estabelecem relações
2849 simbióticas com esponjas e peixes em recifes de coral (Limbaugh et al. 1961,
2850 Rhyne & Lin 2006), principalmente na região do oceano Indo-Pacífico (Baeza et
2851 al. 2009).

2852 Vale ressaltar que a família Lysmatidae apresenta uma variedade de
2853 complexos de espécies crípticas que ainda não foram descritas como *L.*
2854 *wurdemanni* (Baeza & Prakash 2019), *L. vittata* (Aguilar et al. 2022, Guéron et
2855 al. 2022) e *L. rauli* (Guéron et al. 2022), mostrando um ponto comum com outros
2856 organismos marinhos que tiveram a dinâmica de nicho analisada e apresentaram
2857 predomínio da divergência de nicho, como foi observado para copépodos de
2858 distribuição global (McGinty et al. 2021).

2859 As evidências de uma possível ampliação de tolerância térmica, com
2860 expansão da área de vida para regiões subtropicais, observada para *L.*
2861 *uncicornis* (González-Ortegón et al. 2020), podem ser evidência de uma provável
2862 evolução gradual do nicho ou rastreamento espacial do nicho ambiental como
2863 consequência das mudanças ambientais (Pfenninger et al. 2007), agora
2864 provocadas pelo aquecimento global. Outras espécies podem estar passando
2865 pela mesma dinâmica de expansão de nicho, já que também ocupam regiões

2866 tropicais e subtropicais, como por exemplo *L. pedersenii*, *L. ankeri*, *L.*
2867 *galapagensis*.

2868 Nossos estudos indicaram que na família Lysmatidae há uma
2869 prevalência da conservação de nicho e que os modos de especiação variam
2870 entre as escalas global e regional e entre as regiões do oceano Atlântico e reino
2871 Indo-Pacífico Central. A relevância das variáveis temperatura e da diversidade
2872 de corais na composição dos nichos da família, trazem um alerta para efeitos
2873 prejudiciais do aquecimento global na dinâmica da família Lysmatidae, uma vez
2874 que essas duas variáveis estão diretamente relacionadas à resiliência ecológica
2875 de ecossistemas marinhos bentônicos.

2876 **4.5. Referências Bibliográficas**

- 2877
- 2878 Ackerly DD, Schilck DW, Webb CO (2006) Niche Evolution and Adaptive
2879 Radiation: Testing the Order of Trait Divergence. *Ecology* 87:S50–S61.
2880 [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[50:NEAART\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[50:NEAART]2.0.CO;2).
- 2881 Aguilar R, Prakash S, Ogburn MB, Lohan KMP, MacDonald KS III, Driskell AC,
2882 Ah Yong ST, Leray M, McIlroy SE, Tuckey TD, Baeza JA (2022) Unresolved
2883 taxonomy confounds invasive species identification: the *Lysmata vittata*
2884 Stimpson, 1860 (Decapoda: Caridea: Lysmatidae) species complex and
2885 recent introduction of *Lysmata vittata* sensu stricto in the western Atlantic.
2886 *Journal of Crustacean Biology* 42. <https://doi.org/10.1093/jcabi/ruab079>.
- 2887 Ah Yong S, Boyko CB, Bailly N, Bernot J, Bieler R, Brandão SN, Daly M, De Grave
2888 S, Gofas S, Hernandez F, Hughes L, Neubauer TA, Paulay G, Boydens B,
2889 De Cock W, De Keyser S, Vandepitte L, Vanhoorne B, Adlard R, Agatha S, Ahn
2890 KJ, Akkari N, Alvarez B, Alves WN, Amler MRW, Amorim V, Anderberg A,

2891 Andrés-Sánchez S, Ang Y, Antić D, Antonietto LS., Arango C, Artois T,
 2892 Atkinson S, Auffenberg K, Baldwin BG, Bank R, Barber A, Barbosa JP, Bartsch
 2893 I, Bellan-Santini D, Bergh N, Berta A, Bezerra TN, Blanco S, Blasco-Costa I,
 2894 Blazewicz M, Błędzki LA, Bock P, Bonifacino M, Böttger-Schnack R, Bouchet
 2895 P, Boury-Esnault N, Bouzan R, Boxshall G, Bray R, Brito Seixas AL, Bruce NL,
 2896 Bruneau A, Budaeva N, Bueno-Villegas J, Cairns S, Calvo Casas J, Cárdenas
 2897 P, Carstens E, Cedhagen T, Chan BK, Chan TY, Cheng L, Choong H,
 2898 Christenhusz M, Churchill M, Collins AG, Collins GE, Collins K, Consorti L,
 2899 Copilaş-Ciocianu D, Corbari L, Cordeiro R, Costa VM d. M, Costa Corgosinho
 2900 PH, Coste M, Costello MJ, Crandall KA, Cremonte F, Cribb T, Cutmore S,
 2901 Dahdouh-Guebas F, Daneliya M, Dauvin JC, Davie P, De Broyer C, de Lima
 2902 Ferreira P, de Mazancourt V, de Sá HAB., de Voogd NJ, Decker P, Defaye D,
 2903 Dekker H, d'Hondt JL, Di Capua I, Dippenaar S, Dohrmann M, Dolan J,
 2904 Domning D, Downey R, Dreyer N, Eisendle U, Eitel M, Enghoff H, Epler J,
 2905 Espindola BS, Esquete Garrote P, Evenhuis NL, Ewers-Saucedo C, Faber M,
 2906 Ferreira MCFR, Figueroa D, Fišer C, Fordyce E, Foster W, Fransen C, Freire
 2907 S, Fujimoto S, Furuya H, Galbany-Casals M, Gale A, Galea H, Gao T, Garic
 2908 R, Garnett S, Gaviria-Melo S, Gerken S, Gibson D, Gibson R, Gil J,
 2909 Gittenberger A, Glasby C, Glenner H, Glover A, Gómez-Noguera SE, Gondim
 2910 AI, Gonzalez B, González-Solís D, Goodwin C, Gostel M, Grabowski M, Gravili
 2911 C, Grossi M, Guerra-García JM., Guerrero JM, Guidetti R, Guiry MD, Gutierrez
 2912 D, Hadfield KA, Hajdu E, Halanych K, Hallermann J, Hayward BW, Hegna TA,
 2913 Heiden G, Hendrycks E, Herbert D, Herrera Bachiller A, Hodda M, Høeg J,
 2914 Hoeksema B, Holovachov O, Hooge MD, Hooper JN, Horton T, Houart R, Huys
 2915 R, Hyžný M, Iniesta LFM, Iseto T, Iwataki M, Janssen R, Jaume D, Jazdzewski

2916 K, Jersabek CD, Jóźwiak P, Kabat A, Kakui K, Kantor Y, Karanovic I,
 2917 Karapunar B, Karthick B, Kathirithamby J, Katinas L, Kim YH, King R, Kirk PM,
 2918 Klautau M, Kociolek JP, Köhler F, Konowalik K, Kotov A, Kovács Z,
 2919 Kremenetskaia A, Kristensen RM, Kroh A, Kulikovskiy M, Kullander S,
 2920 Kupriyanova E, Lamaro A, Lambert G, Lazarus D, Le Coze F, Le Roux M,
 2921 LeCroy S, Leduc D, Lefkowitz EJ, Lemaitre R, Lichter-Marck IH, Lim SC,
 2922 Lindsay D, Liu Y, Loeuille B, Lörz AN, Ludwig T, Lundholm N, Macpherson E,
 2923 Mah C, Mamos T, Manconi R, Mapstone G, Marek PE, Marshall B, Marshall
 2924 DJ, Martin P, McFadden C, McInnes SJ, McKenzie R, Means J, Mees J, Mejía-
 2925 Madrid HH, Meland K, Merrin KL, Miller J, Mills C, Moestrup Ø, Mokievsky V,
 2926 Molodtsova T, Monniot F, Mooi R, Morandini AC, Moreira da Rocha R, Morrow
 2927 C, Mortelmans J, Muñoz Gallego AR, Musco L, Nascimento JB, Nesom G,
 2928 Neubert E, Neuhaus B, Ng P, Nguyen AD, Nielsen C, Nielsen S, Nishikawa T,
 2929 Norenburg J, O'Hara T, Opresko D, Osawa M, Osigus HJ, Ota Y, Páll-Gergely
 2930 B, Panero JL, Pasini E, Patterson D, Pedram M, Pelsner P, Peña Santiago R,
 2931 Pereira J d. S., Perez-Losada M, Petrescu I, Pflingstl T, Piasecki W, Pica D,
 2932 Picton B, Pignatti J, Pilger JF, Pinheiro U, Pisera AB, Poatskievick Pierezan B,
 2933 Polhemus D, Poore GC, Potapova M, Praxedes RA, Půža V, Read G, Reich
 2934 M, Reimer JD, Reip H, Resende Bueno V, Reuscher M, Reynolds JW, Richling
 2935 I, Rimet F, Ríos P, Rius M, Rodríguez E, Rogers DC, Roque N, Rosenberg G,
 2936 Rützler K, Saavedra M, Sabbe K, Sabroux R, Saiz-Salinas J, Sala S,
 2937 Santagata S, Santos S, Santos SG, Sar E, Saucède T, Schärer L, Schierwater
 2938 B, Schilling E, Schmidt-Lebuhn A, Schmidt-Rhaesa A, Schneider S,
 2939 Schönberg C, Schuchert P, Schweitzer C, Semple JC, Senna AR, Sennikov
 2940 A, Serejo C, Shaik S, Shamsi S, Sharma J, Shear WA, Shenkar N, Short M,

2941 Sicinski J, Sierwald P, Silva DKF d., Silva ESS, Simmons E, Sinniger F, Sinou
 2942 C, Sivell D, Sket B, Smit H, Smit N, Smol N, Sørensen MV, Souza-Filho JF.,
 2943 Spelda J, Sterrer W, Stoev P, Stöhr S, Suárez-Morales E, Susanna A, Suttle
 2944 C, Swalla BJ, Taiti S, Tanaka M, Tandberg AH, Tang D, Tasker M, Taylor J,
 2945 Taylor J, Taylor K, Tchesunov A, Temereva E, ten Hove H, ter Poorten JJ,
 2946 Thomas JD, Thuesen EV, Thurston M, Thuy B, Timi JT, Todaro A, Todd J,
 2947 Turon X, Uetz P, Urbatsch L, Uribe-Palomino J, Urtubey E, Utevsky S, Vacelet
 2948 J, Vachard D, Vader W, Väinölä R, Valls Domedel G, Van de Vijver B, van der
 2949 Meij SE, van Haaren T, van Soest RW, Vanreusel A, Venekey V, Verhoeff T,
 2950 Vinarski M, Vonk R, Vos C, Vouilloud AA, Walker-Smith G, Walter TC, Watling
 2951 L, Wayland M, Wesener T, Wetzel CE, Whipps C, White K, Wieneke U,
 2952 Williams DM, Williams G, Wilson R, Witkowski J, Wyatt N, Xavier J, Xu K,
 2953 Zanol J, Zeidler W, Zhao Z, Zullini A (2024) World Register of Marine Species
 2954 (WoRMS). <https://doi.org/10.1007/s10750-024-05688-y>.

 2955 Alves DFR, Lima DJM, Hirose GL, Martinez PA, Dolabella SS, Barros-Alves SDP
 2956 (2018) Morphological and molecular analyses confirm the occurrence of two
 2957 sympatric *Lysmata* shrimp (Crustacea, Decapoda) in the southwestern
 2958 Atlantic. *Zootaxa* 4526:41–55. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4526.1.3>.

 2959 Anker A, Baeza JA (2009) A New Species of *Lysmata* (Crustacea, Decapoda,
 2960 Hippolytidae). *Zoological Studies*:11.

 2961 Ashford OS, Kenny AJ, Barrio Froján CRS, Horton T, Rogers AD (2019)
 2962 Investigating the environmental drivers of deep-seafloor biodiversity: A case
 2963 study of peracarid crustacean assemblages in the Northwest Atlantic Ocean.
 2964 *Ecology and Evolution* 9:14167–14204. <https://doi.org/10.1002/ece3.5852>.

2965 Ashrafi H, Baeza JA, Āuriš Z (2021) The caridean shrimps of the genus *Lysmata*
 2966 Risso, 1816 (Decapoda: Lysmatidae) from Madagascar collected during the
 2967 Atimo-Vatae expedition: a new species and two new records. European
 2968 Journal of Taxonomy 774:155–177. <https://doi.org/10.5852/ejt.2021.774.1535>.

 2969 Baeza JA (2013) Molecular phylogeny of broken-back shrimps (genus *Lysmata*
 2970 and allies): A test of the ‘Tomlinson–Ghiselin’ hypothesis explaining the
 2971 evolution of hermaphroditism. Molecular Phylogenetics and Evolution 69:46–
 2972 62. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2013.05.013>.

 2973 Baeza JA (2010a) Molecular systematics of peppermint and cleaner shrimps:
 2974 phylogeny and taxonomy of the genera *Lysmata* and *Exhippolysmata*
 2975 (Crustacea: Caridea: Hippolytidae): Phylogeny of peppermint and cleaner
 2976 shrimps. Zoological Journal of the Linnean Society 160:254–265.
 2977 <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2009.00605.x>.

 2978 Baeza JA (2006) Testing Three Models on the Adaptive Significance of
 2979 Protandric Simultaneous Hermaphroditism in a Marine Shrimp. Evolution
 2980 60:1840–1850. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2006.tb00527.x>

 2981 Baeza JA (2010b) The symbiotic lifestyle and its evolutionary consequences:
 2982 social monogamy and sex allocation in the hermaphroditic shrimp *Lysmata*
 2983 *pedersenii*. Naturwissenschaften 97:729–741. [https://doi.org/10.1007/s00114-](https://doi.org/10.1007/s00114-010-0689-4)
 2984 010-0689-4.

 2985 Baeza JA, Bolaños JA, Hernandez JE, López R (2009) A new species of *Lysmata*
 2986 (Crustacea, Decapoda, Hippolytidae) from Venezuela, southeastern
 2987 Caribbean Sea. Zootaxa 2240:60–68.

2988 Baeza JA, Braga AA, López-Greco LS, Perez E, Negreiros-Fransozo ML,
 2989 Fransozo A (2010) Population dynamics, sex ratio and size at sex change in a
 2990 protandric simultaneous hermaphrodite, the spiny shrimp *Exhippolysmata*
 2991 *oplophoroides*. Mar Biol 157:2643–2653. [https://doi.org/10.1007/s00227-010-](https://doi.org/10.1007/s00227-010-1525-2)
 2992 1525-2.

2993 Baeza JA, Fuentes MS (2013) Exploring phylogenetic informativeness and
 2994 nuclear copies of mitochondrial DNA (numts) in three commonly used
 2995 mitochondrial genes: mitochondrial phylogeny of peppermint, cleaner, and
 2996 semi-terrestrial shrimps (Caridea: *Lysmata*, *Exhippolysmata*, and *Merguia*).
 2997 Zoological Journal of the Linnean Society 168:699–722.
 2998 <https://doi.org/10.1111/zoj.12044>.

2999 Baeza JA, Prakash S (2019) An integrative taxonomic and phylogenetic
 3000 approach reveals a complex of cryptic species in the ‘peppermint’ shrimp
 3001 *Lysmata wurdemanni* sensu stricto. Zoological Journal of the Linnean Society
 3002 185:1018–1038. <https://doi.org/10.1093/zoolinlean/zly084>.

3003 Barros-Alves SDP, Alves DFR, Hirose GL, Cobo VJ (2016) New records of
 3004 caridean shrimps, *Lysmata ankeri* and *L. cf. intermedia*, from southeast coast
 3005 of Brazil. Mar Biodivers Rec 9:34. <https://doi.org/10.1186/s41200-016-0037-2>.

3006 Bartoli G, Sarnthein M, Weinelt M, Erlenkeuser H, Garbe-Schönberg D, Lea DW
 3007 (2005) Final closure of Panama and the onset of northern hemisphere
 3008 glaciation. Earth and Planetary Science Letters 237:33–44.
 3009 <https://doi.org/10.1016/j.epsl.2005.06.020>.

3010 Bauer RT (1989) Continuous reproduction and episodic recruitment in nine
 3011 shrimp species inhabiting a tropical seagrass meadow. *Journal of*
 3012 *Experimental Marine Biology and Ecology* 127:175–187.

3013 Bauer RT (1985) Diel and seasonal variation in species composition and
 3014 abundance of caridean shrimps (Crustacea, Decapoda) from seagrass
 3015 meadows on the north coast of Puerto Rico. *Bulletin of Marine Science*
 3016 36:150–162.

3017 Bauer RT (1992) Testing generalizations about latitudinal variation in
 3018 reproduction and recruitment patterns with sicyoniid and caridean shrimp
 3019 species. *Invertebrate Reproduction & Development* 22:193–202.

3020 Briggs JC (2000) Centrifugal speciation and centres of origin. *Journal of*
 3021 *Biogeography* 27:1183–1188. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2000.00459.x>.

3022 Briggs JC (2003) Guest editorial: marine centres of origin as evolutionary
 3023 engines. *Journal of Biogeography* 30:1–18.

3024 Briggs JC (2005) Coral reefs: Conserving the evolutionary sources. *Biological*
 3025 *Conservation* 126:297–305. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.06.018>.

3026 Broennimann O, Fitzpatrick MC, Pearman PB, Petitpierre B, Pellissier L, Yoccoz
 3027 NG, Thuiller W, Fortin M-J, Randin C, Zimmermann NE, Graham CH, Guisan
 3028 A (2012) Measuring ecological niche overlap from occurrence and spatial
 3029 environmental data: Measuring niche overlap. *Global Ecology and*
 3030 *Biogeography* 21:481–497. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2011.00698.x>

3031 Brown JL, Carnaval AC (2019) A tale of two niches: methods, concepts, and
 3032 evolution. *Frontiers of Biogeography* 11.
 3033 <https://doi.org/10.21425/F5FBG44158>.

3034 Bruce AJ (1983) *Lysmata debelius* new species, a new hippolytid shrimp from the
 3035 Philippines. *Revue française d'Aquariologie*.

3036 Burbrink FT, Ruane S, Kuhn A, Rabibisoa N, Randriamahatantsoa B,
 3037 Raselimanana AP, Andrianarimalala MS, Cadle JE, Lemmon AR, Lemmon
 3038 EM, others (2019) The origins and diversification of the exceptionally rich
 3039 gemsnakes (Colubroidea: Lamprophiidae: Pseudoxyrhophiinae) in
 3040 Madagascar. *Systematic Biology* 68:918–936.
 3041 <https://doi.org/10.1093/sysbio/syz026>.

3042 Calixto-Cunha M, Alves D, De Almeida A (2024) Unraveling global richness
 3043 patterns of the Lysmatidae family: a multi-scale and multi-hypothesis
 3044 ecological approach. *Marine Ecology Progress Series*.
 3045 <https://doi.org/10.3354/meps14710>.

3046 Carscadden KA, Emery NC, Arnillas CA, Cadotte MW, Afkhami ME, Gravel D,
 3047 Livingstone SW, Wiens JJ (2020) Niche Breadth: Causes and Consequences
 3048 for Ecology, Evolution, and Conservation. *The Quarterly Review of Biology*
 3049 95:179–214. <https://doi.org/10.1086/710388>.

3050 Cavender-Bares J, Ackerly D, Baum D, Bazzaz F (2002) Phylogenetic repulsion
 3051 in the assembly of Florida oak communities. *Nature*.

3052 Chamberlain S (2021) Spocc: Interface to Species Occurrence Data
 3053 Sources. <https://CRAN.R-project.org/package=spocc>.

3054 Crisp MD, Trewick SA, Cook LG (2011) Hypothesis testing in biogeography.
 3055 Trends in ecology & evolution 26:66–72.
 3056 <https://doi.org/10.1016/j.tree.2010.11.005>

3057 Danovaro R, Dell’Anno A, Pusceddu A (2004) Biodiversity response to climate
 3058 change in a warm deep sea. Ecology Letters 7:821–828.
 3059 <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00634.x>.

3060 De Grave S, Anker A (2018) A new, distinctly coloured species of *Lysmata* Risso,
 3061 1816 (Malacostraca: Decapoda: Lysmatidae) from the south-central Atlantic.
 3062 Zootaxa 4429. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4429.2.13>.

3063 De Grave S, Fransen C (2011) Carideorum catalogus: the recent species of the
 3064 dendrobranchiate, stenopodidean, procarididean and caridean shrimps
 3065 (Crustacea: Decapoda). NCB Naturalis Leiden. e-ISSN 1876-2174.

3066 Debelius H (2001) Crustacea-Guide of the world: Shrimps, Crabs, Lobster,
 3067 Mantis Shrimps, Amphipods. Germany: IKAN.

3068 Dickson MD, Behringer DC, Baeza JA (2020) Life history traits and reproductive
 3069 performance of the caridean shrimp *Lysmata boggessi*, a heavily traded
 3070 invertebrate in the marine aquarium industry. PeerJ 8:e8231.
 3071 <https://doi.org/10.7717/peerj.8231>.

3072 Gan Z, Li X (2016) *Lysmata leptodactylus*, a new species of lysmatid shrimp
 3073 (Crustacea: Decapoda: Caridea) from China. Zootaxa 4138:181.
 3074 <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4138.1.9>.

3075 Giachini Tosetto E, Bertrand A, Neumann-Leitão S, Nogueira Júnior M (2022)
 3076 The Amazon River plume, a barrier to animal dispersal in the Western Tropical
 3077 Atlantic. *Sci Rep* 12:537. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-04165-z>.
 3078 Giraldes BW, Macedo TP, Brandão MC, Baeza JA, Freire AS (2018) *Lysmata*
 3079 *arvoredensis* nov. sp. a new species of shrimp from the south coast of Brazil
 3080 with a key to species of *Lysmata* (Caridea: Lysmatidae) recorded in the
 3081 southwestern Atlantic. *PeerJ* 6:e5561. <https://doi.org/10.7717/peerj.5561>.
 3082 González-Ortegón E, García-Raso JE, Calado R, de la Rosa IL, Guerrero M,
 3083 Cuesta JA (2020) Atlantic expansion of the African caridean shrimp *Lysmata*
 3084 *uncicornis* Holthuis & Maurin, 1952 (Caridea: Lysmatidae). *Mar Biodivers*
 3085 50:26. <https://doi.org/10.1007/s12526-020-01056-w>.
 3086 Graham CH, Ron SR, Santos JC, Schneider CJ, Moritz C (2004) Integrating
 3087 phylogenetics and environmental niche models to explore speciation
 3088 mechanisms in dendrobatid frogs. *Evolution* 58:1781–
 3089 1793. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2004.tb00461.x>.
 3090 Graves GR, others (1996) Null models in ecology. Smithsonian Books (DC).
 3091 Grinnell J (1917) The niche-relationships of the California Thrasher. *The Auk*
 3092 34:427–433.
 3093 Guéron R, Almeida AO, Aguilar R, Ogburn MB, Prakash S, Baeza JA (2022)
 3094 Delimiting species within the *Lysmata vittata* (Stimpson, 1860) (Decapoda:
 3095 Lysmatidae) species complex in a world full of invaders. *Zootaxa* 5150:189–
 3096 216. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.5150.2.2>.

3097 Harvey PH, Pagel MD (1991) The comparative method in evolutionary biology.
 3098 Oxford university press.

3099 Haug GH, Tiedemann R (1998) Effect of the formation of the Isthmus of Panama
 3100 on Atlantic Ocean thermohaline circulation. *Nature* 393:673–676.
 3101 <https://doi.org/10.1038/31447>.

3102 Hertwig ST, Schweizer M, Das I, Haas A (2013) Diversification in a biodiversity
 3103 hotspot—The evolution of Southeast Asian rhacophorid tree frogs on Borneo
 3104 (Amphibia: Anura: Rhacophoridae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*
 3105 68:567–581. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2013.04.001>.

3106 Hunt G, Cronin TM, Roy K (2005) Species–energy relationship in the deep sea:
 3107 a test using the Quaternary fossil record. *Ecology Letters* 8:739–747.

3108 Hutchinson G (1957) Concluding remarks—cold spring harbor symposia on
 3109 quantitative biology. Reprinted in 1991: classics in theoretical biology. *Bulletin*
 3110 *of Mathematical Biology* 53:193–213. [https://doi.org/10.1111/j.1461-](https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00778.x)
 3111 [0248.2005.00778.x](https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00778.x).

3112 Jöst AB, Yasuhara M, Wei C-L, Okahashi H, Ostmann A, Martínez Arbizu P,
 3113 Mamo B, Svavarsson J, Brix S (2019) North Atlantic Gateway: Test bed of
 3114 deep-sea macroecological patterns. *Journal of Biogeography* 46:2056–2066.
 3115 <https://doi.org/10.1111/jbi.13632>.

3116 Kozak KH, Wiens J (2006) Does niche conservatism promote speciation? A case
 3117 study in North American salamanders. *Evolution* 60:2604–2621.
 3118 <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2006.tb01893.x>.
 3119

3120 Limbaugh C, Pederson H, Chace Jr FA (1961) Shrimps that clean fishes. Bulletin
3121 of Marine Science 11:237–257.

3122 Lindstrom E, Lukas R, Fine R, Firing E, Godfrey S, Meyers G, Tsuchiya M (1987)
3123 The western equatorial Pacific Ocean circulation study. Nature 330:533–537.

3124 Mansion G, Selvi F, Guggisberg A, Conti E (2009) Origin of Mediterranean insular
3125 endemics in the Boraginales: integrative evidence from molecular dating and
3126 ancestral area reconstruction. Journal of Biogeography 36:1282–1296.
3127 <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2009.02082.x>.

3128 McGinty N, Barton AD, Finkel ZV, Johns DG, Irwin AJ (2021) Niche conservation
3129 in copepods between ocean basins. Ecography 44:1653–1664.
3130 <https://doi.org/10.1111/ecog.05690>.

3131 McNamara JC, Faria SC (2012) Evolution of osmoregulatory patterns and gill ion
3132 transport mechanisms in the decapod Crustacea: a review. J Comp Physiol B
3133 182:997–1014. <https://doi.org/10.1007/s00360-012-0665-8>.

3134 Newman WA, Bauer RT (2004) Protandric Simultaneous Hermaphroditism in the
3135 Marine Shrimp *Lysmata californica* (Caridea: Hippolytidae). Journal of
3136 Crustacean Biology 24:131–139. <https://doi.org/10.1651/C-2426>.

3137 Nosil P (2007) Divergent host plant adaptation and reproductive isolation
3138 between ecotypes of *Timema cristinae* walking sticks. The American Naturalist
3139 169:151–162. <https://doi.org/10.1086/510634>.

3140 Nosil P, Flaxman SM (2011) Conditions for mutation-order speciation.
3141 Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 278:399–407.
3142 <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.1215>.

3143 Okuno J, Fiedler GC (2010) *Lyasmata lipkei*, a new species of peppermint shrimp
 3144 (Decapoda, Hippolytidae) from warm temperate and subtropical waters of
 3145 Japan. In: Studies on Malacostraca: Lipke Bijdeley Holthuis Memorial Volume.
 3146 Brill, p 597–610. https://doi.org/10.1163/9789047427759_042.

3147 Pachelle PPG, Anker A, Mendes CB, Bezerra LEA (2016) Decapod crustaceans
 3148 from the state of Ceará, northeastern Brazil: an updated checklist of marine
 3149 and estuarine species, with 23 new records. Zootaxa 4131:1–63.
 3150 <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4789.1.2>.

3151 Papadopoulos AS, Baker WJ, Crayn D, Butlin RK, Kynast RG, Hutton I, Savolainen
 3152 V (2011) Speciation with gene flow on Lord Howe Island. Proceedings of the
 3153 National Academy of Sciences 108:13188–13193.
 3154 <https://doi.org/10.1073/pnas.1106085108>.

3155 Pearman PB, Lavergne S, Roquet C, Wüest R, Zimmermann NE, Thuiller W
 3156 (2014) Phylogenetic patterns of climatic, habitat and trophic niches in a E
 3157 uropean avian assemblage. Global Ecology and Biogeography 23:414–424.
 3158 <https://doi.org/10.1111/geb.12127>.

3159 Perry AL, Low PJ, Ellis JR, Reynolds JD (2005) Climate change and distribution
 3160 shifts in marine fishes. science 308:1912–1915.
 3161 <https://doi.org/10.1126/science.1111322>.

3162 Peterson AT, Soberón J, Pearson RG, Anderson RP, Martínez-Meyer E,
 3163 Nakamura M, Araújo MB (2011) Ecological niches and geographic
 3164 distributions (MPB-49). In: Ecological niches and geographic distributions
 3165 (MPB-49). Princeton University Press.
 3166 <https://doi.org/10.1515/9781400840670>.

3167 Pfenninger M, Nowak C, Magnin F (2007) Intraspecific range dynamics and niche
 3168 evolution in *Candidula* land snail species. *Biological Journal of the Linnean*
 3169 *Society* 90:303–317. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2007.00724.x>.
 3170 Pickett STA, Bazzaz FA (1978) Organization of an Assemblage of Early
 3171 Successional Species on a Soil Moisture Gradient. *Ecology* 59:1248–1255.
 3172 <https://doi.org/10.2307/1938238>.
 3173 Poloczanska ES, Brown CJ, Sydeman WJ, Kiessling W, Schoeman DS, Moore
 3174 PJ, Brander K, Bruno JF, Buckley LB, Burrows MT, others (2013) Global
 3175 imprint of climate change on marine life. *Nature Climate Change* 3:919–925.
 3176 <https://doi.org/10.1038/nclimate1958>.
 3177 Rhyne AL, Calado R, Dos Santos A (2012) *Lysemata jundalini*, a new peppermint
 3178 shrimp (Decapoda, Caridea, Hippolytidae) from the Western Atlantic. *Zootaxa*
 3179 3579:71–79. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3579.1.4>.
 3180 Rhyne AL, Lin J (2006) A western Atlantic peppermint shrimp complex:
 3181 redescription of *Lysemata wurdemanni*, description of four new species, and
 3182 remarks on *LYSMATA rathbunae* (Crustacea: Decapoda: Hippolytidae).
 3183 *BULLETIN OF MARINE SCIENCE* 79:44.
 3184 Rincón-Barrado M, Olsson S, Villaverde T, Moncalvillo B, Pokorny L, Forrest A,
 3185 Riina R, Sanmartín I (2021) Ecological and geological processes impacting
 3186 speciation modes drive the formation of wide-range disjunctions within tribe
 3187 Putorieae (Rubiaceae). *Journal of Systematics and Evolution* 59:915–934.
 3188 <https://doi.org/10.1111/jse.12747>.

3189 Rödder D, Engler JO (2011) Quantitative metrics of overlaps in Grinnellian
 3190 niches: advances and possible drawbacks. *Global Ecology and Biogeography*
 3191 20:915–927. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2011.00659.x>.

3192 Rundle HD, Nosil P (2005) Ecological speciation. *Ecology letters* 8:336–352.
 3193 <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00715.x>.

3194 Santos R de C, Alves DFR, Carvalho-Batista A (2021) Shrimps of genus *Lysmata*
 3195 Risso, 1816 (Caridea: Lysmatidae) from Queimada Grande Island region,
 3196 southeastern Brazil. *Nauplius* 29:e2021032. [https://doi.org/10.1590/2358-](https://doi.org/10.1590/2358-2936e2021032)
 3197 2936e2021032.

3198 Sastry A, Vernberg F, Vernberg W (1983) Ecological aspects of reproduction.
 3199 *The biology of Crustacea* 8:179–270.

3200 Schluter D (2001) Ecology and the origin of species. *Trends in Ecology &*
 3201 *Evolution* 16:372–380. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(01\)02198-X](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02198-X).

3202 Schluter D (2009) Evidence for ecological speciation and its alternative. *Science*
 3203 323:737–741. <https://doi.org/10.1126/science.1160006>.

3204 Schluter D, Conte GL (2009) Genetics and ecological speciation. *Proceedings of*
 3205 *the National Academy of Sciences* 106:9955–9962.
 3206 <https://doi.org/10.1073/pnas.0901264106>.

3207 Schneider B, Schmittner A (2006) Simulating the impact of the Panamanian
 3208 seaway closure on ocean circulation, marine productivity and nutrient cycling.
 3209 *Earth and Planetary Science Letters* 246:367–380.
 3210 <https://doi.org/10.1016/j.epsl.2006.04.028>.

3211 Servedio MR, Van Doorn GS, Kopp M, Frame AM, Nosil P (2011) Magic traits in
 3212 speciation: 'magic' but not rare? *Trends in ecology & evolution* 26:389–397.
 3213 <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.04.005>.

3214 Sexton JP, McIntyre PJ, Angert AL, Rice KJ (2009) Evolution and ecology of
 3215 species range limits. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 40:415–436.
 3216 <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110316-023003>.

3217 Silvertown J, Dodd M, Gowing D, Lawson C, McConway K (2006) Phylogeny and
 3218 the Hierarchical Organization of Plant Diversity. *Ecology* 87:S39–S49.
 3219 <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2001.00553.x>.

3220 Soberón J (2007) Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of
 3221 species. *Ecology letters* 10:1115–1123. [https://doi.org/10.1111/j.1461-](https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01107.x)
 3222 [0248.2007.01107.x](https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01107.x).

3223 Spalding MD, Fox HE, Allen GR, Davidson N, Ferdaña ZA, Finlayson M, Halpern
 3224 BS, Jorge MA, Lombana A, Lourie SA, Martin KD, McManus E, Molnar J,
 3225 Recchia CA, Robertson J (2007) Marine Ecoregions of the World: A
 3226 Bioregionalization of Coastal and Shelf Areas. *BioScience* 57:573–583.
 3227 <https://doi.org/10.1641/B570707>.

3228 Tittensor DP, Mora C, Jetz W, Lotze HK, Ricard D, Berghe EV, Worm B (2010)
 3229 Global patterns and predictors of marine biodiversity across taxa. *Nature*
 3230 466:1098–1101. <https://doi.org/10.1038/nature09329>

3231 Torres-Cambas Y, Ferreira S, Cordero-Rivera A, Lorenzo-Carballa MO (2019)
 3232 Mechanisms of allopatric speciation in an Antillean damselfly genus (Odonata,
 3233 Zygoptera): Vicariance or long-distance dispersal? *Molecular phylogenetics*
 3234 *and evolution* 137:14–21. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2019.04.018>.

3235 Tyberghein L, Verbruggen H, Pauly K, Troupin C, Mineur F, De Clerck O (2012)
 3236 Bio-ORACLE: a global environmental dataset for marine species distribution
 3237 modelling. *Global Ecology and Biogeography* 21:272–281.
 3238 <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2011.00656.x>.

 3239 Via S (2001) Sympatric speciation in animals: the ugly duckling grows up. *Trends*
 3240 *in ecology & evolution* 16:381–390. [https://doi.org/10.1016/S0169-](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02188-7)
 3241 [5347\(01\)02188-7](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02188-7).

 3242 Voris HK (2000) Maps of Pleistocene sea levels in Southeast Asia: shorelines,
 3243 river systems and time durations. *Journal of Biogeography* 27:1153–1167.
 3244 <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2000.00489.x>

 3245 Whittaker RH (1970) *Communities and ecosystems*.

 3246 Wicksten MK (2000) A new species of *Lyssmata* (Caridea, Hippolytidae) from the
 3247 Eastern Pacific. *Crustaceana* 73:207–213. <https://doi.org/10.2307/1446914>.

 3248 Wiens JJ (2004) Speciation and ecology revisited: phylogenetic niche
 3249 conservatism and the origin of species. *Evolution* 58:193–197.
 3250 <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2004.tb01586.x>.

 3251 Wiens JJ, Graham CH (2005) Niche conservatism: integrating evolution, ecology,
 3252 and conservation biology. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 36:519–539.
 3253 <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.36.102803.095431>

 3254 Yasuhara M, Danovaro R (2016) Temperature impacts on deep-sea biodiversity.
 3255 *Biological Reviews* 91:275–287. <https://doi.org/10.1126/science.258.5088.1643>.

 3256
 3257

3258

3259 **5. Considerações Finais**

3260

3261 Esta tese contribuiu para a ampliação do conhecimento sobre padrões
3262 de diversidade e dinâmica de nicho no ambiente marinho, ao confirmar a
3263 relevância da escala espacial para a avaliação dos padrões de riqueza da família
3264 Lysmatidae e demonstrar que o conservadorismo não é hegemônico neste
3265 grupo.

3266 Ampliou o conhecimento a respeito dos camarões lysmatídeos,
3267 comprovando a relevância da temperatura, salinidade, batimetria e riqueza de
3268 corais para ecologia do grupo e permitiu a descoberta de uma possível
3269 diversidade críptica que pode direcionar esforços de amostragem futuros.
3270 Reforça a possibilidade de existência de um padrão de distribuição bimodal entre
3271 crustáceos, já que Lysmatidae apresentou picos de riqueza nas regiões de
3272 transição tropical e subtropical nos dois hemisférios. Por fim, a relevância da
3273 temperatura e da riqueza de corais na estruturação dos nichos de Lysmatidae
3274 suscita a necessidade de estudos futuros que simulem o efeito das mudanças
3275 climáticas sobre o grupo, permitindo que políticas públicas focadas na
3276 conservação do grupo sejam construídas.

3277

3278

3279

3280

3281

3282

3283

3284

3285

3286

3287 **6. ANEXOS**

3288

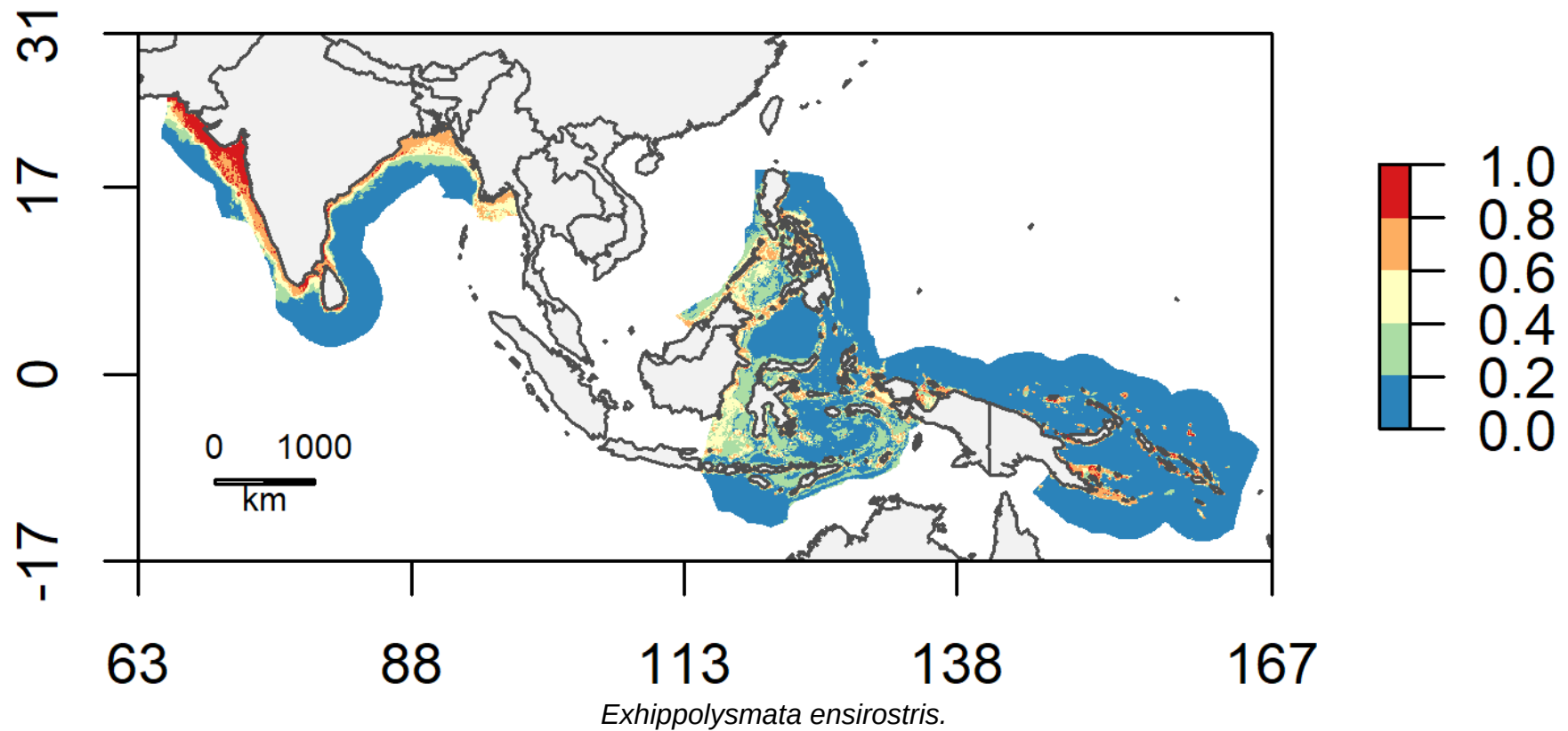
3289	Capítulo 1
3290	
3291	Material Suplementar 1 – Ocorrências de espécies da família Lysmatidae,
3292	segundo ecorregiões marinhas propostas por Spalding et al.(2008).
3293	Material Suplementar 2 – Cluster de correlação das variáveis ambientais e fator
3294	de inflação da variância

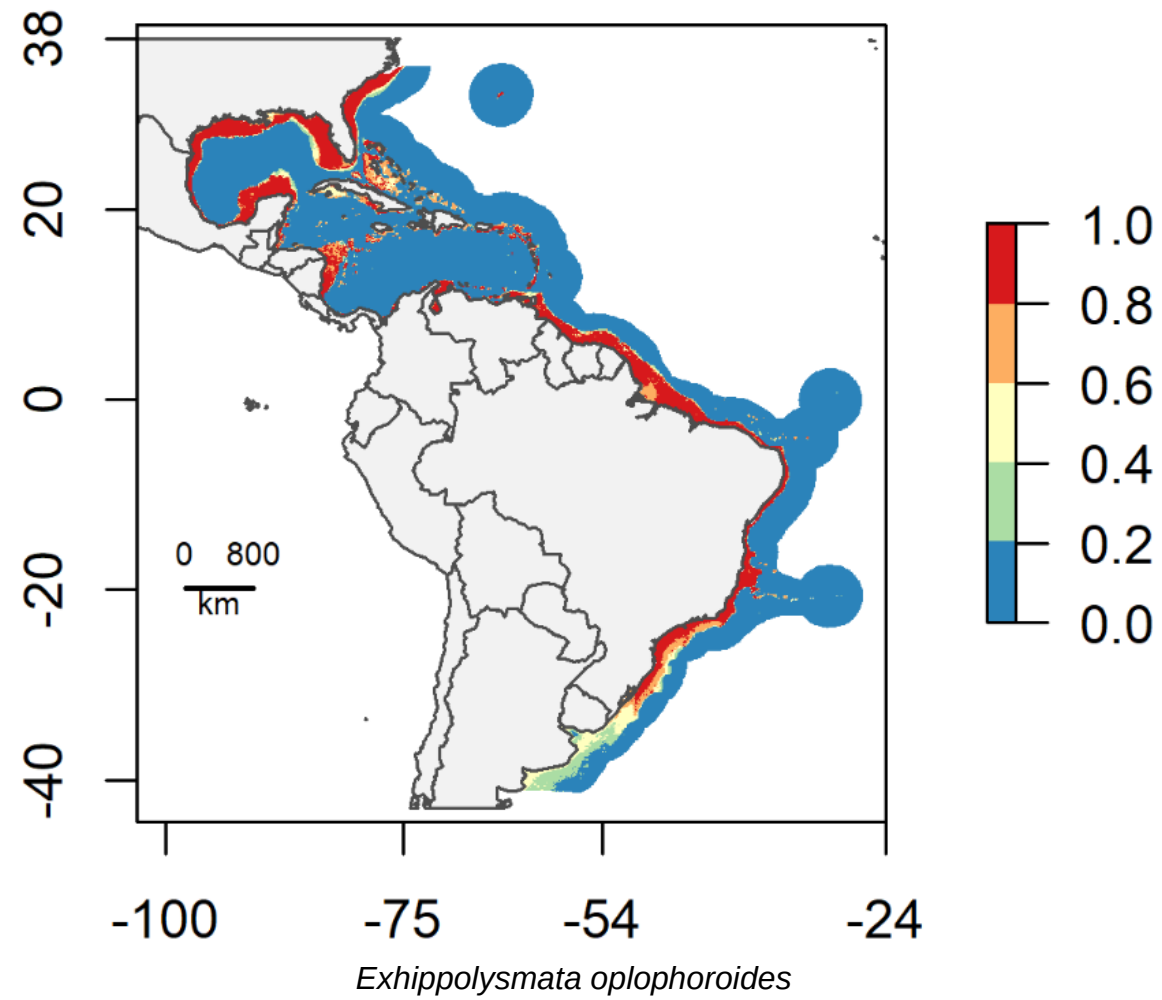
3295 Capítulo 2

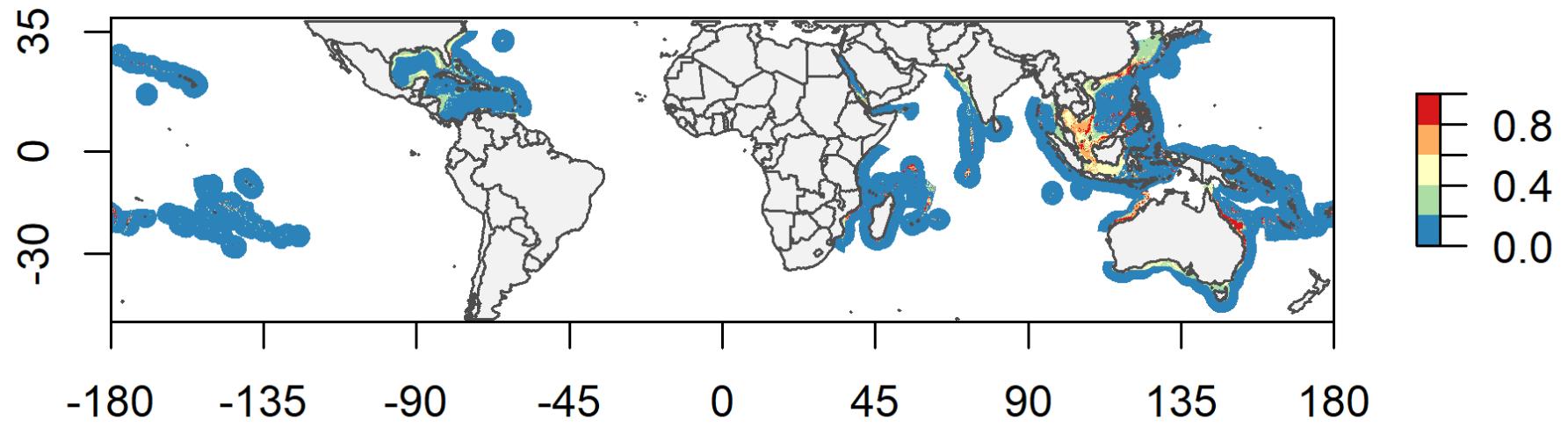
3296

3297 **Material Suplementar 1 – Métricas dos modelos**

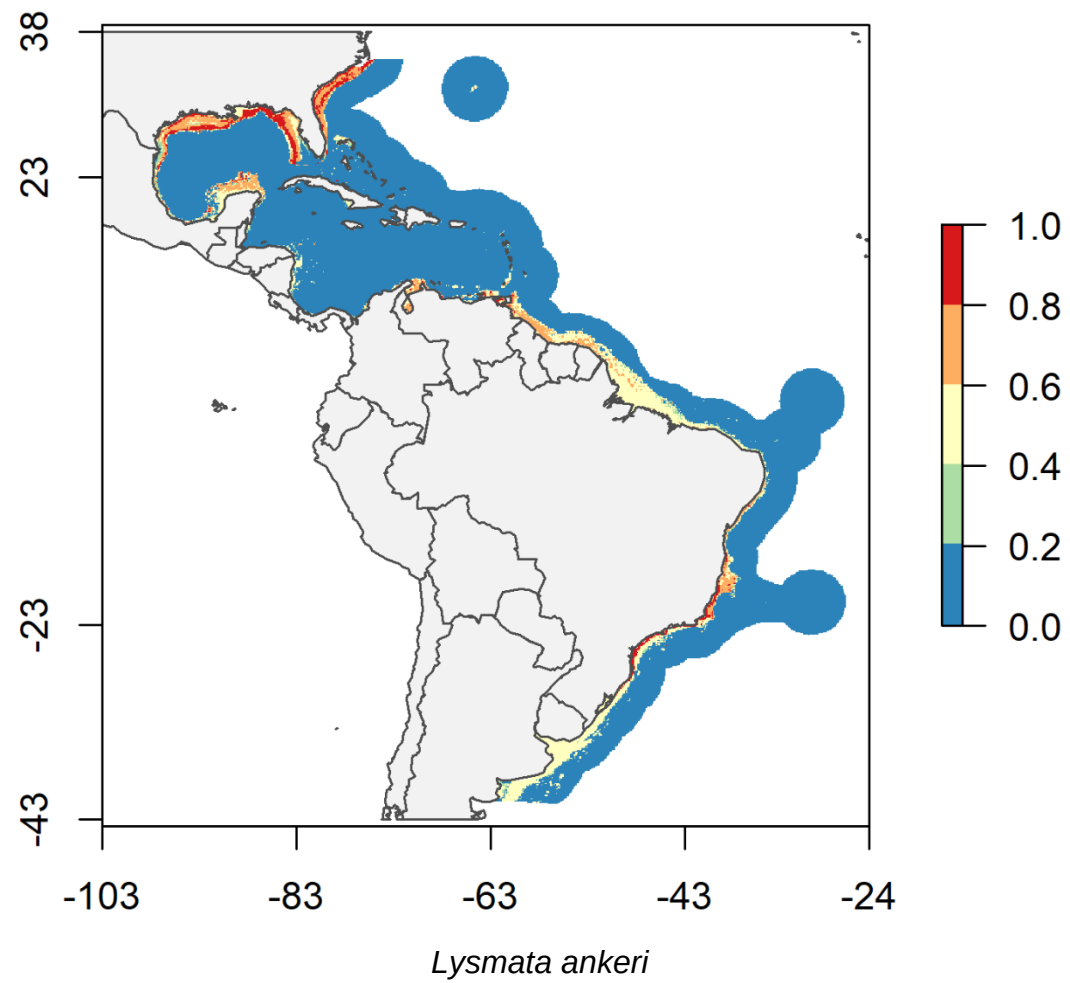
3298 **Material Suplementar 2 – Modelos de distribuição elaborados a partir do método da média superior – SUP. Legenda: azul- ausência**
3299 **de adequabilidade, vermelho – adequabilidade máxima.**

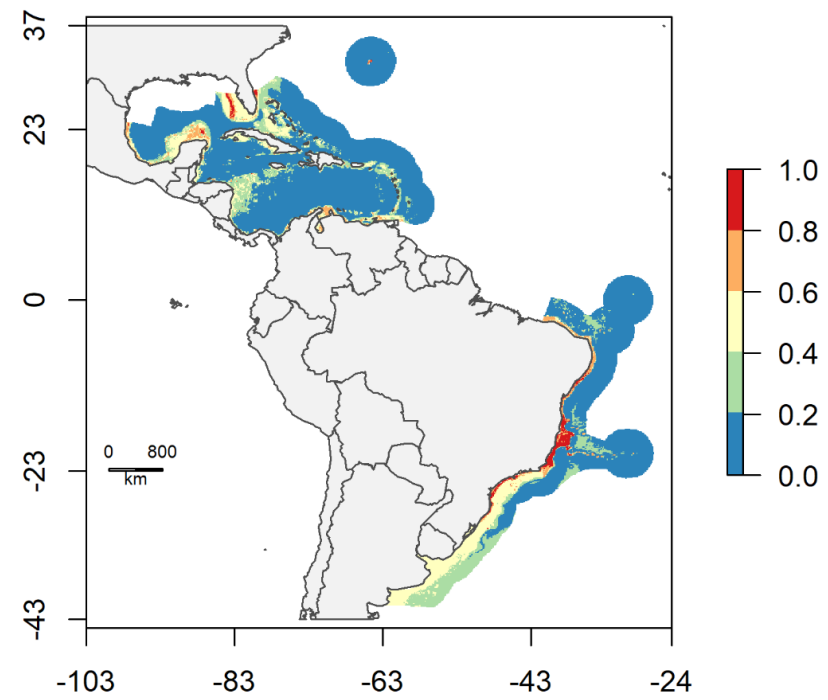




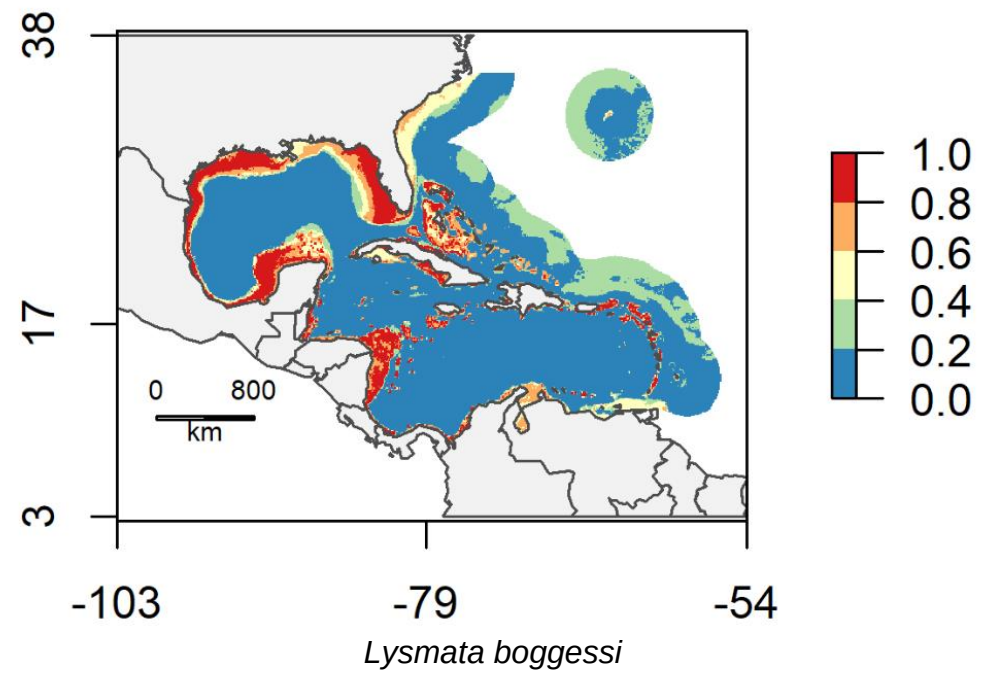


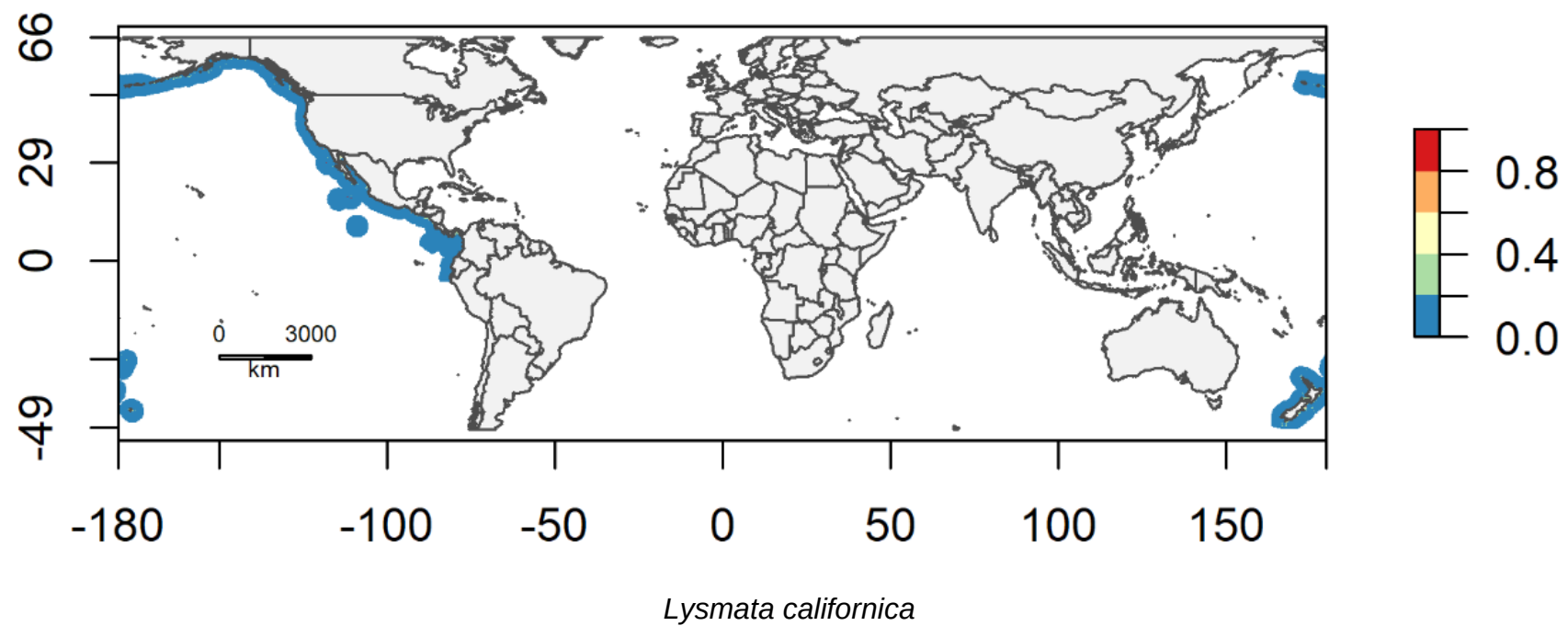
Lysmata amboinensis

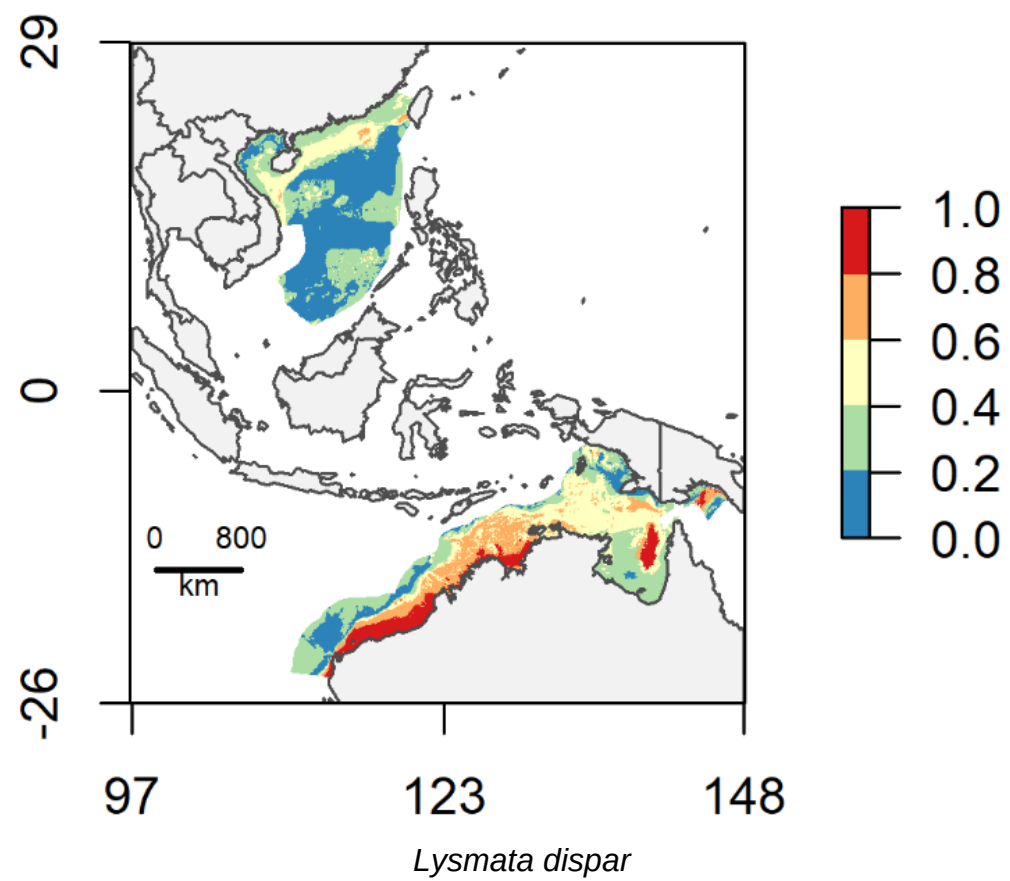


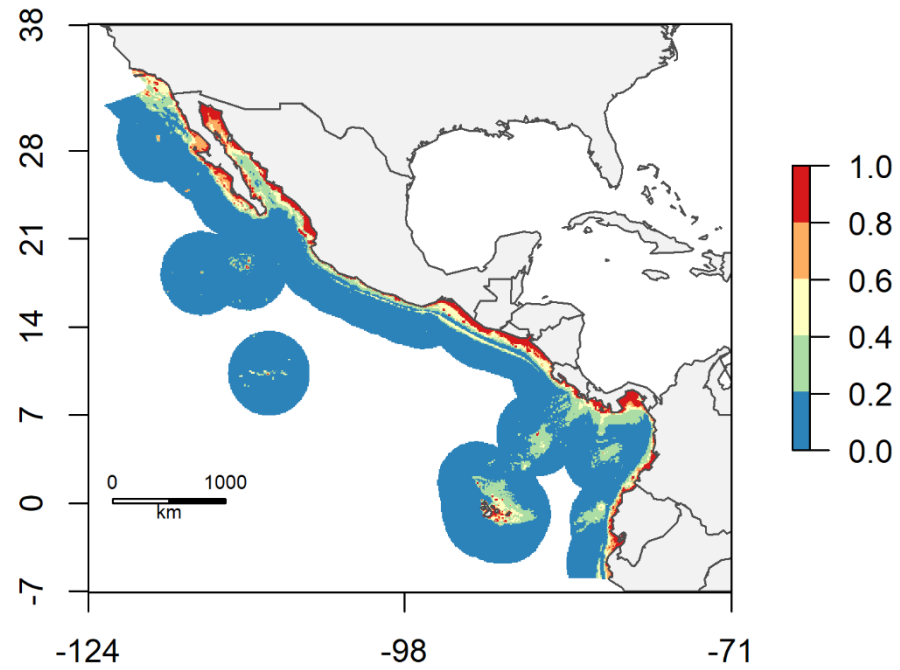


Lysmata bahia

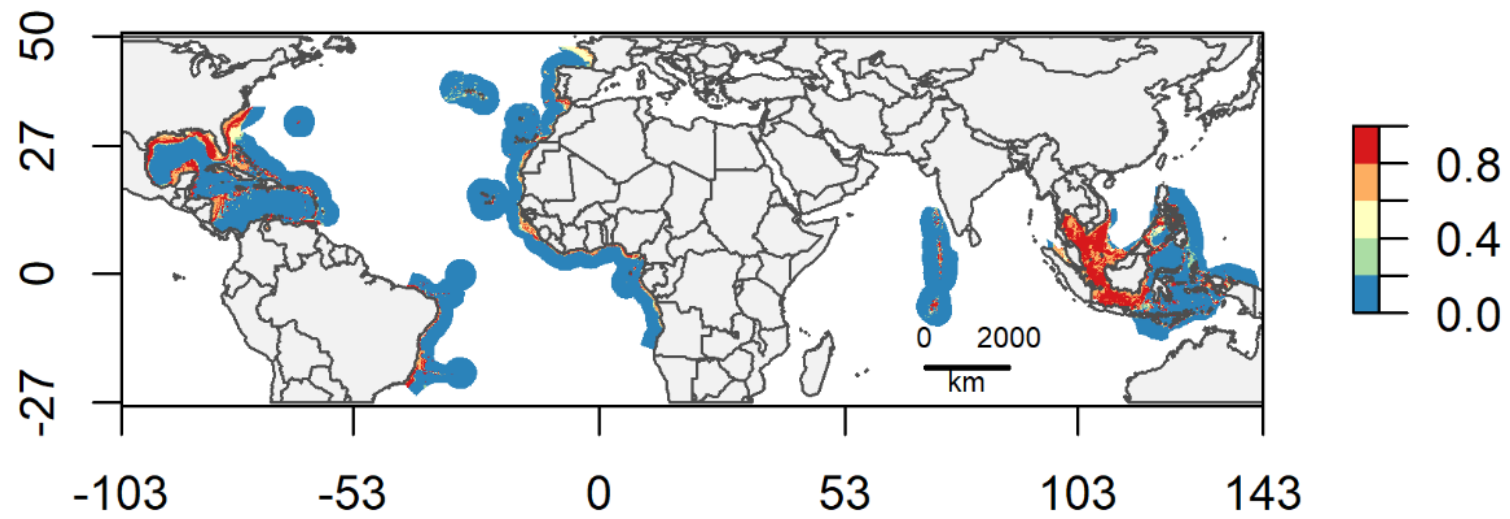




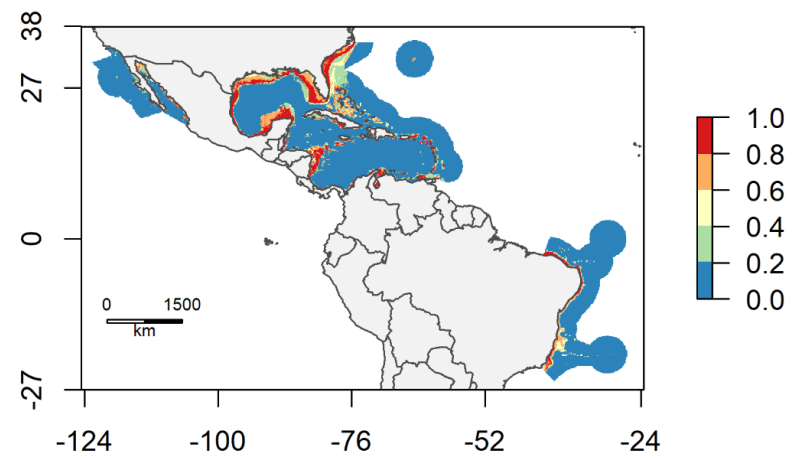




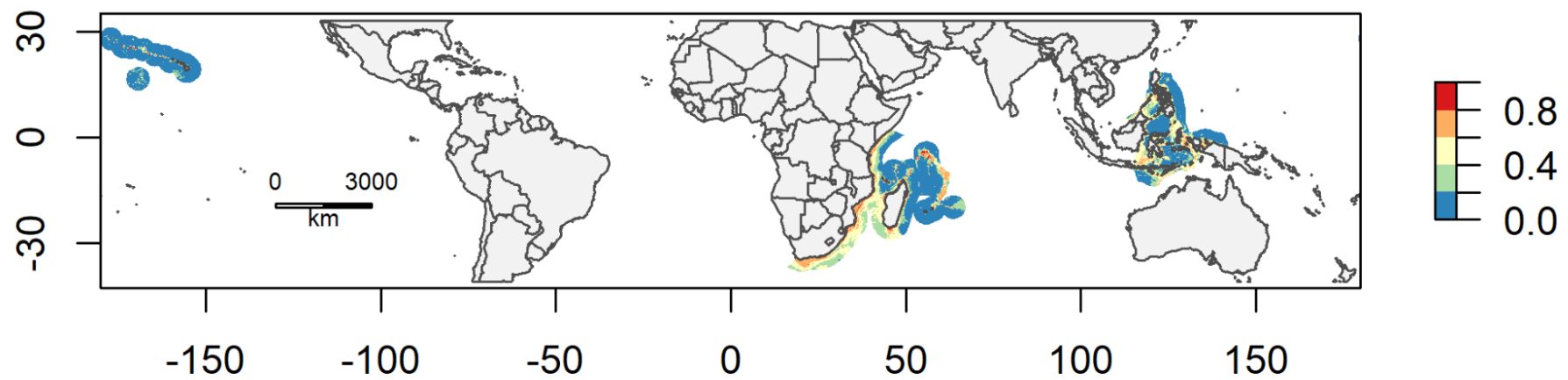
Lysmata galapagensis



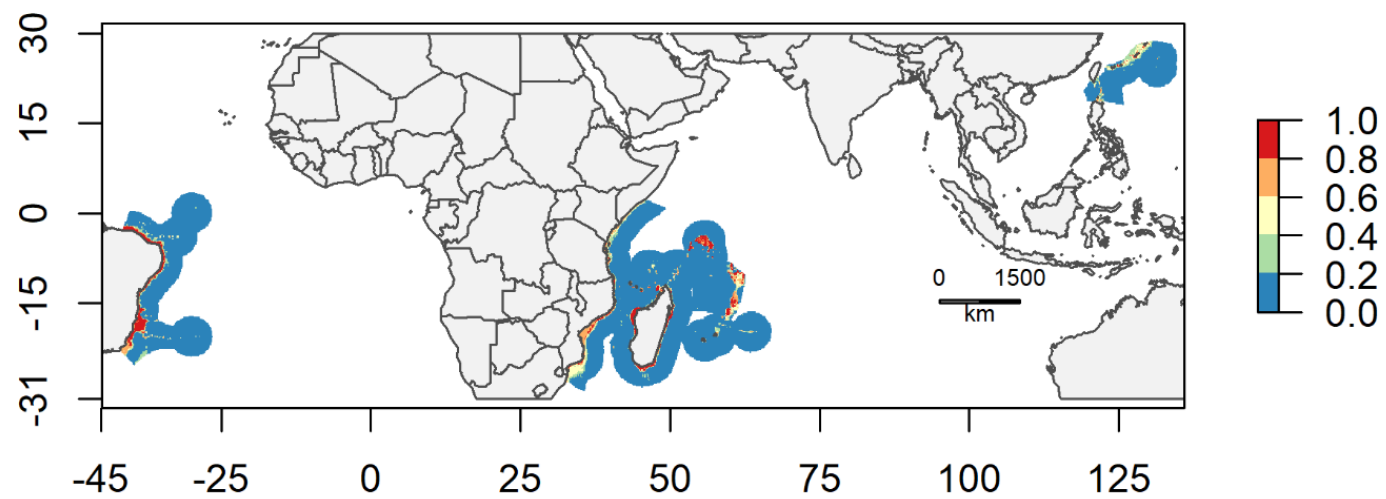
Lysmata grabhami



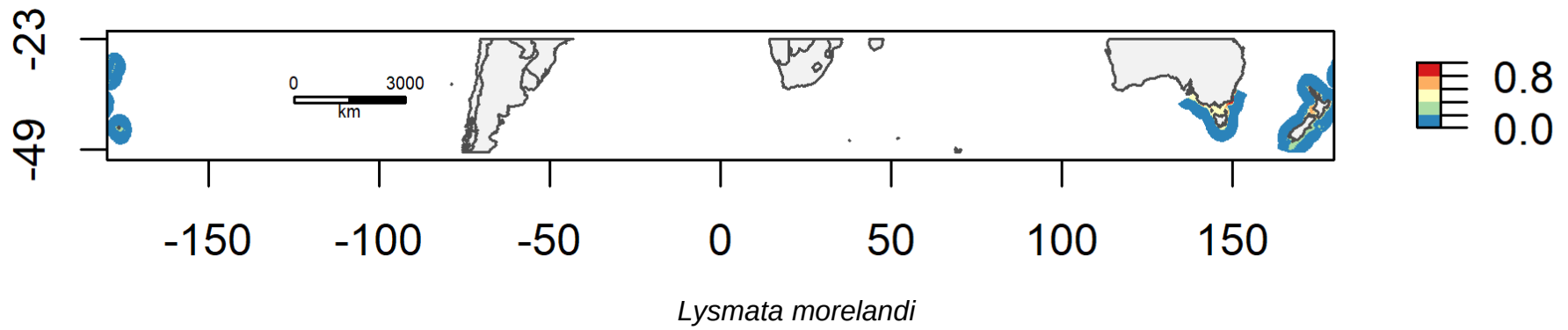
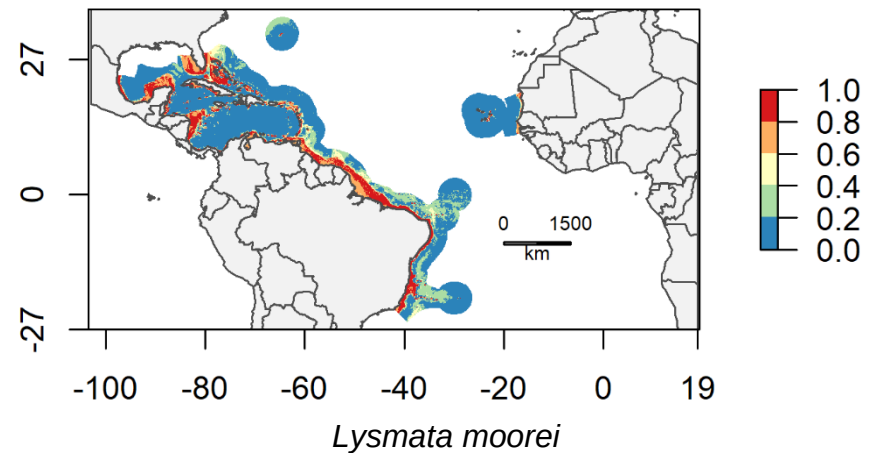
Lysmata intermedia

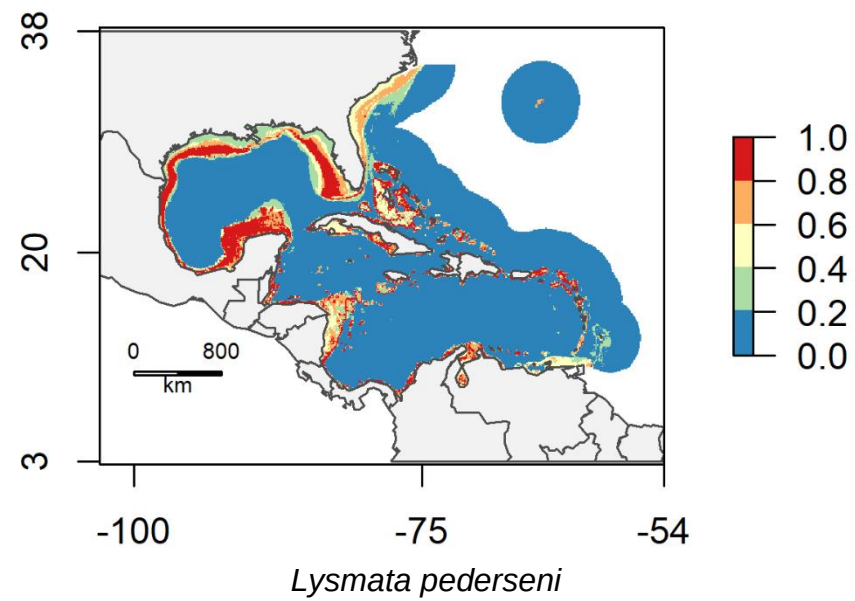
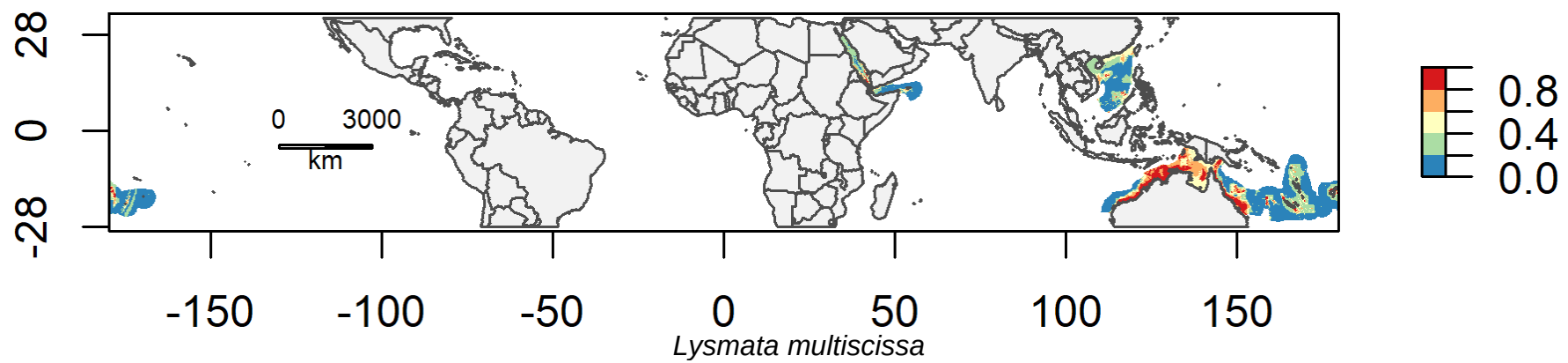


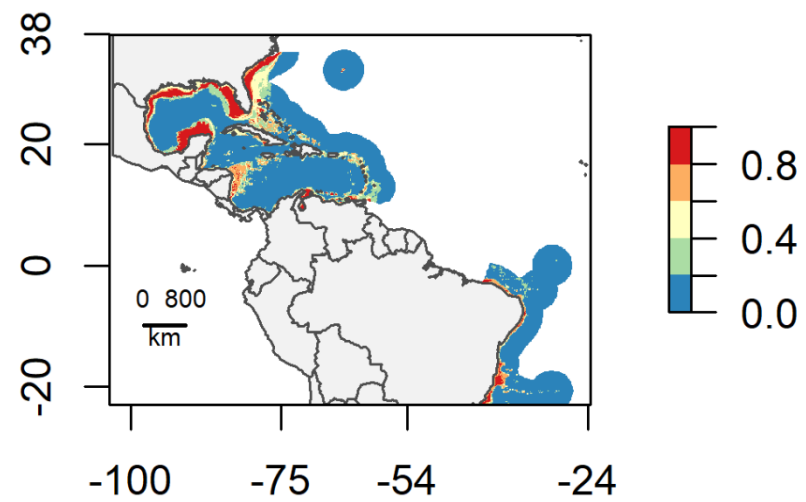
Lysmata kuekenthali



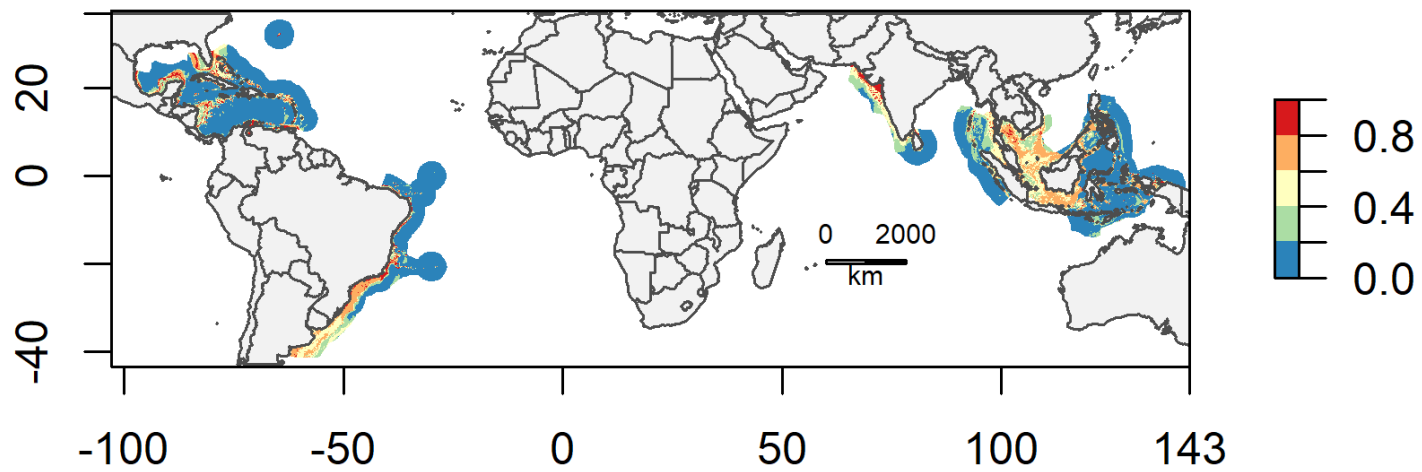
Lysmata lipkei



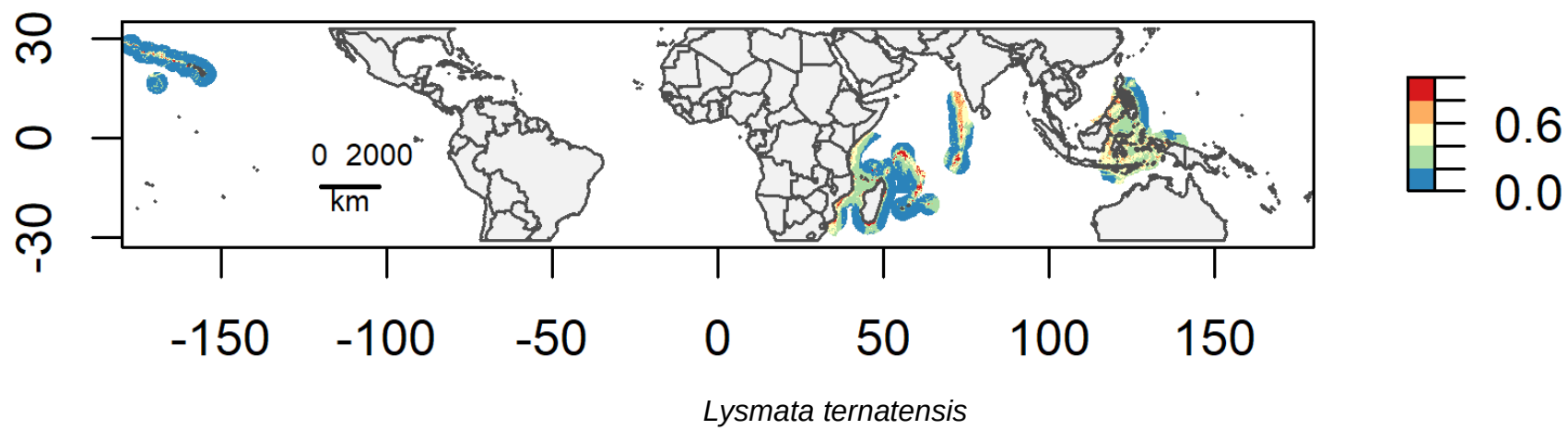
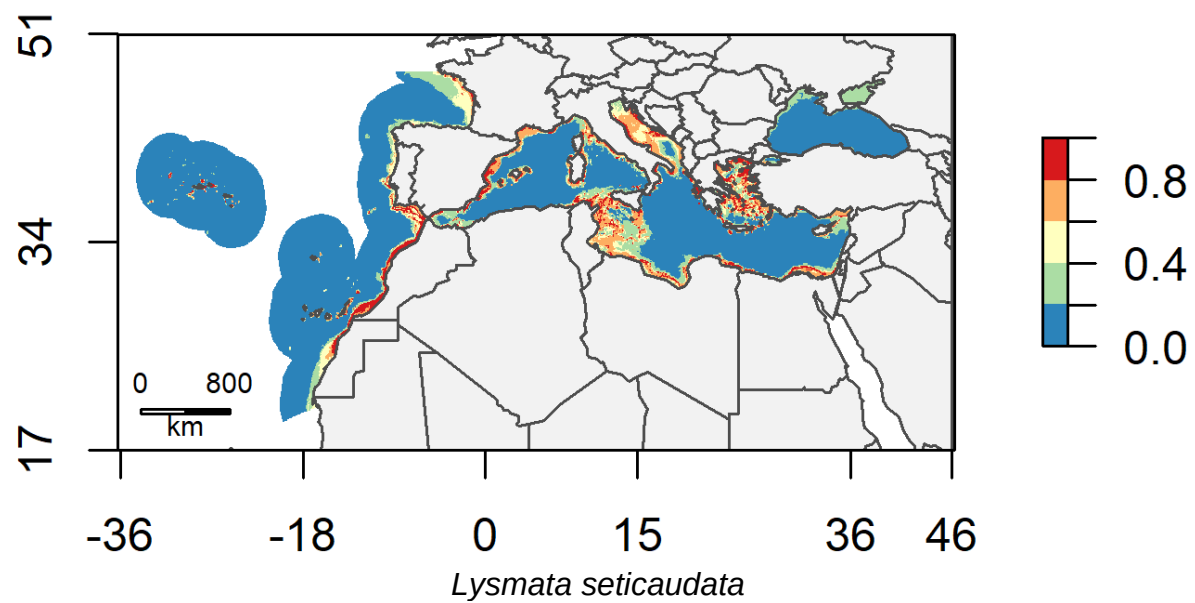


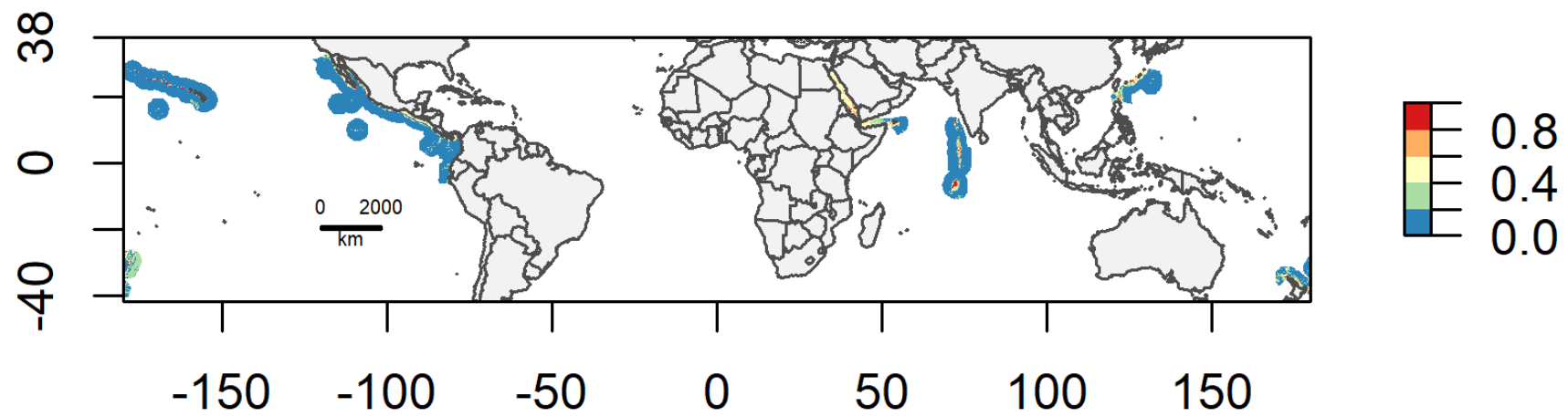


Lysmata rathbunae

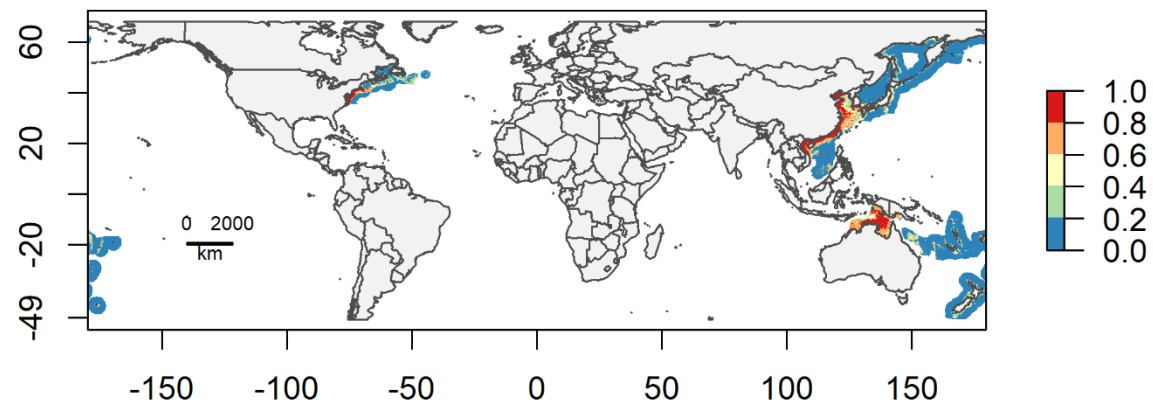


Lysmata rauli

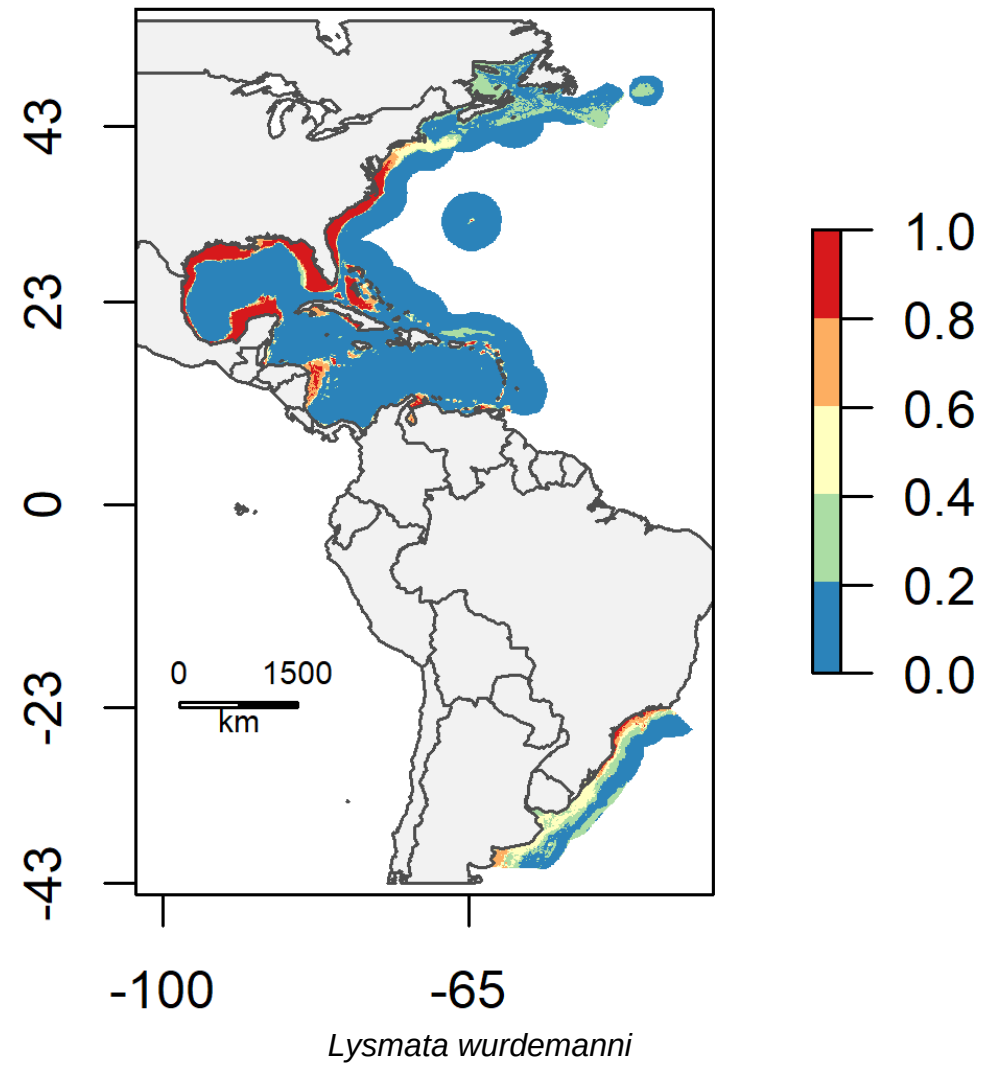


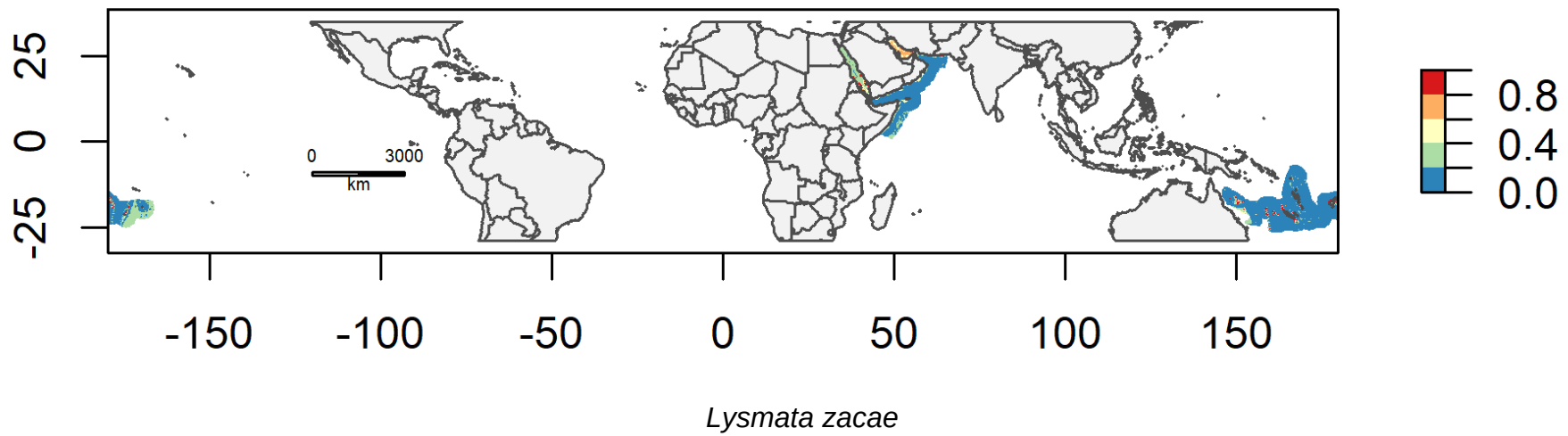


Lysmata trisetacea



Lysmata vittata





3300

3301 Capítulo 3

3302

3303 **Material Suplementar 1** – Análises de sobreposição de nicho de espécies da
3304 família Lysmatidae. Legenda: D = Índice Schoener de similaridade, I= Índice de
3305 Hellinger; **= significativo; NS = não significativo

3306

3307 **Material Suplementar 2** – Interpretação dos resultados das análises de
3308 sobreposição (NOT) e divergência (NDT) de nicho das espécies endêmicas do
3309 oceano Atlântico e apresentação das variáveis ambientais mais relacionadas aos
3310 eixos PC1 e PC2 da análise. Legenda: ** = significativo; NS = não significativo;
3311 (-) = negativamente correlacionado; (+)= positivamente correlacionado; temp. =
3312 temperatura; sal. =salinidade; m = média; r = amplitude.

3313

3314 **Material Suplementar 3** – Interpretação dos resultados das análises de
3315 sobreposição (NOT) e divergência (NDT) de nicho das espécies endêmicas do
3316 reino Indo-Pacífico Central e apresentação das variáveis ambientais mais
3317 relacionadas aos eixos PC1 e PC2 da análise. Legenda: ** = significativo; NS =
3318 não significativo; (-) = negativamente correlacionado; (+)= positivamente
3319 correlacionado; temp. = temperatura; sal. =salinidade; m = média; r = amplitude.

3320

3321

3322

3323 **Material Suplementar 4:** Distribuição das espécies de Lysmatidae no planeta, conforme províncias marinas de (Spalding et al.
3324 2008).
3325

