

Universidade do Estado do Rio de Janeiro

Centro de Tecnologia e Ciências

Faculdade de Oceanografia

Aline Nogueira Augusto

Dinâmica populacional da ostra nativa *Crassostrea rhizophorae* (Guilding 1828), e da ostra invasora *Saccostrea cuccullata* (Born 1778), em costões rochosos da Baía de Guanabara

Rio de Janeiro

2022

Aline Nogueira Augusto

Dinâmica populacional da ostra nativa *Crassostrea rhizophorae* (Guilding 1828), e da ostra invasora *Saccostrea cuccullata* (Born 1778), em costões rochosos da Baía de

Guanabara

Dissertação apresentada, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre, ao Programa de Pós-Graduação em Oceanografia, da Universidade do Estado do Rio de Janeiro. Área de concentração: Processos oceanográficos na interface continente oceano.

Orientadora: Prof. Dra. Helena Passeri Lavrado Coorientadora: Prof. Dra. Andrea de Oliveira Ribeiro Junqueira

CATALOGAÇÃO NA FONTE UERJ / REDE SIRIUS / BIBLIOTECA CTC/C

A923 Augusto, Aline Nogueira

Dinâmica populacional da ostra nativa Crassostrea rhizophorae (Guilding 1828), e da ostra invasora Saccostrea cuccullata (Born 1778), em costões rochosos da Baía de Guanabara / Aline Nogueira Augusto. – 2022.

103 f. : il.

Orientadora: Helena Passeri Lavrado. Coorientadora: Andrea de Oliveira Ribeiro Junqueira Dissertação (Mestrado) - Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Faculdade de Oceanografia.

1. Oceanografia biológica – Rio de Janeiro (RJ) – Teses. 2. Ostras – Praia de Boa Viagem (RJ) – Teses. 3. Bioinvasão – Monitoramento – Guanabara, Baía de (RJ) – Teses. 4. Ecossistemas costeiros – Aspectos econômicos – Guanabara, Baía de (RJ) – Teses. 5. Ecossistemas aquáticos – Manejo– Teses. 6. Praias – Proteção – Teses. I. Lavrado, Helena Passeri. II. Junqueira, Andrea de Oliveira Ribeiro. III. Universidade do Estado do Rio de Janeiro. IV. Faculdade de Oceanografia. Título.

CDU 551.46(815.3)

Bibliotecária responsável: Fernanda Lobo / CRB-7:5265

Autorizo, apenas para fins acadêmicos e científicos, a reprodução total ou parcial desta dissertação, desde que citada a fonte.

Aline Nogueira Augusto

Dinâmica populacional da ostra nativa *Crassostrea rhizophorae* (Guilding 1828), e da ostra invasora *Saccostrea cuccullata* (Born 1778), em costões rochosos da Baía de Guanabara.

Dissertação apresentada, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre, ao Programa de Pós-Graduação em Oceanografia, da Universidade do Estado do Rio de Janeiro. Área de concentração: Processos oceanográficos na interface continente oceano.

Aprovada em 13 de outubro de 2022.

Coorientadora:	Profa. Dra. Andrea de Oliveira Ribeiro Junqueira
	Universidade Federal do Rio de Janeiro
Banca Examinadora:	
	Profa. Dra. Helena Passeri Lavrado (Orientadora)
	Universidade Federal do Rio de Janeiro
	Prof. Dr. Luis Felipe Skinner
	Universidade do Estado do Rio de Janeiro (UERJ)

Prof. Dr. Vinicius Peruzzi de Oliveira Universidade Federal do Rio de Janeiro

> Rio de Janeiro 2022

DEDICATÓRIA

Dedico este trabalho a todas as pessoas que me ajudaram e me apoiaram para a sua conclusão.

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente a Deus por me guiar ao longo da minha vida e permitir que nunca me falte nada.

Ao meu marido e melhor amigo Rafael, por todo amor ao longo da nossa vida conjunta, pela extrema paciência que teve durante todo esse período, por seu apoio incondicional aos meus sonhos, por todos os conselhos e ajuda. Tenho certeza que esse trabalho não teria se realizado se você não estivesse ao meu lado dando todo o suporte que eu precisava.

A minha família por todo o apoio e compreensão que tiveram comigo ao longo desse período.

Aos meus amigos por todo o carinho e suporte que me deram durante todo esse período e por serem minha segunda família, ajudando a segurar a barra e melhorando o meu humor sempre. Em especial aos meus amigos Arthur e Camila por toda a ajuda e por não terem deixado eu trilhar todo esse caminho sem apoio, ajudando nas coletas, nas análises e principalmente na escrita.

A minha orientadora Prof. Dra. Helena Passeri Lavrado por ter aceitado me orientar e acreditado em mim, pelos ensinamentos, ajuda e por toda a paciência de me guiar por momentos difíceis.

A minha coorientadora Prof. Dra. Andrea de Oliveira Ribeiro Junqueira. Muito obrigada por toda amizade, paciência, ensinamentos, dedicação e por todas as contribuições que fez neste trabalho e na minha vida acadêmica durante esses anos. Obrigada por toda a confiança depositada em mim durante toda essa fase!

Ao professor Paulo Paiva por todas as dicas, leituras, análises salvadoras no R e das respostas de muitos e-mails de dúvidas dessas análises e reuniões para explicações. Muito obrigada pela paciência e por estar sempre solicito a sanar todas as minhas dúvidas!

A minha família do Laboratório de Benthos por toda a ajuda e ensinamentos, por todas as conversas descontraídas e apoio em todos os momentos. Sou muito grata por terem feito parte da minha vida nessa fase tão importante.

Ao Programa de Pós-Graduação em Oceanografia da Universidade do Estado do Rio de Janeiro (UERJ) pela excelência acadêmica. Agradeço a todo corpo docente por terem contribuído para o meu crescimento profissional através dos ensinamentos fornecidos durante as disciplinas.

Aos membros da banca por terem aceito o convite e agradeço desde já pela revisão e correções deste documento.

Á CAPES pela bolsa concedida durante os meses de mestrado.

À FAPERJ e ao CNPQ pelo financiamento do projeto.

O presente estudo teve financiamento dos projetos "A Baía de Guanabara sob uma perspectiva ecológica de longa duração". (Processos (CNPq 34/2012 - processo 403809/2012-6e FAPERJ, edital 03/2013 - processo E-25/110.114/2013 e Chamada CNPq/MCTI/CONFAP-/FAPs/PELD n° 021/2020, processo 441373/2016-0).;. "A Baía de Guanabara: retrato e perspectivas sócio ecológicos de um ecossistema ameaçado". Processo (Edital MCTIC/CNPq - N° 21/2017, processo 441215/2017-3. Todos sob coordenação geral do Prof. Jean Louis Valentin.

Não é o mais forte que sobrevive, nem o mais inteligente, mas o que melhor se adapta às mudanças.

Charles Darwin

RESUMO

AUGUSTO, Aline Nogueira. Dinâmica populacional da ostra nativa *Crassostrea rhizophorae* (Guilding 1828), e da ostra invasora *Saccostrea cuccullata* (Born 1778), em costões rochosos da Baía de Guanabara. 2022. 103 p. Dissertação (Mestrado em Oceanografia). Faculdade de Oceanografia, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2022.

Ecossistemas marinhos, como os costões rochosos, estão sujeitos a diversos impactos causados pela atividade antrópica, como a introdução de espécies. Ostras são moluscos bivalves com ampla distribuição geográfica, de grande valor econômico e que desempenham papéis importantes no ecossistema, podendo alterar o habitat de forma positiva ou negativa. Assim, mudanças nos parâmetros populacionais, como crescimento, mortalidade e recrutamento necessitam de estudos de longa duração para serem compreendidas. Este trabalho faz parte do Projeto Ecológico de Longa Duração, realizado na Baía de Guanabara e teve como objetivo principal comparar a dinâmica populacional da ostra nativa Crassostrea rhizophorae com a da ostra invasora Saccostrea cuccullata em costões rochosos da Praia de Boa Viagem, Niterói, Rio de Janeiro. Para avaliar a densidade das duas espécies, a porcentagem de mortalidade e recrutamento, foram realizadas amostragens fotográficas sazonais de julho de 2011 a março de 2020 sobre a faixa média da zona entremarés, onde cinco quadrados aleatórios foram selecionados. Essas fotos foram analisadas em laboratório, onde os indivíduos foram identificados e contados. O crescimento das espécies foi avaliado através de amostragens fotográficas quinzenais realizadas entre agosto de 2015 e junho de 2017 em quadrados aleatórios onde todos os indivíduos foram identificados e medidos e em julho de 2016 onde 3 quadrados permanentes foram raspados e 30 indivíduos aleatórios foram acompanhados durante um ano. As medidas aferidas foram altura e comprimento. As curvas de crescimento foram estimadas para ambas as espécies baseadas no modelo de von Bertalanffy e a longevidade pela sua fórmula inversa. Uma análise de seleção de modelos foi realizada a fim de se verificar a relação das abundâncias e da porcentagem de mortalidade e recrutamento com os fatores ambientais. A abundância da ostra invasora aumentou em relação a abundância da ostra nativa, principalmente nos últimos dois anos do período amostral. Foram observadas através da análise de variância hierárquica diferenças significativas interanuais para todos os parâmetros e intraanuais para a densidade de C. rhizophorae e para a porcentagem de recrutamento. A porcentagem de mortalidade apresentou uma alternância com relação a quantidade de Ostreidae vivos e a porcentagem de recrutamento superou os 50% durante os últimos dois anos de amostragem. As principais variáveis abióticas que influenciaram os parâmetros populacionais foram a temperatura da água e do ar. A sobreposição de nicho observada ocorreu ao acaso e com ausência de competição, sendo resultado da influência das variáveis ambientais sobre as espécies. As curvas de crescimento finais e a longevidade (anos) para a altura e comprimento no método de progressão modal de C. rhizophorae e de S. cuccullata foram respectivamente: $L = 65,91 (1-e^{-0,003t}) e 4,57$; $L = 61,17 (1-e^{-0,002t}) e 6,83$; $L = 71,25 (1-e^{-0,002t}) e 6,83$; L = 75,68; L = 63,30 (1-e^{-0,003t}) e 4,99. E para o método de crescimento individual foram respectivamente: L $= 65,91 (1-e^{-0,003t}) e 4,51; L = 61,17 (1-e^{-0,003t}) e 3,71; L = 66,25 (1-e^{-0,002t}) e 5,49; L = 63,30 (1-e^{-0,002t}) e 5,40; L = 63$ 6,31. Os parâmetros de crescimento (k, t0 e longevidade) foram comparados entre as medidas, entre as metodologias e entre as espécies e apresentaram diferenças significativas em alguns casos. Portanto, as informações geradas pelo presente estudo são importantes para compreender melhor a dinâmica populacional e a interação dessas espécies. Somente com o monitoramento contínuo e de longo prazo é que alterações nas interações dessas espécies poderão ser compreendidas, sendo essas extremamente importantes para o manejo da bioinvasão.

Palavras chave: Costão rochoso. Ostreidae. Variação temporal. Bioinvasão. Crescimento.

ABSTRACT

AUGUSTO, Aline Nogueira. **Population dynamics of the native oyster** *Crassostrea rhizophorae* (Guilding 1828), and of the invasive oyster *Saccostrea cuccullata* (Born 1778), on rocky shores of Guanabara Bay. 2022. 103 p. Dissertação (Mestrado em Oceanografia). Faculdade de Oceanografia, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2022.

Marine ecosystems, such as rocky shores, are subject to several impacts caused by human activity, such as the introduction of species. Oysters are bivalve molluscs with wide geographic distribution, of great economic value and that play important roles in the ecosystem, being able to change the habitat in a positive or negative way. Thus, changes in population parameters such as growth, mortality and recruitment require long-term studies to be understood. This work is part of the Long-Term Ecological Project, carried out in Guanabara Bay, and its main objective was to compare the population dynamics of the native oyster Crassostrea rhizophorae with that of the invasive oyster Saccostrea cuccullata on rocky shores of Boa Viagem Beach, Niterói, Rio de Janeiro. To assess the density of the two species, the percentage of mortality and recruitment, seasonal photographic samplings were carried out from July 2011 to March 2020 over the middle range of the intertidal zone, where five random squares were selected. These photos were analyzed in the laboratory, where individuals were identified and counted. The growth of species was assessed through biweekly photographic sampling carried out between August 2015 and June 2017 in random squares where all individuals were identified and measured and in July 2016 where 3 permanent squares were scraped and 30 random individuals were followed for one year. The measures taken were height and length. Growth curves were estimated for both species based on the von Bertalanffy model and longevity using its inverse formula. A model selection analysis was performed in order to verify the relationship between abundances and mortality and recruitment percentages with environmental factors. The abundance of the invasive ovster increased in relation to the abundance of the native ovster, mainly in the last two years of the sampling period. Through hierarchical analysis of variance, significant inter-annual differences were observed for all parameters and intra-annual differences for C. rhizophorae density and percentage of recruitment. The percentage of mortality showed an alternation in relation to the amount of Ostreidae alive and the percentage of recruitment exceeded 50% during the last two years of sampling. The main abiotic variables that influenced the population parameters were water and air temperature. The observed niche overlap occurred by chance and without competition, resulting from the influence of environmental variables on the species. The final growth curves and longevity (years) for height and length in the C. *rhizophorae* and S. *cuccullata* modal progression method were respectively: $L = 65.91 (1-e^{-0.003t})$ and 4.57; L = 61.17 (1- $e^{-0.002t}$) and 6.83; L = 71.25 (1- $e^{-0.002t}$) and 5.68; L = 63.30 (1- $e^{-0.003t}$) and 4.99. And for the individual growth method they were respectively: $L = 65.91 (1-e^{-0.003t})$ and 4.51; $L = 61.17 (1-e^{-0.003t})$ ^{0.003t}) and 3.71; $L = 66.25 (1-e^{-0.002t})$ and 5.49; $L = 63.30 (1-e^{-0.002t})$ and 6.31. The growth parameters (k, t0 and longevity) were compared between measurements, between methodologies and between species and showed significant differences in some cases. Therefore, the information generated by the present study is important to better understand the population dynamics and the interaction of these species. Only with continuous and long-term monitoring can changes in the interactions of these species be understood, which are extremely important for the management of bioinvasion.

Keywords: Rocky shore. Ostreidae. Temporal variation. Bioinvasion. Growth.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 -	Exemplar da ostra nativa e da ostra invasora encontradas em costões	
	rochosos na praia de Boa Viagem, Niterói, RJ, exemplificando as	
	diferenças morfológicas da valva	24
Figura 2 -	Mapa com a área de coleta	27
Figura 3 -	Diagrama mostrando o método correto de medição da altura e do	
	comprimento da valva	29

LISTA DE GRÁFICOS

a 9	
u /	34
referente	
de 2020,	
•••••	35
durante o	
de 2020,	
•••••	35
tragem de	
a 9	36
tragem de	
a 9	36
durante as	
o de 2011	
•••••	37
s do ano	
março de	
•••••	37
s do ano	
março de	
•••••	38
durante o	
de 2020,	
	38
tragem de	
a 9	39
tragem de	
a 9	39
	durante as to de 2011 s do ano março de s do ano março de durante o de 2020, tragem de a 9 tragem de a 9

Gráfico 12 -	Temperatura média (°C) do ar (média + desvio padrão) durante as	
	estações do ano referente ao período de amostragem de julho de 2011	
	a março de 2020, representados pelos anos 1 a 9	40
Gráfico 13 -	Temperatura máxima (°C) do ar durante as estações do ano referente	
	ao período de amostragem de julho de 2011 a março de 2020,	
	representados pelos anos 1 a 9	40
Gráfico 14 -	Temperatura mínima (°C) do ar durante as estações do ano referente	
	ao período de amostragem de julho de 2011 a março de 2020,	
	representados pelos anos 1 a 9	41
Gráfico 15 -	Concentração de Enterococcus spp (NPM/100 ml) durante o período	
	de amostragem de julho de 2011 a março de 2020, representados	
	pelos anos 1 a 9	41
Gráfico 16 -	Concentração de Enterococcus spp (NPM/100 ml) durante as	
	estações do ano referente ao período de amostragem de julho de 2011	
	a março de 2020, representados pelos anos 1 a 9	42
Gráfico 17 -	Número de ostras contadas e identificadas ao longo de nove anos de	
	amostragem (julho de 2011 a março de 2020)	42
Gráfico 18 -	Densidade anual (média ± desvio padrão) de Crassostrea	
	rhizophorae referente ao período de amostragem de julho de 2011 a	
	março de 2020, representados pelos anos 1 a 9	43
Gráfico 19 -	Densidade anual (média ± desvio padrão) de Saccostrea cuccullata	
	referente ao período de amostragem de julho de 2011 a março de	
	2020, representados pelos anos 1 a 9	43
Gráfico 20 -	Densidade anual (média ± desvio padrão) de Ostreidae Morto	
	referente ao período de amostragem de julho de 2011 a março de	
	2020, representados pelos anos 1 a 9	44
Gráfico 21 -	Densidade anual (média ± desvio padrão) de Ostreidae Recruta	
	referente ao período de amostragem de julho de 2011 a março de	
	2020, representados pelos anos 1 a 9	44
Gráfico 22 -	Densidade (média ± desvio padrão) por estação do ano de	
	Crassostrea rhizophorae e de Saccostrea cuccullata referente ao	
	período de amostragem de julho de 2011 a março de 2020,	
	representados pelos anos 1 a 9	46

Gráfico 23 -	Média de Ostreidae vivos e porcentagem de mortalidade de Ostreidae	
	por estações do ano, referente ao período de amostragem de julho de	
	2011 a março de 2020 representados pelos anos 1 a 9	46
Gráfico 24 -	Porcentagem de recrutas de Ostreidae por estações do ano, referente	
	ao período de amostragem de julho de 2011 a março de 2020,	
	representados pelos anos 1 a 9	47
Gráfico 25 -	Correlação de Pearson entre a densidade de Ostreidae Recruta (N=	
	4.615) e a densidade de Ostreidae Vivos (N= 6.415) referente ao	
	período de amostragem de julho de 2011 a março de 2020	48
Gráfico 26 -	Seleção dos modelos lineares generalizados (GLM) para variáveis	
	abióticas e a densidade de C. rhizophorae ao longo de nove anos de	
	amostragem (julho de 2011 a março de 2020)	49
Gráfico 27 -	Seleção dos modelos lineares generalizados (GLM) para variáveis	
	abióticas e a densidade de S. cuccullata ao longo de nove anos de	
	amostragem (julho de 2011 a março de 2020)	50
Gráfico 28 -	Seleção de modelos lineares generalizados (GLM) para variáveis	
	abióticas e a porcentagem de recrutamento ao longo de nove anos de	
	amostragem (julho de 2011 a março de 2020)	51
Gráfico 29 -	Seleção de modelos lineares generalizados (GLM) para variáveis	
	abióticas e a porcentagem de mortalidade ao longo de nove anos de	
	amostragem (julho de 2011 a março de 2020)	52
Gráfico 30 -	Regressão quadrática entre a densidade de C. rhizophorae (N =	
	3.738) e a densidade de <i>S. cuccullata</i> (N = 2.677) ao longo de nove	
	anos de amostragem (julho de 2011 a março de 2020)	53
Gráfico 31 -	Regressão quadrática entre a densidade de C. rhizophorae (CRA) -	
	(A) e S. cuccullata (SAC) – com influência do ambiente. Correlação	
	linear entre o resíduo de C. rhizophorae (ResiduoCRA) e de S.	
	cuccullata (ResiduoSAC) - (B) – sem influência do ambiente	55
Gráfico 32 -	Distribuição de frequência relativa (%) da altura da valva para a ostra	
	nativa C. rhizophorae em costão rochoso na praia de Boa Viagem,	
	Niterói, RJ. (N= 2.941)	56

Gráfico 33 -	Distribuição de frequência relativa (%) do comprimento da valva para	
	a ostra nativa C. rhizophorae em costão rochoso na praia de Boa	
	Viagem, Niterói, RJ. (N= 2.941)	56
Gráfico 34 -	Distribuição de frequência relativa (%) da altura da valva para a ostra	
	invasora S. cuccullata em costão rochoso na praia de Boa Viagem,	
	Niterói, RJ. (N= 1.942)	57
Gráfico 35 -	Distribuição de frequência relativa (%) do comprimento da valva para	
	a ostra invasora S. cuccullata em costão rochoso na praia de Boa	
	Viagem, Niterói, RJ. (N= 1.942)	57
Gráfico 36 -	Dispersão das modas e coortes selecionadas (círculos em pretos) para	
	a altura da valva de C. rhizophorae durante o período amostrado (N	
	= 10 coortes)	58
Gráfico 37 -	Dispersão das modas e coortes selecionadas (círculos em preto) para	
	comprimento da valva de C. rhizophorae durante o período	
	amostrado (N = 9 coortes)	59
Gráfico 38 -	Dispersão das modas e coortes selecionadas (círculos em preto) para	
	altura da valva de S. cuccullata durante o período amostrado (n = 10	
	coortes)	60
Gráfico 39 -	Dispersão das modas e coortes selecionadas (círculos em preto) para	
	comprimento da valva de S. cuccullata durante o período amostrado	
	(n = 10 coortes)	61
Gráfico 40 -	Curva final de crescimento para a altura da valva de C. rhizophorae.	
	Os pontos da curva são referentes aos pontos das 10 coortes	
	selecionadas para a construção desta curva (PM)	63
Gráfico 41 -	Curva final de crescimento para o comprimento da valva de C.	
	rhizophorae. Os pontos da curva são referentes aos pontos das 9	
	coortes selecionadas para a construção desta curva (PM)	63
Gráfico 42 -	Curva final de crescimento para a altura da valva de S. cuccullata. Os	
	pontos da curva são referentes aos pontos das 10 coortes selecionadas	
	para a construção desta curva (PM)	64
Gráfico 43 -	Curva final de crescimento para o comprimento da valva de S.	
	cuccullata. Os pontos da curva são referentes aos pontos das 10	
	coortes selecionadas para a construção desta curva (PM)	64

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 -	Anova hierárquica com o fator interanual (escala anual) e o fator	
	intra-anual (escala sazonal) para a densidade de C. rhizophorae	
	(CRA), de S. cuccullata (SAC), de Ostreidae Morto (OM) e	
	Ostreidae Recruta (OR)	45
Tabela 2 -	Seleção de modelos lineares generalizados (GLM) da relação das	
	variáveis abióticas com a densidade de C. rhizophorae ao longo de	
	nove anos de amostragem (julho de 2011 a março de	
	2020)	49
Tabela 3 -	Seleção de modelos lineares generalizados (GLM) da relação das	
	variáveis abióticas com a densidade de S. cuccullata ao longo de	
	nove anos de amostragem (julho de 2011 a março de 2020)	50
Tabela 4 -	Seleção de modelos lineares generalizados (GLM) da relação das	
	variáveis abióticas com a porcentagem de recrutamento ao longo de	
	nove anos de amostragem (julho de 2011 a março de 2020)	51
Tabela 5 -	Seleção de modelos lineares generalizados (GLM) da relação das	
	variáveis abióticas com a porcentagem de mortalidade ao longo de	
	nove anos de amostragem (julho de 2011 a março de 2020)	52
Tabela 6 -	Abordagem do modelo nulo utilizada para avaliar a sobreposição de	
	nicho espacial para a ostra nativa C. rhizophorae e para a ostra	
	invasora S.	
	cuccullata	54
Tabela 7 -	Seleção das melhores coortes para altura de C. rhizophorae	59
Tabela 8 -	Seleção das melhores coortes para comprimento de C. rhizophorae	60
Tabela 9 -	Seleção das melhores coortes para a altura de S. cuccullata	61
Tabela 10 -	Seleção das melhores coortes para comprimento de S. cuccullata	62
Tabela 11 -	Seleção dos melhores indivíduos para altura de C. rhizophorae	66
Tabela 12 -	Seleção dos melhores indivíduos para o comprimento de C.	
	rhizophorae	67
Tabela 13 -	Seleção dos melhores indivíduos para a altura de S. cuccullata	68

Tabela 14 -	Seleção dos melhores indivíduos para o comprimento de <i>S</i> . <i>cuccullata</i>	
		69
Tabela 15 -	Teste t de Student para a comparação da constante de crescimento k	
	entre as medidas (altura e comprimento), entre as espécies (C.	
	rhizophorae e S. cuccullata) e entre as metodologias (progressão	
	modal e crescimento individual)	70
Tabela 16 -	Teste t de Student para a comparação da longevidade entre as	
	medidas (altura e comprimento), entre as espécies (C. rhizophorae	
	e S. cuccullata) e entre as metodologias (progressão modal e	
	crescimento individual)	71
Tabela 17 -	Teste t de Student para a comparação dos valores de t0 (tamanho no	
	instante do assentamento) entre as medidas (altura e comprimento),	
	entre as espécies (C. rhizophorae e S. cuccullata) e entre as	
	metodologias (progressão modal e crescimento individual)	71
Tabela 18 -	Variação do tamanho assintótico encontrado na literatura	76
Tabela 19 -	Variação da constante de crescimento k encontrado na literatura	77
Tabela 20 -	Variação da longevidade encontrada na literatura	77

SUMÁRIO

	INTRODUÇÃO	21
1.	OBJETIVOS	24
1.1.	Objetivo geral	24
1.2.	Objetivos específicos	24
2.	HIPÓTESES	25
3.	MATERIAL E MÉTODOS	25
3.1.	Variáveis ambientais	25
3.2.	Área de estudo	26
3.3.	Trabalho de campo e laboratório	28
3.3.1.	Densidade, mortalidade e recrutamento	28
3.3.2.	Crescimento	28
3.4.	Análise de dados	29
3.4.1.	Variação temporal da densidade, mortalidade e recrutamento	29
3.4.2.	Relação da variação da densidade, mortalidade e recrutamento com as	
	variáveis ambientais	30
3.4.3.	Sobreposição de nicho	30
3.4.4.	Curvas de crescimento	31
4.	RESULTADOS	34
4.1.	Variáveis ambientais	34
4.2.	Variação temporal da densidade, mortalidade e recrutamento	42
4.3.	Relação da variação da densidade, mortalidade e recrutamento com	
	as variáveis ambientais	48
4.4.	Sobreposição de nicho	52
4.5.	Crescimento	55
4.5.1.	Método de progressão modal	55
4.5.2.	Método do crescimento individual	65
4.5.3.	Comparação entre os parâmetros de crescimento	70
5.	DISCUSSÃO	72
6.	CONSIDERAÇÕES FINAIS	79
	REFERÊNCIAS	81

APÊNDICE A - Nomes e códigos das variáveis ambientais separadas de	
acordo com a base de dados de onde foram adquiridas	92
APÊNDICE B - Curvas de crescimento individual dos 10 indivíduos	
selecionados para a altura de C. rhizophorae	93
APÊNDICE C - Curvas de crescimento individual dos 12 indivíduos	
selecionados para o comprimento de C. rhizophorae	94
APÊNDICE D - Curvas de crescimento individual dos 12 indivíduos	
selecionados para a altura de S. cuccullata	95
APÊNDICE E - Curvas de crescimento individual dos 11 indivíduos	
selecionados para o comprimento de S. cuccullata	96
APÊNDICE F – Teste pos-hoc <i>Tukey</i> da ANOVA Hierárquica para a	
densidade de C. rhizophorae ao longo de nove anos de amostragem (julho	
de 2011 a março de 2020) representados pelos anos 1 a 9	97
APÊNDICE G - Teste pos-hoc Tukey da ANOVA Hierárquica para a	
densidade de S. cuccullata ao longo de nove anos de amostragem (julho	
de 2011 a março de 2020) representados pelos anos 1 a 9	98
APÊNDICE H - Teste pos-hoc Tukey da ANOVA Hierárquica para a	
densidade de Ostreidae Morto ao longo de nove anos de amostragem	
(julho de 2011 a março de 2020) representados pelos anos 1 a 9	99
APÊNDICE I - Teste pos-hoc Tukey da ANOVA Hierárquica para a	
densidade de Ostreidae Recruta ao longo de nove anos de amostragem	
(julho de 2011 a março de 2020) representados pelos anos 1 a 9	100
APÊNDICE J - Teste pos-hoc Tukey da ANOVA Hierárquica para a	
densidade de C. rhizophorae para as estações do ano ao longo de nove	
anos de amostragem (julho de 2011 a março de 2020) representados pelos	
anos 1 a 9	101
APÊNDICE K - Teste pos-hoc <i>Tukey</i> da ANOVA Hierárquica para a	
densidade de Ostreidae Recruta para as estações do ano ao longo de nove	
anos de amostragem (julho de 2011 a março de 2020) representados pelos	
anos 1 a 9	102

INTRODUÇÃO

As invasões biológicas desafiam profundamente a conservação da biodiversidade e dos recursos naturais. Em ecossistemas marinhos, as espécies invasoras podem afetar as espécies nativas de diversas formas, como por exemplo a perda de genótipos nativos, as alterações na complexidade dos habitats, a modificação dos papéis funcionais no ecossistema, assim como a alteração na estrutura das comunidades, a qual pode afetar os processos do ecossistema, além de poder impactar a saúde humana e causar consideráveis perdas econômicas (DÍAZ *et al.*, 2019; LYONS *et al.*, 2020).

Os costões rochosos estão sujeitos a diversos impactos causados pela atividade antrópica, entre eles a introdução de espécies (THOMPSON *et al.*, 2002, KUNZE *et al.*, 2021). As espécies exóticas ou introduzidas são aquelas cuja existência em uma região é atribuída a ações antropogênicas que lhes permitiram ultrapassar barreiras à sua dispersão natural (RUSSEL & BLACKBURN, 2017). Estas espécies podem ainda ser categorizadas como invasoras, quando se estabelecem, produzem descendentes e se dispersam para novas áreas a partir do ponto de introdução (BLACKBURN *et al.*, 2011).

Uma vez estabelecidos, estes organismos são difíceis de erradicar, especialmente quando ocorrem em locais de difícil acesso (WALLENTINUS & NYBERG, 2007). As principais vias e vetores envolvidos na introdução de espécies em ambientes marinhos são: o despejo de água de lastro de tanques de navios ou a incrustação em cascos e plataformas de navios, liberação indevida de organismos de aquariofilia e atividades de maricultura (WILLIAMS *et al.*, 2013). Além disso, detritos flutuantes também podem ser usados como substratos e vetores de dispersão por espécies não nativas (MANTELATTO *et al.*, 2020).

A introdução de organismos marinhos pode afetar as espécies nativas, principalmente devido à disputa por alimento e espaço (SOUZA *et al.*, 2009). Na costa brasileira, o zoobentos responde pela maioria das 138 espécies exóticas marinhas listadas, principalmente em substratos consolidados. Dentre essas espécies, sete são pertencentes à classe Bivalvia, sendo quatro da ordem Ostreida (três da família Ostreidae e uma da família Pteriidae) (TEIXEIRA & CREED, 2020).

As ostras são moluscos bivalves, pertencentes à família Ostreidae, com ampla distribuição geográfica e cada vez mais cultivadas em vários países ao redor do mundo. São importantes economicamente, devido ao seu grande valor nutricional, relacionado aos elevados

teores de proteínas, vitaminas e sais minerais, e pela utilização de valvas como matéria-prima na fabricação de produtos industriais e medicinais (CHRISTO & ABSHER, 2008). A produção desses moluscos é muito importante para a aquicultura mundial (NETO *et al.*, 2013; CHOWDHURY *et al.*, 2019), principalmente porque seu cultivo envolve baixos custos de instalação e utiliza materiais de fácil aquisição, gerando níveis de lucro razoáveis. (NETO *et al.*, 2013).

Eles têm formatos variáveis e suas características externas são influenciadas pela variedade de habitats e condições ambientais onde ocorrem (KLINBUNGA *et al.*, 2003). Essa plasticidade morfológica já levou a conclusões errôneas no passado, no que diz respeito à taxonomia (LAZOSKI *et al.*, 2011; GALVÃO *et al.*, 2017). Outro fator que contribuiu para agravar esse problema foi a ampla e sobreposta distribuição geográfica que as espécies apresentam. No entanto, com o advento das análises moleculares tem sido possível esclarecer a incerteza taxonômica e biogeográfica que ainda existe em relação a este grupo taxonômico (LOHAN *et al.*, 2015).

As ostras também são consideradas espécies engenheiras, pois desempenham papéis importantes no ecossistema, por exemplo, aumentando a complexidade do habitat e na diminuição da turbidez e consequente aumento na penetração da luz na coluna d'água, influenciando no fluxo de energia e na ciclagem de nutrientes (LOHAN *et al.*, 2015; MENDEZ *et al.*, 2015; CHOWDHURYA *et al.*, 2019). Também são capazes de fornecer locais de abrigo em áreas de baixa riqueza, contribuindo para o aumento da diversidade de habitat e heterogeneidade do ambiente (WALLENTINUS & NYBERG, 2007).

Por outro lado, estes bivalves podem alterar negativamente o ecossistema em que são introduzidos, gerando um aumento na competição por recursos e, dificultando a sobrevivência e o crescimento das espécies nativas.

O crescimento das ostras durante as diferentes fases do seu ciclo de vida é influenciado por fatores ambientais como salinidade, temperatura, disponibilidade de alimento (LENZ, 2008; LOPES *et al.*, 2013; LIMA, 2015), tempo de imersão e características genéticas (LENZ, 2008). Esses fatores também influenciam a reprodução, controlando a liberação de gametas pelas ostras (AMARAL *et al.*, 2020). Em um ambiente de cultivo, as ostras podem atingir taxas de crescimento mais elevadas do que em ambientes naturais devido às técnicas de manejo e seleção de sementes para engorda (LIMA, 2015).

Assim, mudanças nos parâmetros populacionais, tais como crescimento, mortalidade, recrutamento, entre outros, necessitam de estudos de longa duração para serem bem compreendidas (HAMPTON & SCHINDLER, 2006). Neste contexto, destaca-se a importância

de estudos de longo prazo, os quais são particularmente úteis na análise e discussão de processos ecológicos, como o efeito da introdução de organismos geneticamente modificados ou espécies exóticas invasoras nas comunidades nativas (BARBOSA, 2013).

Na Baía de Guanabara estudos de longa duração começaram desde 2010 no âmbito da Rede de Pesquisas Ecológicas de Longo Prazo PELD-Guanabara, que visa um melhor entendimento do funcionamento desse ecossistema em seus diversos compartimentos, a fim de se detectar tendências e prever possíveis cenários futuros. É considerada uma das baías mais importantes do Brasil, sendo a segunda maior em área (380 km²), e apesar de receber esgoto doméstico e industrial e descarte descontrolado de resíduos sólidos em grandes quantidades, consegue dar suporte a uma produção pesqueira de grande importância (JABLONSKI *et al.*, 2006; MORAES & LAVRADO, 2017).

Nesse contexto, este estudo encontra-se dentro do módulo de costões rochosos do PELD-Guanabara, tendo como objetivo o monitoramento da dinâmica populacional dos principais componentes dos invertebrados bentônicos e macroalgas. No final de 2010, ao se iniciar o PELD Guanabara foi detectada a presença da ostra invasora *Saccostrea cuccullata*, identificada genéticamente, utilizando a sequência da subunidade maior do RNA mitocondrial (16S) (LAZOSKI, CVS. Comunicação pessoal). Esta ostra foi encontrada na região entre-marés de costões rochosos na praia de Boa Viagem, Niterói (RJ) anteriormente dominadas por cracas *Tetraclita stalactifera* (Lamark, 1818) e *Amphibalanus amphitrite* (Darwin, 1854), biofilme e pela ostra nativa *Crassostrea rhizophorae* (JUNQUEIRA *et al*, 2018).

Crassostrea rhizophorae (GUILDING 1828), é conhecida como ostra de mangue e é distribuída do Caribe ao sul do Brasil (DUÉ *et al.*, 2010; AGUIRRE-RUBÍ *et al.*, 2018). Atinge um tamanho de aproximadamente 80 mm, sua cor varia do branco, amarelo ao marrom, com a valva direita apresentando formato de opérculo e a valva esquerda maior e mais profunda que a direita (AMARAL & SIMONE, 2014) (Figura 1A).

Já *Saccostrea cuccullata* (BORN 1778), é considerada nativa do Indo-Pacífico, sendo registrada como introduzida no Mar Mediterrâneo, Havaí e Mar do Caribe (LOHAN *et al.*, 2015). O primeiro registro da presença de uma espécie do gênero *Saccostrea* na costa brasileira foi em Bertioga, São Paulo (GALVÃO *et al.*, 2017). Recentemente, a distribuição dessa ostra já identificada como *S. cuccullata* foi ampliada, uma vez que foi encontrada no Rio de Janeiro (ao norte) e no Paraná e Santa Catarina (AMARAL *et al.*, 2020). Possui uma concha alongada, com até 100 mm de comprimento. As margens de ambas as valvas são onduladas ao longo da borda com pequenos dentículos alongados. Sua cor varia do branco ao cinza, marrom, verde ou roxo (AMARAL & SIMONE, 2016; AMARAL *et al.*, 2020) (Figura 1B).

Segundo os critérios de BLACKBURN *et al.*, (2011), essa ostra pode ser considerada invasora no litoral brasileiro. Consequentemente, a introdução dessa espécie de ostra na Baía de Guanabara pode gerar impactos sobre as espécies nativas. Assim, conhecer a biologia e as relações interespecíficas e intraespecíficas dessa espécie introduzida é fundamental para o manejo do problema da bioinvasão no litoral sudeste brasileiro.

Figura 1 – Exemplares da ostra nativa e da ostra invasora encontrados em costões rochosos na praia de Boa Viagem, Niterói, RJ, exemplificando as diferenças morfológicas da valva.



Legenda: A = *Crassostrea rhizophorae* (Guilding, 1828); B = *Saccostrea cuccullata* (Born, 1778). Fonte: A autora, 2022.

1 **OBJETIVOS**

1.1 **Objetivo geral**

Comparar a dinâmica populacional da ostra nativa *Crassostrea rhizophorae* com a da ostra invasora *Saccostrea cuccullata* em costões rochosos da Praia de Boa Viagem, Niterói, Rio de Janeiro.

1.2 Objetivos específicos

Comparar a variação temporal da densidade populacional das duas espécies, e da porcentagem de recrutamento e mortalidade de Ostreidae ao longo de 9 anos.

Analisar a influência de variáveis abióticas na variação da densidade populacional das duas espécies e da sobreposição de seu nicho espacial ao longo de 9 anos.

Comparar os parâmetros de crescimento das espécies de ostras *Crassostrea rhizophorae* (nativa) e *Saccostrea cuccullata* (invasora), através de dois métodos de análise (crescimento individual e progressão modal) utilizando duas medidas de tamanho da valva (altura e comprimento).

2 HIPÓTESES

Dado que *Saccostrea cuccullata* é uma espécie exótica e tem potencial invasor conhecido para outras áreas, a sua introdução em costões rochosos da Baía de Guanabara leva à redução da densidade da espécie nativa *Crassostrea rhizophorae* a longo prazo, influenciando no seu recrutamento e no aumento da mortalidade.

A espécie invasora *S. cuccullata* apresenta uma alta sobreposição de nicho espacial com a espécie nativa *C. rhizophorae* competindo por recursos e causando uma redução na sua densidade.

S. cuccullata apresenta uma taxa de crescimento superior à da espécie nativa *C. rhizophorae*, o que aumenta a sua vantagem competitiva na ocupação do espaço.

3 MATERIAL E MÉTODOS

3.1. Variáveis ambientais

As variáveis ambientais foram obtidas em três bancos de dados. Do banco de dados do Instituto Estadual do Ambiente (INEA) foram obtidos os dados quinzenais de temperatura da água e de concentração de *Enterococcus* spp na água (variável utilizada pelo INEA para medida da qualidade da água e de poluição por esgotos domésticos). Com base nesses dados, foram calculadas a temperatura mínima, máxima e média da água (TMIAG, TMXAG e TMDAG, respectivamente), amplitude térmica da água (ATAG), concentração mínima, máxima e média de *Enterococcus* spp na água (ENTMI, ENTMX e ENTMD, respectivamente) e amplitude da concentração de *Enterococcus* spp na água (AENT).

Através do Sistema de Alerta da Prefeitura do Rio de Janeiro (ALERTA RIO) foram obtidos os dados diários de pluviosidade e temperatura do ar. A partir desses dados foi possível calcular a pluviosidade acumulada (PL), os dias sem chuva (DSC), a frequência de pluviosidade maior que 25 mm (FPM25), a temperatura mínima, máxima e média do ar (TMIAR, TMXAR e TMDAR, respectivamente) e a amplitude térmica do ar (ATAR).

No site da Marinha do Brasil foram obtidos dados diários das tábuas de marés do Porto do Rio de Janeiro – Ilha Fiscal de 2011 a 2020 (https://www.marinha.mil.br/chm/tabuas-demare). Através destes foram calculadas a frequência de marés baixas (marés menores ou iguais a 0,2) (FRM02) e altas (marés maiores ou iguais a 0,3) (FRM03) que ocorreram durante as 11h00 e 13h00, período este considerado o mais crítico para as espécies de costões rochosos (período do dia em que a temperatura do ar é mais elevada). O critério de escolha das marés baixas e altas baseou-se nos níveis de exposição do costão rochoso durante os períodos de baixa-mar (com exposição aérea) e alta (imersão). Nesse caso, a maré meteorológica não foi considerada.

Essas diferentes variáveis abióticas podem causar efeitos nas espécies em escalas temporais diferentes, como por exemplo, nos processos de assentamento e recrutamento. Por isso cada variável (APÊNDICE A) foi temporalmente defasada para diferentes intervalos de tempo em relação à data de cada amostragem. As escalas temporais selecionadas foram: sete, quinze, trinta e sessenta dias anteriores a coleta.

3.2. Área de estudo

A Baía de Guanabara é a segunda maior baía costeira do litoral brasileiro e está localizada no estado do Rio de Janeiro (latitudes 22°40'00" a 23°05'00" S e longitudes de 43°00'00" a 43°20'00" W), apresentando um perímetro de aproximadamente 131 km e uma área total de 384 km² (KJERFVE *et al.*, 1997; FISTAROL *et al.*, 2015; SOARES-GOMES *et al.*, 2016; FRIES *et al.*, 2019), excluindo suas ilhas (BERNARDINO & FRANZ, 2016). Dentre os parâmetros ambientais destacam-se: a profundidade, a qual varia de poucos metros nas margens a mais de 40 metros no canal principal; a salinidade, variando entre 13 a 36, a temperatura da água, entre 21 e 26°C e a distribuição dos sedimentos, os quais podem variar desde areia média/fina a sedimentos lamosos (FISTAROL *et al.*, 2015; SOARES-GOMES *et al.*, 2016; FRIES *et al.*, 2019).

A maré na baía é do tipo mista, mas principalmente semi-diurna com uma amplitude média de cerca de 0,7 m (FISTAROL *et al.*, 2015; SOARES-GOMES *et al.*, 2016). O clima local é caracterizado como tropical úmido com uma forte influência do oceano e possui uma variação temporal na precipitação que resulta em períodos secos (julho a agosto) e chuvosos (dezembro a abril) (SOARES-GOMES *et al.*, 2016).

Em seu entorno encontra-se a segunda maior área urbana do Brasil, abrangendo 16 municípios (BERNARDINO & FRANZ, 2016) e um parque industrial, que engloba mais de 16.000 indústrias, terminais de gás e petróleo e dois portos (KJERFVE *et al.*, 1997; FISTAROL *et al.*, 2015), os quais são responsáveis pelo despejo de efluentes não tratados, causando uma significativa degradação ecológica, o que contribui para a eutrofização desse estuário (FRIES *et al.*, 2019). Além de balsas, barcos de pesca e iates, mais de 2.000 navios comerciais atracam no porto do Rio de Janeiro anualmente (KJERFVE *et al.*, 1997) e, por ser um local de intenso tráfego marinho, esta baía está suscetível à introdução de espécies exóticas.

O presente trabalho foi realizado na região entremarés de dois costões rochosos verticais semi-expostos localizados na Praia de Boa Viagem, Rio de Janeiro (22°24' - 22°57'S, 42°33'-43°19'W) (Figura 2). Estes costões encontram-se em uma área relativamente pouco poluída da baía (PUGA *et al.*, 2019) e foi escolhida por ser uma das áreas de ocorrência das duas espécies do estudo.



Figura 2 - Mapa com a área de coleta.

Legenda: * Praia de Boa Viagem, Niterói, Rio de Janeiro. Fonte: PUGA *et al.*, 2019.

3.3. Trabalho de campo e laboratório

3.3.1. Densidade, mortalidade e recrutamento

Para avaliar a densidade de *Crassostrea rhizophorae* (CRA) e *Saccostrea cuccullata* (SAC) foram realizadas amostragens fotográficas (não destrutivas) sazonais (aproximadamente trimestrais) com o auxílio de uma câmera digital (Canon PowerShot D20 em 12,1 megapixels) durante 9 anos (de julho de 2011 a março de 2020), ao longo de um transecto horizontal de 10 metros sobre a faixa média da zona entre-marés do costão rochoso da Praia de Boa Viagem. O período amostral foi representado pelos anos 1 a 9, sendo Ano 1 (2011-12), Ano 2 (2012-13), Ano 3 (2013-14), Ano 4 (2014-15), Ano 5 (2015-16), Ano 6 (2016-17), Ano 7 (2017-18), Ano 8 (2018-19) e Ano 9 (2019-20). Devido à dificuldade na identificação dos indivíduos recrutas e mortos, as taxas de recrutamento e mortalidade foram calculadas para Ostreidae como um todo.

Ao longo do transecto foram selecionados, aleatoriamente, cinco quadrados com uma área de 900 cm² cada um, definido por um frame (moldura quadrada de cloreto de polivinila -PVC), que foi mantido perpendicularmente à área-alvo em uma distância fixa de 60 cm. As fotos foram analisadas em laboratório com o programa Power Point. Neste programa utilizouse um grid subdividido em 36 quadrados onde os indivíduos das duas espécies foram identificados e contados.

3.2.2. Crescimento

A avaliação do crescimento das duas espécies foi realizada através de duas metodologias: método de progressão modal (GONZALEZ *et al.*, 2015) e crescimento individual (GÓNGORA-GÓMEZ *et al.*, 2017). Para a avaliação da progressão modal foram realizadas amostragens fotográficas quinzenais entre agosto de 2015 e junho de 2017, onde todos os indivíduos nos cinco quadrados aleatórios foram medidos e identificados.

Já para a avaliação do crescimento individual, três quadrados (Q1, Q2 e Q3) de 625cm² foram raspados em julho de 2016, na faixa média de outro costão na mesma área, sendo esses fotografados e monitorados também quinzenalmente durante aproximadamente 1 ano. Após o aparecimento das ostras recrutas, foram escolhidas, aleatoriamente, 30 ostras em cada quadrado, sendo estas marcadas e numeradas. Como os quadrados eram fixos, foi possível acompanhar o crescimento da mesma ostra ao longo do tempo. Nessa metodologia foi observado o tamanho do recruta em relação à idade (dias de vida) durante o período de amostragem. Os espécimes que não puderam ser identificados ao final do período foram excluídos dos resultados.

As medidas utilizadas nas duas metodologias foram: altura (distância entre o umbo e a margem da valva ventral) e o comprimento (distância máxima entre a margem anterior e posterior medida paralelamente com o eixo da charneira) (GALTSOFF, 1964) (Figura 3), utilizando o programa ImageJ (versão 1.52a). Os dados obtidos através das amostragens fotográficas foram calibrados por comparação com medidas feitas em campo utilizando um paquímetro de precisão.

Figura 3 - Diagrama mostrando o método correto de medição da altura e do comprimento da valva.



Fonte: GALTSOFF, 1964. Adaptada pela autora, 2020.

3.4. Análise de dados

3.4.1. Variação temporal da densidade, mortalidade e recrutamento

A variação temporal da densidade de cada espécie foi analisada através de ANOVA hierárquica (estações do ano aninhadas em anos) e ANOVA bifatorial (anos e espécies) com aplicação do Teste de Tukey *a posteriori*. A porcentagem do recrutamento foi calculada a partir do número de Ostreidae recruta em relação ao número de Ostreidae vivo. Já para a mortalidade está porcentagem foi calculada com base na relação entre Ostreidae morto e Ostreidae vivo. Ambas as porcentagens calculadas para cada estação e ano. Essas variáveis foram comparadas através de ANOVA hierárquica (estações do ano aninhadas em anos) com aplicação do Teste de Tukey *a posteriori*.

Todos os dados foram transformados em raiz quadrada, quando necessário, para atender aos pressupostos da ANOVA. Em ambas as análises de ANOVA foi utilizado o programa Statistica 64 (versão 12.5.192.0, StatSoft, Inc., Copyright StatSoft, Inc., 1984-2014). A ANOVA foi precedida pela verificação da homoscedasticidade das variâncias através do teste de Levene.

3.4.2. <u>Relação da variação da densidade, mortalidade e recrutamento com as variáveis</u> <u>ambientais</u>

A colinearidade entre as variáveis abióticas foi avaliada por meio do fator de inflação de variância (VIF \leq 10). As variáveis selecionadas após essa análise foram utilizadas como variáveis preditivas em modelos lineares generalizados (GLM) realizados sobre a variação da densidade de *C. rhizophorae* e *S. cuccullata* e na porcentagem de mortalidade e recrutamento de Ostreidae. Para a densidade das duas espécies foi utilizada a distribuição de Poisson e para o recrutamento e a mortalidade, embora expressa em porcentagem, os dados se ajustaram a uma distribuição normal (gaussiana) e por ela foram modelados. O melhor modelo foi selecionado usando o Critério de Informação de Akaike corrigido para pequenas amostras (Delta AICc < 5) e o Peso de informação de Akaike (pesos de AICc), o qual indica a probabilidade de determinado modelo ser o melhor entre os demais (ANDERSON, 2008). A seleção de modelos foi efetuada utilizando-se o pacote MuMIn para R (BARTÓN, 2020).

A porcentagem de mortalidade e recrutamento de Ostreidae apresentaram mais de um modelo considerados igualmente plausíveis, neste caso, foram calculados para cada variável um modelo médio de um conjunto de modelos, onde foi possível fazer suposições com base em todo o conjunto de modelos.

3.4.3. Sobreposição de nicho

A abordagem de sobreposição de nicho do modelo nulo, usando o índice de Pianka foi utilizada para avaliar se o padrão de sobreposição de nicho espacial entre *Crassostrea rhizophorae* e *Saccostrea cuccullata* observado é maior ou menor do que o esperado ao acaso (GOTELLI & GRAVES, 1996). Esta análise foi feita para todo o período, ou seja, os 9 anos de amostragem, e depois, foi feita separadamente em conjunto de 3 anos (1 a 3, 4 a 6 e 7 a 9). Foi utilizada a abundância das espécies como proxy do uso do recurso (neste caso o espaço já que se trata de um organismo séssil), rodando o modelo com o algoritmo "ra4", sendo assim possível avaliar qual espécie está sobrepondo significativamente o nicho da outra.

Um modelo linear generalizado (GLM) com restrições ambientais foi usado para identificar se há interações significativas entre as duas espécies, caso as condições ambientais não fossem levadas em consideração. Para isso utilizou-se os resíduos da análise do modelo linear generalizado. Nesta análise, a densidade foi transformada para a ocorrência de espécies (matriz de presença/ausência). A frequência de todas as co-ocorrências das espécies foi testada

e os resultados observados foram comparados aos esperados, a fim de avaliar quais exibiram algum tipo de interação biótica.

Todos os testes utilizados nesta seção foram realizados usando o software R (R Development Core Team, <u>www.r-project.org</u>). O pacote EcoSimR foi usado para a abordagem do Modelo Nulo de sobreposição de nicho e o pacote Ecospat foi usado para a análise do modelo linear generalizado (GLM) restringido pelo ambiente.

3.4.4. Curvas de crescimento

Para a análise do crescimento através do método de progressão modal, a estrutura de tamanho da população de cada espécie foi representada por histogramas para as duas variáveis analisadas (altura e comprimento). Curvas de crescimento foram estimadas para ambas as espécies, baseando-se em uma análise de deslocamento modal associada a um método nãolinear de máxima verossimilhança, estimando-se, dessa forma, os parâmetros do modelo de VON BERTALANFFY (1938):

$$\mathbf{L} = \mathbf{L}\infty \left[1 - \mathbf{e}^{-\mathbf{k}(\mathbf{t}\cdot\mathbf{t}\mathbf{0})} \right] \tag{1}$$

Nesse modelo, L representa as variáveis de altura ou comprimento da valva no instante t, L ∞ o tamanho máximo encontrado para cada variável que, em média, a ostra pode atingir (tamanho assintótico), k é a constante de crescimento e t0 um parâmetro de ajuste que corresponde ao valor no eixo das abscissas (t), onde a curva o intercepta, e está relacionado ao tamanho da ostra no instante do assentamento (t = 0). Nesse caso, em ambas as espécies o tamanho da ostra é desprezível ao se fixarem, comparativamente ao valor de L ∞ , assumindo-se assim t0 igual a zero.

Para obtenção das curvas, foram elaboradas tabelas de distribuição de frequência mensal para o período estudado, separadas por espécie e medidas, onde os indivíduos foram agrupados em classes de tamanho de 5 mm, para altura e comprimento. As modas ou picos modais foram calculados através do software "Peak Fit" (PeakFit v. 4.12 for Windows Copyright 2003, SeaSolve Software Inc., Portions Copyright 2000-2003 SYSTAT Software Inc.), o qual ajusta as frequências observadas a curvas normais. Este software contém um algoritmo que detecta os pontos locais de máxima (coortes), reconhecendo os picos modais verdadeiros.

As modas foram escolhidas baseadas nos valores de R², nos valores de F calculado e nos valores dos intervalos de confiança ao redor do valor modal. A partir dos valores de F calculado (F cal) foi possível calcular os valores de F tabelado (F tab), sendo então consideradas somente as modas em que os valores de F cal fossem maiores que os de F tab.

A partir dos gráficos de dispersão modal, foram identificadas coortes com o auxílio da ferramenta "Solver" da planilha eletrônica Excel. Para cada coorte selecionada, a ferramenta estimou os parâmetros de crescimento por meio de um ajuste não-linear. Este método minimiza a soma dos quadrados dos resíduos estimando os parâmetros do modelo (L ∞ , k e t0) a partir de valores "semente" (compatíveis com as espécies) determinados pelo pesquisador. Tanto para *C. rhizophorae* quanto para *S. cuccullata* foram estimados valores fixos de L ∞ para as duas medidas.

O valor "semente" de k (em dias) selecionado foi igual a 0,002 para altura e comprimento das duas espécies. Esse valor baseia-se nos resultados obtidos através do cálculo das taxas de crescimento médio observadas durante o crescimento individual. Com embasamento na literatura e na biologia dos organismos estudados, os valores de longevidade aceitos para validação das coortes estiveram no intervalo de 4,0 a 10,0 anos para ambas as espécies. Dessa maneira, as coortes selecionadas basearam-se na melhor combinação biológica destes parâmetros (L ∞ , k e longevidade), sendo estes exibidos em forma de tabela.

Após a seleção das coortes, as idades foram ajustadas de acordo com o valor de t0. Para o cálculo da longevidade (tmáx) utilizou-se o modelo inverso de VON BERTALANFFY:

$$\mathbf{t}\mathbf{i} = \mathbf{t}\mathbf{0} - (\mathbf{1/k}) \, \mathbf{Ln} \left[\mathbf{1} - (\mathbf{L}\mathbf{i}/\mathbf{L}\infty)\right] \tag{2}$$

Sendo ti equivalente a tmáx e Li a Lmáx, quando Li for igual a 99% do tamanho assintótico. O ajuste da curva final também foi avaliado com relação ao agrupamento dos pontos à curva estimada, a partir do coeficiente de determinação (R^2), além da adequação biológica dos parâmetros, assim como foi feito anteriormente, e às estimativas de longevidade. As coortes selecionadas apresentaram $R^2 > 0,80$, sendo consideradas para possíveis análises posteriores.

Para a análise do método de crescimento individual foram observados os tamanhos da altura e comprimento da valva do Ostreidae recruta selecionado em relação à idade (tempo de vida) durante o período de aproximadamente 365 dias. Os indivíduos, assim como para a análise de progressão modal, foram selecionados baseando-se na combinação adequada dos parâmetros de crescimento para a espécie.

Um total de 90 recrutas de Ostreidae foram marcados no início do experimento e tiveram seu crescimento acompanhado e seus indivíduos identificados a nível de espécie, sendo que, apenas alguns desses recrutas estavam de acordo com os parâmetros de crescimento apropriados.

Curvas de crescimento foram estimadas para ambas as espécies e medidas (comprimento e altura) através do software Statistica 64 (versão 12.5.192.0, StatSoft, Inc., Copyright StatSoft, Inc., 1984-2014) com o objetivo de determinar os valores da constante de crescimento k e do tempo inicial t0, além de calcular a longevidade para cada indivíduo. Uma curva final também foi estimada para cada medida de ambas as espécies. Para o cálculo desses parâmetros foi utilizado outro modelo inverso de VON BERTALANFFY:

$$Tamanho = L\infty * (1 - Exp (-K * (Tempo - t0)))$$
(3)

Para essas análises, os valores para L ∞ também foram fixados para as duas medidas de ambas as espécies. Dessa maneira, os indivíduos selecionados foram baseados na combinação biológica mais adequada em relação a esses parâmetros, sendo estes resultados exibidos em forma de tabela. Ao final do período amostral, para estimar o crescimento da ostra nativa *C. rhizophorae*, 10 indivíduos foram selecionados para a altura (APÊNDICE B) e 12 indivíduos foram selecionados para o comprimento (APÊNDICE C). Já para estimar o crescimento da ostra exótica *S. cuccullata*, 12 indivíduos foram selecionados para a altura (APÊNDICE D) e 11 para o comprimento (APÊNDICE E). A partir desses indivíduos selecionados, curvas finais foram estimadas para cada medida de cada espécie.

Por último, os valores obtidos da constante de crescimento k, a longevidade e o valor de t0 tanto na progressão modal quanto no crescimento individual foram comparados entre as medidas, entre as espécies e entre as duas metodologias através de um teste t.

4. RESULTADOS

4.1. Variáveis ambientais

A pluviosidade apresentou variações entre os anos, sendo os anos 4 e 6 os mais secos e o ano 8 o mais chuvoso (Gráfico 1). Em relação à variação sazonal da pluviosidade, o verão e a primavera foram mais chuvosos em boa parte dos anos. No verão do ano 2 (2013) e no verão do ano 7 (2018), a pluviosidade foi muito alta, superando a média histórica de pluviosidade (Gráfico 2).

Gráfico 1 – Pluviosidade Acumulada (mm) durante o período de amostragem de julho de 2011 a março de 2020, representados pelos anos 1 a 9.



Fonte: ALERTA RIO.




Legenda: INV - Inverno; PRI - Primavera; VER - Verão; OUT – Outono; Ano 1 (2011-12), Ano 2 (2012-13), Ano 3 (2013-14), Ano 4 (2014-15), Ano 5 (2015-16), Ano 6 (2016-17), Ano 7 (2017-18), Ano 8 (2018-19) e Ano 9 (2019-20).

Fonte: ALERTA RIO.

Quanto à temperatura média anual da água, houve pouca variação entre os anos (Gráfico 3), mas a temperatura máxima da água apontou valores mais altos nos anos 4 e 6, e um valor mais baixo no ano 1 (Gráfico 4). A temperatura mínima da água também não mostrou grandes variações ao longo dos anos, apresentando valor mais baixo no ano 8 (Gráfico 5).





Fonte: INEA.



Gráfico 4 – Temperatura máxima (°C) da água durante o período amostragem de julho de 2011 a março de 2020, representados pelos anos 1 a 9.

Fonte: INEA.

Gráfico 5 – Temperatura mínima (°C) da água durante o período amostragem de julho de 2011 a março de 2020, representados pelos anos 1 a 9.



Fonte: INEA.

As maiores temperaturas médias da água foram no outono e, principalmente, no verão, com exceção dos anos 6 e 8 em que a primavera também apresentou temperaturas mais altas (Gráfico 6). Em relação as temperaturas máximas da água, a primavera dos anos 1, 8 e 9 apresentou máximas tão altas quanto o verão destes mesmos anos (Gráfico 7). Já com relação as temperaturas mínimas, o verão e o outono do ano 8, foram os que apresentaram mínimas mais baixas (Gráfico 8).

Gráfico 6 – Temperatura média (°C) da água (média + desvio padrão) durante as estações do ano referente ao período de amostragem de julho de 2011 a março de 2020, representados pelos anos 1 a 9.



Legenda: INV - Inverno; PRI - Primavera; VER - Verão; OUT – Outono; Ano 1 (2011-12), Ano 2 (2012-13), Ano 3 (2013-14), Ano 4 (2014-15), Ano 5 (2015-16), Ano 6 (2016-17), Ano 7 (2017-18), Ano 8 (2018-19) e Ano 9 (2019-20).

Fonte: INEA.

Gráfico 7 – Temperatura máxima (°C) da água durante as estações do ano referente ao período de amostragem de julho de 2011 a março de 2020, representados pelos anos 1 a 9.



Legenda: INV - Inverno; PRI - Primavera; VER - Verão; OUT – Outono; Ano 1 (2011-12), Ano 2 (2012-13), Ano 3 (2013-14), Ano 4 (2014-15), Ano 5 (2015-16), Ano 6 (2016-17), Ano 7 (2017-18), Ano 8 (2018-19) e Ano 9 (2019-20).





Legenda: INV - Inverno; PRI - Primavera; VER - Verão; OUT – Outono; Ano 1 (2011-12), Ano 2 (2012-13), Ano 3 (2013-14), Ano 4 (2014-15), Ano 5 (2015-16), Ano 6 (2016-17), Ano 7 (2017-18), Ano 8 (2018-19) e Ano 9 (2019-20). Fonte: INEA.

A temperatura média do ar não apresentou muita variação ao longo dos 9 anos observados (Gráfico 9). Para a temperatura máxima do ar os valores mais altos ocorreram nos anos 2, 3 e 9 (Gráfico 10). Já para a mínima do ar, as temperaturas mais baixas ocorrem nos anos 1, 3 e 5, enquanto a mais alta ocorreu no ano 8 (Gráfico 11).



Gráfico 9 – Temperatura média (°C) do ar (média + desvio padrão) durante o período de amostragem de julho de 2011 a março de 2020, representados pelos anos 1 a 9.



Gráfico 10 - Temperatura máxima (°C) do ar durante o período de amostragem de julho de 2011 a março de 2020,

Fonte: ALERTA RIO.





A temperatura média do ar foi maior no verão como previsto, com exceção da primavera do ano 9 (Gráfico 12). Com relação a temperatura máxima, o inverno do ano 2 apresentou o maior valor, seguido do verão do mesmo ano e das primaveras dos anos 3, 5 e 9 (Gráfico 13). Já para a temperatura mínima do ar, os verões dos anos 3 e 4 apresentaram os valores mais altos quando comparados aos verões dos outros anos (Gráfico 14).

Gráfico 12 – Temperatura média (°C) do ar (média + desvio padrão) durante as estações do ano referente ao período de amostragem de julho de 2011 a março de 2020, representados pelos anos 1 a 9.



Legenda: INV - Inverno; PRI - Primavera; VER - Verão; OUT – Outono; Ano 1 (2011-12), Ano 2 (2012-13), Ano 3 (2013-14), Ano 4 (2014-15), Ano 5 (2015-16), Ano 6 (2016-17), Ano 7 (2017-18), Ano 8 (2018-19) e Ano 9 (2019-20). Fonte: ALERTA RIO.

Gráfico 13 – Temperatura máxima (°C) do ar durante as estações do ano referente ao período de amostragem de julho de 2011 a março de 2020, representados pelos anos 1 a 9.



Legenda: INV - Inverno; PRI - Primavera; VER - Verão; OUT – Outono; Ano 1 (2011-12), Ano 2 (2012-13), Ano 3 (2013-14), Ano 4 (2014-15), Ano 5 (2015-16), Ano 6 (2016-17), Ano 7 (2017-18), Ano 8 (2018-19) e Ano 9 (2019-20).

Fonte: ALERTA RIO.



Gráfico 14 - Temperatura mínima (°C) do ar durante as estações do ano referente ao período de amostragem de

Legenda: INV - Inverno; PRI - Primavera; VER - Verão; OUT - Outono; Ano 1 (2011-12), Ano 2 (2012-13), Ano 3 (2013-14), Ano 4 (2014-15), Ano 5 (2015-16), Ano 6 (2016-17), Ano 7 (2017-18), Ano 8 (2018-19) e no 9 (2019-20). Fonte: ALERTA RIO.

A concentração de *Enterococcus* spp apresentou variações entre os anos, sendo os anos 4 e 5 os que apresentaram maiores concentrações e o ano 3 apresentou a menor concentração (Gráfico 15). Em relação à variação sazonal da concentração de *Enterococcus* spp, a primavera e o verão apresentaram as maiores variações em quase todos os anos, com destaque para a primavera do ano 5 e o verão dos anos 8 e 9 (Gráfico 16).

Gráfico 15 – Concentração de *Enterococcus* spp (NPM/100ml) durante o período de amostragem de julho de 2011 a março de 2020, representados pelos anos 1 a 9.



Fonte: INEA.





Legenda: INV - Inverno; PRI - Primavera; VER - Verão; OUT - Outono; Ano 1 (2011-12), Ano 2 (2012-13), Ano 3 (2013-14), Ano 4 (2014-15), Ano 5 (2015-16), Ano 6 (2016-17), Ano 7 (2017-18), Ano 8 (2018-19) e Ano 9 (2019-20).

Fonte: INEA.

4.2. Variação da densidade, mortalidade e recrutamento

Para determinar a densidade, mortalidade e recrutamento, foram realizadas 38 amostragens sazonais ao longo de nove anos (julho de 2011 a março de 2020) e um total de 12.336 ostras foram contadas e identificadas. Dessas ostras, 3.738 indivíduos foram classificados como *Crassostrea rhizophorae* (ostra nativa), 2.677 como *Saccostrea cuccullata* (ostra invasora), 1.306 como Ostreidae Morto e 4.615 como Ostreidae Recruta (Gráfico 17).





Fonte: A autora, 2022.

Quando analisamos a média de densidade das duas espécies ao longo dos anos, podemos observar que a densidade média de *C. rhizophorae* aumenta gradativamente até o ano 5, tem uma leve diminuição de sua densidade durante o ano 6, aumenta novamente no ano 7 e ao longo do ano 8 e 9, sua densidade diminui e se mantém baixa (Gráfico 18). Já a densidade média de *S. cuccullata* se mantém próxima a zero nos três primeiros anos, do ano 4 ao 7 tem um aumento gradativo e nos anos 8 e 9 um aumento acentuado (Gráfico 19). A densidade média de Ostreidae morto se manteve muito baixa até o ano 3, aumentando gradativamente até o ano 7 e decaindo nos anos 8 e 9 (Gráfico 20). Já a densidade média de Ostreidae recruta se manteve baixa até o ano 5, com um aumento gradativo nos anos 6 e 7 e um aumento proeminente dos anos 7 para o 8, se mantendo no último ano (Gráfico 21).

Gráfico 18 – Densidade anual (média ± desvio padrão) de *Crassostrea rhizophorae* referente ao período de amostragem de julho de 2011 a março de 2020, representados pelos anos 1 a 9.



Fonte: A autora, 2020.

Gráfico 19 – Densidade anual (média ± desvio padrão) de *Saccostrea cuccullata* referente ao período de amostragem de julho de 2011 a março de 2020, representados pelos anos 1 a 9.



Fonte: A autora, 2020.

Gráfico 20 – Densidade anual (média ± desvio padrão) de Ostreidae morto referente ao período de amostragem de julho de 2011 a março de 2020, representados pelos anos 1 a 9.



Fonte: A autora, 2020.

Gráfico 21 – Densidade anual (média ± desvio padrão) de Ostreidae recruta referente ao período de amostragem de julho de 2011 a março de 2020, representados pelos anos 1 a 9.



Fonte: A autora, 2020.

Foram observadas através da análise de variância hierárquica (ANOVA) diferenças interanuais significativas na densidade populacional de *C. rhizophorae*, *S. cuccullata*, Ostreidae morto e Ostreidae recruta (Tabela 1). Para a densidade da ostra nativa *C. rhizophorae*, os anos 5 (2011-12) e 7 (2017-18) foram diferentes dos anos 1, 2, 8 e 9 (APÊNDICE F). Já a ostra invasora *S. cuccullata*, apresentou diferenças significativas de sua densidade em quase todos os anos. A densidade nos anos 4, 5, 6 e 7 foram diferentes da densidade dos anos 1, 2, 3, 8 e 9. Já os anos 8 (2018-19) e 9 (2019-20) foram significativamente diferentes de todos os outros anos (APÊNDICE G).

Em relação a densidade de Ostreidae morto, foi possível observar que o ano 5 (2015-16) foi diferente dos anos 2, 7 e 8, o ano 6 (2016-17) foi diferente dos quatro primeiros anos e os anos sete (2017-18) e 8 (2018-19) foram diferentes dos anos 1 a 5, sendo o ano 7 também diferente do ano 9. E por último, o ano nove (2019-20) foi diferente dos anos 1, 2, 3 e 7 (APÊNDICE H). Já em relação a densidade de Ostreidae recruta, foi possível observar que os anos seis, 7, 8 e 9 apresentaram diferenças significativas com todos os anos, com exceção dos dois últimos anos que não apresentaram diferenças entre si (APÊNDICE I).

Foram verificadas também diferenças sazonais significativas da densidade de *C. rhizophorae* e Ostreidae recruta (Tabela 1). Para *C. rhizophorae*, o inverno do ano 3 foi diferente de todos os invernos dos anos seguintes, da primavera e do verão dos anos 5 e 7 e, dos outonos dos anos 3, 4, 5 e 7. O verão do ano 9 foi diferente dos invernos dos anos 4 a 9, da primavera e do verão dos anos 5 e 7, e dos outonos dos anos 3, 4, 5 e 7 (APÊNDICE J). Já em relação a Ostreidae recruta, foram observadas diferenças significativas entre quase todas as estações do ano (APÊNDICE K).

Tabela 1 – Anova hierárquica com o fator interanual (escala anual) e o fator intra-anual (escala sazonal) para a densidade de *C. rhizophorae* (CRA), de *S. cuccullata* (SAC), de Ostreidae Morto (OM) e Ostreidae Recruta (OR).

ESPÉCIE	ESCALA TEMPORAL	GL	QM	F
CRA	Anual	9	378,85	230,36 ***
CRA	Sazonal	26	4,32	2,62 ***
SAC	Anual	9	253,43	94,63 ***
SAC	Sazonal	26	0,75	0,28
OM	Anual	9	130,64	170,46 ***
OM	Sazonal	26	0,91	1,19
OR	Anual	9	474.43	257.26***
OR	Sazonal	26	4.39	2.38***

Legenda: GL = Graus de Liberdade; QM = Quadrado Médio. *** p <0,01. Fonte: A autora, 2021.

Comparando-se as densidades em relação as estações do ano ao longo do tempo, observou-se que *S. cuccullata* ocorreu na maior parte do período amostral em densidades mais baixas que *C. rhizophorae*. Entretanto, a partir da primavera do ano 5 (2015-16) a densidade da espécie invasora começou a aumentar gradativamente, apresentando um aumento considerável a partir do inverno do ano 8 (2018-19). A partir da primavera do ano 8 e durante todo o ano 9, a espécie invasora mostrou um aumento acentuado da sua densidade, superando a abundância da espécie nativa, que por sua vez, teve sua abundância bem reduzida quando comparada ao ano anterior (Gráfico 22).

Gráfico 22 – Densidade (média ± desvio padrão) por estação do ano de *Crassostrea rhizophorae* e de *Saccostrea cuccullata* referente ao período de amostragem de julho de 2011 a março de 2020, representados pelos anos 1 a 9.



Legenda: INV - Inverno; PRI - Primavera; VER - Verão; OUT – Outono. Fonte: A autora, 2021.

Ao longo desses nove anos de série temporal verificou-se que quando a densidade populacional das duas espécies de ostras (Ostreidae vivo) aumenta, a porcentagem de mortalidade diminui. Observou-se também que a média da abundância foi aumentando com o tempo, enquanto a porcentagem de mortalidade foi relativamente constante, mantendo-se entre 5 e 30% ao longo dos anos (Gráfico 23).





Legenda: INV - Inverno; PRI - Primavera; VER - Verão; OUT - Outono; Ano 1 (2011-12), Ano 2 (2012-13), Ano 3 (2013-14), Ano 4 (2014-15), Ano 5 (2015-16), Ano 6 (2016-17), Ano 7 (2017-18), Ano 8 (2018-19) e Ano 9 (2019-20).

Fonte: A autora, 2021.

Em relação ao recrutamento foi possível observar um aumento da porcentagem de recrutas a partir do ano 6, mas no outono do ano 7, durante o ano 8 e no final do ano 9 essa porcentagem de recrutas foi superior a 50% do total de indivíduos (Gráfico 24). Esse aumento

da densidade de recrutas coincidiu com o aumento da densidade da ostra invasora *S. cuccullata*. A densidade de Ostreidae recruta apresentou uma correlação forte e positiva em relação à densidade de Ostreidae vivos (r = 0,7484, p < 0,05), com as ostras recrutas compreendendo cerca de 42% do total de Ostreidae vivos (Gráfico 25).





Legenda: INV - Inverno; PRI - Primavera; VER - Verão; OUT - Outono; Ano 1 (2011-12), Ano 2 (2012-13), Ano 3 (2013-14), Ano 4 (2014-15), Ano 5 (2015-16), Ano 6 (2016-17), Ano 7 (2017-18), Ano 8 (2018-19) e Ano 9 (2019-20). Fonte: A autora, 2021.

Gráfico 25 – Correlação de Pearson entre a densidade de Ostreidae Recruta (N=4.615) e a densidade de Ostreidae Vivos (N= 6.415) referente ao período de amostragem de julho de 2011 a março de 2020.



Fonte: A autora, 2021.

4.3. Relação da variação da densidade, mortalidade e recrutamento com as variáveis ambientais

Para a densidade de *C. rhizophorae* apenas um modelo foi selecionado, apresentando uma forte dependência negativa com a temperatura máxima do ar (TMXAR_15) na defasagem de 15 dias (Gráfico 26A) e com a temperatura média da água (TMDAG_60) na defasagem de 60 dias (Gráfico 26C) e uma forte relação positiva com a concentração média de *Enterococcus* spp (ENTMD_15) na defasagem de 15 dias (Gráfico 26B) (Tabela 2). Isso significa que a densidade da ostra nativa diminui quando a temperatura máxima do ar e a temperatura média da água está elevada e aumenta quando a concentração média de *Enterococcus* spp na água também está elevada, ou seja, *C. rhizophorae* tolera temperaturas da água e do ar mais frias e águas com maior quantidade microbiana.

Gráfico 26 – Seleção dos modelos lineares generalizados (GLM) para variáveis abióticas e a densidade de *C. rhizophorae* ao longo de nove anos de amostragem (julho de 2011 a março de 2020). Gráficos representando as variáveis mais significativas apresentadas pelo modelo selecionado.



Legenda: (A) – Temperatura Máxima do Ar (TMXAR_15); (B) - Concentração Média de *Enterococcus* spp (ENTMD_15), ambas na defasagem de 15 dias; (C) – Temperatura Média da Água (TMDAG_60) na defasagem de 60 dias. O sombreado indica o intervalo de confiança.Fonte: A autora, 2022.

Tabela 2 – Seleção de modelos lineares generalizados (GLM) da relação das variáveis abióticas com a densidade de *C. rhizophorae* ao longo de nove anos de amostragem (julho de 2011 a março de 2020).

	TMXAR_15	ENTMD_15	TMDAG_60	GL	AICc	AAICc	Peso
Coeficiente	-0,0297	4,92e-05	-0,0674	14	748,7	0	0,493

Legenda: TMXAR_15 = Temperatura Máxima do Ar na defasagem de 15 dias; ENTMD_15 = Concentração Média de *Enterococcus* spp na defasagem de 15 dias; TMDAG_60 = Temperatura Média da Água na defasagem, de 60 dias. GL = Graus de liberdade; AICc = critério de informação de Akaike corrigido a amostras pequenas; ΔAICc = diferença de determinado modelo para o melhor; Peso = peso de Akaike. Os valores positivos e negativos dos parâmetros abióticos indicam o sentido da relação. Fonte: A autora, 2022.

Para a densidade de *S. cuccullata*, foram selecionados dois modelos, onde o melhor modelo selecionado, com o menor valor de AIC e maior peso, foi o mais plausível. A ostra invasora apresentou uma forte correlação com a quantidade de dias sem chuva (DSC_60) (Gráfico 27A), com a Amplitude Térmica da Água (ATAG_60) (Gráfico 27B) e com a Temperatura Máxima do Ar (TMXAR_60) (Gráfico 27C) todas em defasagem de 60 dias (Tabela 3). Isso significa que a densidade da ostra invasora aumentou em resposta a um período sem chuva prolongado e em temperaturas do ar elevadas, além de suportar uma variação considerável na temperatura da água.

Gráfico 27 – Seleção dos modelos lineares generalizados (GLM) para variáveis abióticas e a densidade de *S. cuccullata* ao longo de nove anos de amostragem (julho de 2011 a março de 2020). Gráficos representando as variáveis mais significativas apresentadas pelo modelo selecionado.



Legenda: (A) – Dias Sem Chuva (DSC_60); (B) – Amplitude Térmica da Água (ATAG_60); (C) – Temperatura Máxima do Ar (TMXAR_60), todas as variáveis na defasagem de 60 dias. O sombreado indica o intervalo de confiança.

Fonte: A autora, 2022.

de 5. cuccunata ao longo de nove anos de amostragem (junio de 2011 a março de 2020).								
	DSC_60	ATAG_60	TMXAR_60	GL	AICc	ΔAICc	Peso	
Coeficiente	0,1447	0,5178	0,1950	13	999,3	0	0,628	

Tabela 3 – Seleção de modelos lineares generalizados (GLM) da relação das variáveis abióticas com a densidade de *S. cuccullata* ao longo de nove anos de amostragem (julho de 2011 a março de 2020).

Legenda: DSC_60 = Dias Sem Chuva na defasagem de 60 dias; ATAG_60 = Amplitude Térmica da Água na defasagem de 60 dias; TMXAR_60 = Temperatura Máxima do Ar na defasagem de 60 dias. GL = Graus de liberdade; AICc = critério de informação de Akaike corrigido a amostras pequenas; ΔAICc = diferença de determinado modelo para o melhor; Peso = peso de Akaike. Os valores positivos e negativos dos parâmetros abióticos indicam o sentido da relação. Fonte: A autora, 2022.

A porcentagem de recrutamento apresentou uma forte relação positiva com Dias Sem Chuva (DSC_60) (Gráfico 28A) e com Amplitude Térmica da Água (ATAG_60) (Gráfico 28B), ambas na defasagem de 60 dias e uma correlação negativa com a Concentração de Média de *Enterococcus* spp (ENTMD_15) na defasagem de 15 dias (Gráfico 28C) (Tabela 4). O recrutamento foi favorecido por dias prolongados sem chuva, com maiores variações na temperatura da água e com uma maior sensibilidade à qualidade da água, ocorrendo em águas com menor quantidade de bactérias. Apresentou também correlações com as mesmas variáveis abióticas de *S. cuccullata*.





Legenda: (A) – Dias Sem Chuva (DSC_60); (B) – Amplitude Térmica da Água (ATAG_60); (C) – Concentração Média de *Enterococcus* spp (ENTMD_15) na defasagem de 15 dias. O sombreado indica o intervalo de confiança.

Fonte: A autora, 2022.

Tabela 4 - Seleção de modelos lineares generalizados (GLM) da relação das variáveis abióticas com a porcentagem
de recrutamento ao longo de nove anos de amostragem (julho de 2011 a março de 2020).

	ATAG_60	DSC_60	ENTMD_15
Coeficiente	0,06290089	0,02605067	-2,421575e-05
Importância	1,00	1,00	0,58

Legenda: DSC_60 = Dias Sem Chuva na defasagem de 60 dias; ATAG_60 = Amplitude Térmica da Água na defasagem de 60 dias; ENTMD_15 = Concentração Média de *Enterococcus* spp na defasagem de 15 dias. Os valores positivos e negativos dos parâmetros abióticos indicam o sentido da relação. Fonte: A autora, 2022.

A porcentagem de mortalidade apresentou uma forte relação positiva com a Amplitude Térmica da Água (ATAG_60) na defasagem de 60 dias (Gráfico 29A), com a Temperatura Mínima do Ar (TMIAR_15) (Gráfico 29B) e com a Concentração de Média de *Enterococcus* spp (ENTMD_15) (Gráfico 29C) ambas na defasagem de 15 dias (Tabela 5).

Gráfico 29 – Seleção de modelos lineares generalizados (GLM) para variáveis abióticas e a porcentagem de mortalidade ao longo de nove anos de amostragem (julho de 2011 a março de 2020). Gráficos representando as variáveis mais significativas apresentadas pelo modelo selecionado.





Tabela 5 – Seleção de modelos lineares generalizados (GLM) da relação das variáveis abióticas com a porcentagem de mortalidade ao longo de nove anos de amostragem (julho de 2011 a março de 2020).

	ATAG_60	TMIAR_15	ENTMD_15
Coeficiente	0,02149915	0,01018273	5,593009e-06
Importância	1,00	0,86	0,14

Legenda: ATAG_60 = Amplitude Térmica da Água na defasagem de 60 dias; TMIAR_15 = Temperatura Mínima do Ar na defasagem de 15 dias; ENTMD_15 = Concentração Média de *Enterococcus* spp na defasagem de 15 dias. Os valores positivos e negativos dos parâmetros abióticos indicam o sentido da relação.

Fonte: A autora, 2022.

4.4. Sobreposição de nicho

Ao se comparar a densidade das duas espécies ao longo do período de amostragem foi possível observar que no início do período, quando a densidade da ostra invasora é menor que 30 indivíduos, há uma correlação positiva entre a densidade de *C. rhizophorae* e a densidade de *S. cuccullata*. Já a partir de 30 indivíduos da espécie invasora essa correlação passa a ser negativa (p < 0,001) e a densidade de *S. cuccullata* começa a aumentar ao longo do tempo (Gráfico 30).

Gráfico 30 – Regressão quadrática entre a densidade de *C. rhizophorae* (N = 3.738) e a densidade de *S. cuccullata* (N = 2.677) ao longo de nove anos de amostragem (julho de 2011 a março de 2020).



Densidade de S. cucullata

Legenda: O sombreado indica o intervalo de confiança. Fonte: A autora, 2022.

A abordagem do modelo nulo mostrou que a sobreposição de nicho observada entre *C*. *rhizophorae* e *S. cuccullata* foi significativamente maior (p < 0,05) do que a sobreposição de nicho simulada quando todo o período de amostragem é comparado (Ano 1 a 9). Isto significa dizer que o número de amostras ao longo dos anos em que as espécies tiveram a sua densidade sobreposta foi maior do que o esperado ao acaso (tamanho de efeito padronizado (SES) positivo) (Tabela 6).

Quando dividimos os períodos a cada três anos também foi possível observar sobreposição de nicho significativa (p < 0,05) com o mesmo padrão para o período dos anos 1 a 3 e para o período dos anos 4 a 6. Já para o período dos anos 7 a 9 nenhum padrão de sobreposição de nicho foi observado (p > 0,05) (Tabela 6).

Períodos	Índice Observado	Média do Índice Simulado	SES
1 a 9	0,60	0,50	2,74 ***
1 a 3	0,75	0,60	2,99 ***
4 a 6	0,74	0,63	2,44 ***
7 a 9	0,68	0,69	-0,26

Tabela 6 – Abordagem do modelo nulo utilizada para avaliar a sobreposição de nicho espacial para a ostra nativa *C. rhizophorae* e para a ostra invasora *S. cuccullata*.

Legenda: Os períodos são representados pelos códigos: anos 1 a 9 (todo o período); anos 1 a 3; anos 4 a 6; anos 7 a 9. Tamanho de Efeito Padronizado (SES) ***p<0,05

Fonte: A autora, 2022.

A abordagem do modelo nulo mostrou que o melhor modelo que ajusta com os dados originais (quadrático) foi significativo (p < 0,001), indicando uma correlação entre a densidade das duas espécies positiva em valores baixos e negativa em valores altos em relação ao início e o final do período, respectivamente (Gráfico 31A). Entretanto, depois de remover o efeito ambiental o melhor modelo foi linear e significativo (p < 0,05), ou seja, onde a densidade de *S. cuccullata* aumenta a densidade de *C. rhizophorae* também aumenta (Gráfico 31B), isso indica que as duas espécies não estão competindo, pois possuem requisitos ambientais distintos.

Gráfico 31 – Regressão quadrática entre a densidade de *C. rhizophorae* (CRA) - (A) e *S. cuccullata* (SAC) – com influência do ambiente. Correlação linear entre o resíduo de *C. rhizophorae* (ResiduoCRA) e de *S. cuccullata* (ResiduoSAC) - (B) – sem influência do ambiente.



Fonte: A autora, 2022.

4.5. Crescimento

4.5.1. Método de progressão modal

A partir do histograma de frequência para altura da valva de *C. rhizophorae*, foi possível observar uma distribuição unimodal dos dados (classe de 35 mm) (Gráfico 32). O maior indivíduo encontrado no período estudado mediu 65,91 mm, enquanto o menor 11,92 mm. Comparando-se com o comprimento, observa-se que a altura alcançou tamanhos maiores. A distribuição unimodal também foi verificada para o comprimento da valva de *C. rhizophorae* (classe de 30 mm) (Gráfico 33), com o maior indivíduo medindo 50,80 mm e o menor 6,21 mm.

Gráfico 32 – Distribuição de frequência relativa (%) da altura da valva para a ostra nativa *C. rhizophorae* em costão rochoso na praia de Boa Viagem, Niterói, RJ. (N=2.941).



Fonte: A autora, 2020.

Gráfico 33 – Distribuição de frequência relativa (%) do comprimento da valva para a ostra nativa *C. rhizophorae* em costão rochoso na praia de Boa Viagem, Niterói, RJ. (N= 2.941).



Fonte: A autora, 2020.

A distribuição de frequência de tamanho para a altura da valva de *S. cuccullata* também foi unimodal (classe de 40 mm) (Gráfico 34). O maior indivíduo mediu 71,25 mm e o menor 7,29 mm. O comprimento da valva de *S. cuccullata* também apresentou distribuição unimodal (classe de 30 mm). Comparando-se com a altura, o comprimento da valva apresentou menores tamanhos. O maior indivíduo encontrado para o comprimento da valva mediu 60,41 mm e o menor 9,15 mm (Gráfico 35).

Gráfico 34 – Distribuição de frequência relativa (%) da altura da valva para a ostra invasora *S. cuccullata* em costão rochoso na praia de Boa Viagem, Niterói, RJ. (N= 1.942).



Fonte: A autora, 2020.

Gráfico 35 – Distribuição de frequência relativa (%) do comprimento da valva para a ostra invasora *S. cuccullata* em costão rochoso na praia de Boa Viagem, Niterói, RJ. (N= 1.942).



Fonte: A autora, 2020.

Ao comparar a frequência de tamanho entre a espécie invasora *S. cuccullata* e a espécie nativa *C. rhizophorae* foi possível observar que a ostra invasora apresentou maiores tamanhos tanto para a altura quanto para o comprimento da valva, mesmo apresentando um menor número de indivíduos contabilizados ao longo do período amostral.

Em função da dispersão das modas foram selecionadas 10 coortes, com os melhores ajustes, para a altura da valva de *C. rhizophorae* (Gráfico 36 e Tabela 7). O valor "semente" utilizado para a altura assintótica (L ∞) foi o do maior indivíduo encontrado, ou seja, L ∞ = 65,91 mm. Para o comprimento foram selecionadas 9 coortes (Gráfico 37 e Tabela 8). Assim como anteriormente o valor utilizado para o L ∞ foi o do maior indivíduo encontrado, ou seja, L ∞ = 61,17 mm.

Gráfico 36 – Dispersão das modas e coortes selecionadas (círculos em pretos) para a altura da valva de *C*. *rhizophorae* durante o período amostrado (N = 10 coortes).



Legenda: O tempo 0 refere-se ao primeiro mês de coleta (agosto de 2015), sendo os intervalos aproximadamente quinzenais. Fonte: A autora, 2020.

Espécie / Coorte	k (anos)	L _∞ (mm)	to (anos)	t _{max} (anos)	R ²	r
CRA / 1	1,120	65,91	-0,590	4,11	0,99	0,99
CRA / 2	1,138	65,91	-0,564	4,05	0,97	0,98
CRA / 3	1,045	65,91	-0,697	4,41	1,00	1,00
CRA / 4	0,764	65,91	-0,944	6,03	0,96	0,98
CRA / 5	1,051	65,91	-0,692	4,38	0,99	0,99
CRA / 6	0,921	65,91	-0,808	5,00	1,00	1,00
CRA / 7	0,981	65,91	-0,658	4,69	0,88	0,94
CRA / 8	1,040	65,91	-0,599	4,43	0,96	0,98
CRA / 9	1,068	65,91	-0,662	4,31	0,94	0,97
CRA / 10	1,098	65,91	-0,447	4,20	0,85	0,92

Tabela 7 – Seleção das melhores coortes para altura de C. rhizophorae.

Legenda: k = constante de crescimento (em anos), L∞ = altura assintótica (mm), t0 = altura no instante do assentamento (parâmetro de ajuste da curva), tmáx = longevidade (em anos), r = coeficiente de correlação (entre idade observada e altura observada) e R² = coeficiente de determinação (confiabilidade do ajuste).

Fonte: A autora, 2020.

Gráfico 37. Dispersão das modas e coortes selecionadas (círculos em preto) para comprimento da valva de *C*. *rhizophorae* durante o período amostrado (N = 9 coortes).



Legenda: O tempo 0 refere-se ao primeiro mês de coleta (agosto de 2015), sendo os intervalos aproximadamente quinzenais. Fonte: A autora, 2020.

Espécie / Coorte	k (anos)	\mathbf{L}_{∞} (mm)	to (anos)	t _{max} (anos)	R ²	r
CRA / 1	0,659	61,17	-0,816	6,99	0,98	0,99
CRA / 2	0,520	61,17	-1,069	8,86	0,96	0,98
CRA / 3	0,742	61,17	-0,771	6,21	0,86	0,93
CRA / 4	0,682	61,17	-0,905	6,75	0,90	0,95
CRA / 5	1,148	61,17	-0,333	4,01	1,00	1,00
CRA / 6	0,770	61,17	-0,780	5,98	0,99	1,00
CRA / 7	0,687	61,17	-0,861	6,70	0,99	0,99
CRA / 8	0,909	61,17	-0,593	5,07	0,87	0,93
CRA / 9	0,714	61,17	-0,577	6,45	0,99	0,99

Tabela 8 – Seleção das melhores coortes para comprimento de C. rhizophorae.

Legenda: k = constante de crescimento (em anos), L∞ = comprimento assintótico (mm), t0 = comprimento no instante do assentamento (parâmetro de ajuste da curva), tmáx = longevidade (em anos), r = coeficiente de correlação (entre idade observada e comprimento observado) e R² = coeficiente de determinação (confiabilidade do ajuste).

Fonte: A autora, 2020.

Com relação a *S. cuccullata*, para a altura da valva foram selecionadas 10 coortes (Gráfico 38 e Tabela 9). Também foi utilizada a altura do maior indivíduo encontrado, $L\infty = 71,25$ mm. Em relação ao comprimento da valva de *S. cuccullata* também foram selecionadas 10 coortes (Gráfico 39 e Tabela 10). Sendo o valor utilizado para o $L\infty$ também o do maior indivíduo encontrado, $L\infty = 63,30$ mm.





Legenda: O tempo 0 refere-se ao primeiro mês de coleta (agosto de 2015), sendo os intervalos aproximadamente quinzenais. Fonte: A autora, 2020.

Espécie / Coorte	k (anos)	\mathbf{L}_{∞} (mm)	to (anos)	t _{max} (anos)	R ²	r
SAC / 1	1,019	71,25	-0,317	4,52	0,94	0,97
SAC / 2	0,735	71,25	-0,670	6,27	0,96	0,98
SAC / 3	0,607	71,25	-0,949	7,58	0,93	0,97
SAC / 4	0,938	71,25	-0,582	4,91	0,94	0,97
SAC / 5	1,114	71,25	-0,762	4,13	0,86	0,93
SAC / 6	0,720	71,25	-0,748	6,39	0,83	0,91
SAC / 7	0,806	71,25	-0,702	5,71	0,96	0,98
SAC / 8	0,833	71,25	-0,521	5,53	0,98	0,99
SAC / 9	0,926	71,25	-1,528	4,98	0,86	0,93
SAC / 10	0,820	71,25	-1,089	5,62	0,93	0,96

Tabela 9 – Seleção das melhores coortes para a altura de S. cuccullata.

Legenda: k = constante de crescimento (em anos), L∞ = altura assintótica (mm), t0 = comprimento no instante do assentamento (parâmetro de ajuste da curva), tmáx = longevidade (em anos), r = coeficiente de correlação (entre idade observada e altura observada) e R² = coeficiente de determinação (confiabilidade do ajuste).

Fonte: A autora, 2020.

Gráfico 39. Dispersão das modas e coortes selecionadas (círculos em preto) para comprimento da valva de *S. cuccullata* durante o período amostrado (n = 10 coortes).



Legenda: O tempo 0 refere-se ao primeiro mês de coleta (agosto de 2015), sendo os intervalos aproximadamente quinzenais.

Fonte: A autora, 2020.

Espécie / Coorte	k (anos)	\mathbf{L}_{∞} (mm)	t ₀ (anos)	t _{max} (anos)	R ²	r
SAC / 1	0,936	63,30	-1,089	4,92	0,89	0,95
SAC / 2	0,861	63,30	-0,660	5,35	0,84	0,92
SAC / 3	0,868	63,30	-0,506	5,31	0,92	0,96
SAC / 4	0,942	63,30	-0,782	4,89	0,88	0,94
SAC / 5	0,816	63,30	-0,473	5,65	0,92	0,96
SAC / 6	1,035	63,30	-0,482	4,45	0,97	0,98
SAC / 7	0,964	63,30	-0,555	4,78	0,97	0,99
SAC / 8	0,832	63,30	-0,617	5,53	1,00	1,00
SAC / 9	1,003	63,30	-0,254	4,59	0,84	0,92
SAC / 10	1,059	63,30	-0,312	4,35	0,98	0,99

Tabela 10 – Seleção das melhores coortes para comprimento de S. cuccullata.

Legenda: k = constante de crescimento (em anos), L∞ = comprimento assintótico (mm), t0 = comprimento no instante do assentamento (parâmetro de ajuste da curva), tmáx = longevidade (em anos), r = coeficiente de correlação (entre idade observada e comprimento observado) e R² = coeficiente de determinação (confiabilidade do ajuste).

Fonte: A autora, 2020.

A partir da seleção das coortes foram estimadas as curvas finais de crescimento para a altura e comprimento de *C. rhizophorae* (Gráfico 40 e Gráfico 41) e *S. cuccullata* (Gráfico 42 e Gráfico 43). A longevidade final encontrada com análise dos dados para a altura e comprimento de *C. rhizophorae* foram, respectivamente, de 4,57 anos e 6,83 anos. Já para *S. cuccullata*, os valores de longevidade estimados com os dados para a altura e comprimento foram de 5,68 anos e 4,99 anos.

Gráfico 40 – Curva final de crescimento para a altura da valva de *C. rhizophorae*. Os pontos da curva são referentes aos pontos das 10 coortes selecionadas para a construção desta curva.



Legenda: L = altura da valva no instante t e t = idade em dias. Fonte: A autora, 2020.

Gráfico 41 – Curva final de crescimento para o comprimento da valva de *C. rhizophorae*. Os pontos da curva são referentes aos pontos das 9 coortes selecionadas para a construção desta curva.



Legenda: L = comprimento da valva no instante t e t = idade em dias.Fonte: A autora, 2020.

Gráfico 42 – Curva final de crescimento para a altura da valva de *S. cuccullata*. Os pontos da curva são referentes aos pontos das 10 coortes selecionadas para a construção desta curva.



Legenda: L = altura da valva no instante t e t = idade em dias. Fonte: A autora, 2020.

Gráfico 43 – Curva final de crescimento para o comprimento da valva de *S. cuccullata*. Os pontos da curva são referentes aos pontos das 10 coortes selecionadas para a construção desta curva.



Legenda: L = comprimento da valva no instante t e t = idade em dias. Fonte: A autora, 2020.

4.5.2. Método do crescimento individual

Para a altura da valva de *C. rhizophorae* foram selecionados 10 indivíduos, com os melhores ajustes (Gráfico 44 e Tabela 11). O valor "semente" utilizado para a altura assintótica $(L\infty)$ foi o do maior indivíduo encontrado para a espécie em campo durante o período de estudo, ou seja, $L\infty = 65,91$. Para o comprimento da valva de *C. rhizophorae* foram selecionados 12

indivíduos (Gráfico 45 e Tabela 12). Assim como anteriormente o valor utilizado para o $L\infty$ foi o do maior indivíduo encontrado, ou seja, $L\infty = 61,17$ mm. A longevidade final encontrada com análise dos dados para a altura e comprimento de *C. rhizophorae* foram, respectivamente, de 4,51 anos e 3,71 anos.

Gráfico 44 – Curva final de crescimento para a altura da valva de *C. rhizophorae*. Os pontos da curva são referentes aos pontos dos 10 indivíduos selecionadas para a construção desta curva.



Legenda: L = altura da valva no instante t e t = idade em dias. Fonte: A autora, 2020.

Indivíduo	k (anos)	L_{∞} (mm)	to (anos)	t _{max} (anos)	R ²	r
8	1,382	65,91	0,019	3,32	0,92	0,96
2	0,926	65,91	-0,077	5,05	0,90	0,95
4	1,022	65,91	-0,071	4,51	0,87	0,93
6	0,876	65,91	-0,124	5,26	0,88	0,94
9	0,949	65,91	-0,074	4,85	0,84	0,92
15	0,791	65,91	-0,130	5,73	0,93	0,97
28	1,121	65,91	-0,155	4,07	0,85	0,92
33	0,945	65,91	-0,011	4,87	0,98	0,99
31	1,497	65,91	0,011	3,08	0,91	0,95
32	0,840	65,91	-0,059	5,49	0,94	0,97

Tabela 11 – Seleção dos melhores indivíduos para altura de C. rhizophorae.

Legenda: k = constante de crescimento (em anos), L∞ = altura assintótica (mm), t0 = comprimento no instante do assentamento (parâmetro de ajuste da curva), tmáx = longevidade (em anos), r = coeficiente de correlação (entre idade observada e altura observada) e R² = coeficiente de determinação (confiabilidade do ajuste). Fonte: A autora, 2020.



Gráfico 45 – Curva final de crescimento para o comprimento da valva de *C. rhizophorae*. Os pontos da curva são referentes aos pontos dos 12 indivíduos selecionadas para a construção desta curva.

Legenda: L = comprimento da valva no instante t e t = idade em dias. Fonte: A autora, 2020.

Indivíduo	k (anos)	\mathbf{L}_{∞} (mm)	to (anos)	t _{max} (anos)	R ²	r
1	1,843	61,17	-0,088	2,52	0,94	0,97
14	1,186	61,17	-0,088	3,94	0,94	0,97
8	1,279	61,17	-0,028	3,60	0,93	0,96
2	1,283	61,17	-0,022	3,59	0,90	0,95
4	1,114	61,17	-0,049	4,07	0,95	0,98
6	1,249	61,17	-0,060	3,71	0,93	0,97
9	0,925	61,17	-0,116	5,05	0,94	0,97
15	1,267	61,17	-0,065	3,60	0,95	0,97
20	0,786	61,17	-0,085	5,73	0,93	0,96
33	1,253	61,17	0,033	3,68	0,92	0,96
31	1,174	61,17	-0,021	3,92	0,94	0,97
32	1,138	61,17	-0,0003	4,05	0,93	0,97

Tabela 12 – Seleção dos melhores indivíduos para o comprimento de C. rhizophorae.

Legenda: k = constante de crescimento (em anos), L∞ = comprimento assintótica (mm), t0 = comprimento no instante do assentamento (parâmetro de ajuste da curva), tmáx = longevidade (em anos), r = coeficiente de correlação (entre idade observada e comprimento observado) e R² = coeficiente de determinação (confiabilidade do ajuste).

Fonte: A autora, 2020.

Com relação a *S. cuccullata* para a altura da valva foram selecionados 12 indivíduos (Gráfico 46 e Tabela 13). Foi utilizado a altura do segundo maior indivíduo encontrado, $L\infty = 66,25$ mm, pois nesse caso, o maior $L\infty$ estava interferindo no resultado final. Em relação ao comprimento da valva de *S. cuccullata* foram selecionados 11 indivíduos (Gráfico 47 e Tabela

14). Sendo o valor utilizado para o L ∞ o do maior indivíduo encontrado, L ∞ = 63,30 mm. A longevidade final encontrada com análise dos dados para a altura e comprimento de *S*. *cuccullata* foram, respectivamente, de 5,49 anos e 6,31 anos.

Gráfico 46 – Curva final de crescimento para a altura da valva de *S. cuccullata*. Os pontos da curva são referentes aos pontos dos 12 indivíduos selecionadas para a construção desta curva.



Legenda: L = altura da valva no instante t e t = idade em dias. Fonte: A autora, 2020.

Indivíduo	k (anos)	\mathbf{L}_{∞} (mm)	t ₀ (anos)	t _{max} (anos)	R ²	r
2	0,862	66,25	-0,117	5,26	0,87	0,93
11	0,548	66,25	-0,140	8,41	0,95	0,98
5	1,027	66,25	-0,105	4,51	0,91	0,95
18	0,913	66,25	-0,076	5,05	0,92	0,96
44	0,584	66,25	-0,091	7,89	0,96	0,98
10	1,069	66,25	-0,020	4,31	0,89	0,94
36	1,241	66,25	-0,050	3,71	0,81	0,90
39	0,913	66,25	-0,064	5,05	0,93	0,96
40	0,803	66,25	-0,109	5,73	0,88	0,94
45	1,234	66,25	-0,023	3,73	0,97	0,99
46	1,960	66,25	-0,020	2,35	0,93	0,96
30	0,803	66,25	-0,122	5,73	0,89	0,94

Tabela 13 – Seleção dos melhores indivíduos para a altura de S. cuccullata.

Legenda: k = constante de crescimento (em anos), L∞ = altura assintótica (mm), t0 = comprimento no instante do assentamento (parâmetro de ajuste da curva), tmáx = longevidade (em anos), r = coeficiente de correlação (entre idade observada e altura observada) e R² = coeficiente de determinação (confiabilidade do ajuste). Fonte: A autora, 2020.

Gráfico 47 – Curva de crescimento para o comprimento da valva de *S. cuccullata*. Os pontos da curva são referentes aos pontos dos 11 indivíduos selecionadas para a construção desta curva.



Legenda: L = comprimento da valva no instante t e t = idade em dias. Fonte: A autora, 2020.

Indivíduo	k (anos)	L_{∞} (mm)	to (anos)	t _{max} (anos)	R ²	r
2	1,201	63,30	-0,091	3,82	0,87	0,93
11	0,678	63,30	-0,074	6,64	0,98	0,99
7	1,276	63,30	-0,127	3,60	0,92	0,96
18	0,536	63,30	-0,111	8,41	0,95	0,97
43	0,818	63,30	-0,102	5,73	0,99	0,99
44	0,600	63,30	-0,102	7,89	0,94	0,97
10	1,635	63,30	-0,003	2,82	0,96	0,98
36	1,461	63,30	-0,006	3,15	0,83	0,91
38	1,056	63,30	-0,079	4,35	0,85	0,92
46	1,539	63,30	-0,076	3,00	0,91	0,95
41	0,587	63,30	-0,125	7,89	0,84	0,92

Tabela 14 - Seleção dos melhores indivíduos para o comprimento de S. cuccullata.

Legenda: k = constante de crescimento (em anos), L ∞ = comprimento assintótico (mm), t0 = comprimento no instante do assentamento (parâmetro de ajuste da curva), tmáx = longevidade (em anos), r = coeficiente de correlação (entre idade observada e comprimento observado) e R² = coeficiente de determinação (confiabilidade do ajuste).

Fonte: A autora, 2020.

4.5.3. Comparação dos parâmetros de crescimento

Os parâmetros de crescimento (k, t0 e longevidade) para a altura e comprimento da valva da ostra nativa *C. rhizophorae*, assim como para a ostra invasora *S. cuccullata* foram

comparados entre as espécies e entre as metodologias (progressão modal e crescimento individual) através do teste t de *Student*.

Ao compararmos a constante de crescimento k podemos observar que a taxa de crescimento foi significativamente diferente entre as medidas para *C. rhizophorae* na progressão modal (p = 0,001), entre as espécies tanto para altura quanto para comprimento na progressão modal (p = 0,001) e entre as metodologias para o comprimento da valva de *C. rhizophorae* (p = 0,0002) (Tabela 15). Esses mesmos resultados foram encontrados ao compararmos o parâmetro de longevidade (p < 0,001) (Tabela 16).

Já ao comparar os valores de t0 (tamanho no instante do assentamento), podemos observar que o tempo inicial foi significativamente diferente entre as metodologias nas duas medidas para ambas espécies (p<0,001) (Tabela 17).

Tabela 15 – Teste t de *Student* para a comparação da constante de crescimento k (anos⁻¹) entre as medidas (altura e comprimento), entre as espécies (*C. rhizophorae* e *S. cuccullata*) e entre as metodologias (progressão modal e crescimento individual).

			Constante de Crescimento K	
PM	CRA	ALT X COMP	1,023	0,759
PM	SAC	ALT X COMP	0,852	0,931
PM	ALT	CRA X SAC	1,023	0,852
PM	COMP	CRA X SAC	0,759	0,931
CI	CRA	ALT X COMP	1,035	1,208
CI	SAC	ALT X COMP	0,996	1,035
CI	ALT	CRA X SAC	1,035	0,996
CI	COMP	CRA X SAC	1,208	1,035
CRA	ALT	PM X CI	1,023	1,035
CRA	COMP	PM X CI	0,759	1,208
SAC	ALT	PM X CI	0,852	0,966
SAC	COMP	PM X CI	0,931	1,035

Legenda: ALT = Altura; COMP = Comprimento; CRA = *Crassostrea rhizophorae*; SAC = *Saccostrea cuccullata*; PM = Progressão modal; CI = Crescimento individual; GL = Graus de liberdade. não significativo = em preto; significativo = em vermelho.

Fonte: A autora, 2022.

			Longevidade	
PM	CRA	ALT X COMP	4,6	6,3
PM	SAC	ALT X COMP	5,6	5,0
PM	ALT	CRA X SAC	4,6	5,6
PM	COMP	CRA X SAC	6,3	5,0
CI	CRA	ALT X COMP	4,6	4,0
CI	SAC	ALT X COMP	5,1	5,2
CI	ALT	CRA X SAC	4,6	5,1
CI	COMP	CRA X SAC	4,0	5,2
CRA	ALT	PM X CI	4,6	4,6
CRA	COMP	PM X CI	6,3	4,0
SAC	ALT	PM X CI	5,6	5,1
SAC	COMP	PM X CI	5,0	5,2

Tabela 16 – Teste t de *Student* para a comparação da longevidade (anos) entre as medidas (altura e comprimento), entre as espécies (*C. rhizophorae* e *S. cuccullata*) e entre as metodologias (progressão modal e crescimento individual).

Legenda: ALT = Altura; COMP = Comprimento; CRA = *Crassostrea rhizophorae*; SAC = *Saccostrea cuccullata*; PM = Progressão modal; CI = Crescimento individual; GL = Graus de liberdade. não significativo = em preto; significativo = em vermelho.

Fonte: A autora, 2022.

Tabela 17. Teste t de *Student* para a comparação dos valores de t0 (idade em anos no instante do assentamento) entre as medidas (altura e comprimento), entre as espécies (*C. rhizophorae* e *S. cuccullata*) e entre as metodologias (progressão modal e crescimento individual).

			tO	
PM	CRA	ALT X COMP	-0,666	-0,745
PM	SAC	ALT X COMP	-0,787	-0,573
PM	ALT	CRA X SAC	-0,666	-0,787
PM	COMP	CRA X SAC	-0,745	-0,573
CI	CRA	ALT X COMP	-0,067	-0,049
CI	SAC	ALT X COMP	-0,078	-0,082
CI	ALT	CRA X SAC	-0,067	-0,078
CI	COMP	CRA X SAC	-0,049	-0,082
CRA	ALT	PM X CI	-0,666	-0,067
CRA	COMP	PM X CI	-0,745	-0,049
SAC	ALT	PM X CI	-0,787	-0,078
SAC	COMP	PM X CI	-0,573	-0,082

Legenda: ALT = Altura; COMP = Comprimento; CRA = *Crassostrea rhizophorae*; SAC = *Saccostrea cuccullata*; PM = Progressão modal; CI = Crescimento individual; GL = Graus de liberdade. não significativo = em

preto; significativo = em vermelho.

Fonte: A autora, 2022.

5. DISCUSSÃO

Durante os nove anos do presente estudo, as variações interanuais na abundância das duas espécies de ostras na Baía de Guanabara foram mais acentuadas que as variações sazonais. Este resultado pode estar relacionado não somente ao fato da espécie *S. cuccullata* aumentar gradativamente sua abundância ao longo do tempo, mas também ao fato de a sazonalidade não ser tão marcante nos trópicos, além das duas espécies possuírem ciclos de vida relativamente longos (maior do que 4 anos). Desta forma, estas espécies podem demorar muito tempo para manifestar respostas às mudanças ambientais numa escala de tempo intranual em níveis detectáveis (HAMPTON & SCHINDLER, 2006).

Os parâmetros ambientais que foram selecionados através dos modelos lineares generalizados (GLM), que melhor explicaram a variação temporal na densidade da ostra nativa *C. rhizophorae* foram: a temperatura máxima do ar, a concentração média de *Enterococcus* spp. e a temperatura média da água.

Com relação à temperatura máxima do ar verificou-se uma relação negativa com a densidade dessa espécie. Isto pode estar relacionado ao tempo e ao grau de exposição a que os organismos de costões rochosos estão geralmente sujeitos. Desta forma, não somente temperaturas elevadas junto ao substrato, mas também a permanência destas por períodos prolongados pode interferir na sobrevivência e crescimento dos indivíduos.

O ciclo de marés e o batimento das ondas também são fatores que exigem adaptações específicas dos seres que habitam costões rochosos, tais como mecanismos para evitar a perda de água e resistir a essas variações de temperatura, principalmente durante os períodos de maré baixa. Sendo assim, bivalves costumam manter suas valvas hermeticamente fechadas a fim de diminuir o estresse térmico e a dessecação durante esse período (MORENO & ROCHA, 2012).

A relação positiva entre a concentração de *Enterococcus* spp e a densidade dessa espécie pode sugerir um aumento no aporte de matéria orgânica na água e consequentemente um aumento na disponibilidade de alimento, o que seria benéfico para este organismo, uma vez que se trata de um animal que possui uma grande capacidade de filtração (AMARAL, 2010).

O outro parâmetro que explicou a variação da densidade de *C. rhizophorae* foi a temperatura média da água, apresentando também uma relação negativa, indicando que essa espécie é sensível à temperaturas elevadas. Entretanto o trabalho realizado por TIMOTHY & LITTLEWOOD (1989) concluiu que ostras desta espécie podem permanecer emersas e sem
sombra em temperaturas do ar de até 43° C por até 5 horas por dia durante todo o ano sem sofrer mortalidade devido ao calor, através do mecanismo de termorregulação de fechamento da valva.

Já para S. *cuccullata*, a densidade respondeu positivamente a um maior número de dias sem chuva, com maior amplitude térmica da água e temperaturas máximas do ar. Isto pode estar relacionado ao alto grau adaptativo que essa espécie apresenta em relação ao ambiente, o que costuma caracterizar as espécies invasoras. DAVENPORT & WONG (1992) comprovaram através de experimento que *S. cuccullata* apresenta uma alta tolerância ao calor (> 40°C).

Diferentemente da densidade, o recrutamento e a mortalidade não puderam ser definidos ao nível de espécie, sendo considerados para Ostreidae como um todo. Entretanto, os parâmetros que melhor explicaram a variação na porcentagem de recrutamento foram: dias sem chuva, amplitude térmica da água e a concentração média de *Enterococcus* spp. Para as duas primeiras variáveis ambientais o recrutamento apresentou relação positiva. Isto pode estar relacionado a certa resistência do recruta às condições estressantes do ambiente. A forte correlação positiva entre o número de recrutas e a densidade de *S. cuccullata*, sugere que a maior parte dos recrutas sejam desta espécie e, portanto, responderam na maior parte do tempo, às mesmas variáveis ambientais.

Já para a última variável, *Enterococcus* spp, a porcentagem de recrutamento apresentou uma relação negativa, o que pode indicar que a qualidade da água é um fator relevante para o seu desenvolvimento.

Já a mortalidade de Ostreidae aumenta em função de uma maior amplitude térmica, e concentração de *Enterococcus* spp, indicando que as ostras na área de estudo são sensíveis a variações de temperatura e à qualidade da água. Esse aumento na mortalidade ocorre principalmente a partir do ano 6 (2016-17).

A temperatura é um dos principais fatores que influenciam o desenvolvimento das espécies de ostras ao longo do seu ciclo de vida (LENZ, 2008; AMARAL, 2010; LOPES *et al.*, 2013; LIMA, 2015; ARKHIPKIN *et al.*, 2017; CHOWDHURY *et al.*, 2019; TENJING, 2020). Segundo LEGAT *et al.*, (2020) e ANTONIO *et al.*, (2021) a temperatura está correlacionada positivamente com a gametogênese das ostras. Estes moluscos bivalves apresentam diferentes estratégias reprodutivas ao longo de gradientes latitudinais associadas a essa variável (GOMES *et al.*, 2014). Em regiões tropicais a liberação de gametas ocorre o ano todo, enquanto que nas regiões temperadas apenas nos meses mais quentes do ano (RODRIGUEZ-JARAMILLO *et al.*, 2008). Estas variações estão relacionadas, principalmente, à maior amplitude térmica e variação de fotoperíodo observada em regiões temperadas.

Além disso, a temperatura também é um dos fatores que influencia na duração do período larval na natureza e quando associada a salinidade e turbidez podem impedir o crescimento, provocar a morte das larvas ou afetar a dispersão das mesmas na natureza (AMARAL, 2010).

No presente estudo, foram observadas variações significativas na abundância de *S. cuccullata* a partir do quinto ano para a densidade assim como para a porcentagem de mortalidade e de recrutamento de Ostreidae, Puga *et al.*, (2019) trabalhando na mesma localidade atribuiram esse aumento na densidade da ostra invasora a partir do quinto ano de amostragens a mudanças nas condições ambientais, tais como temperaturas mínimas do ar mais altas.

Variações intra-anuais também foram observadas, mas apenas para a espécie nativa *C*. *rhizophorae* e para a porcentagem de recrutamento, sendo que para o recrutamento essas variações ocorreram em quase todas as estações do ano. Mudanças sazonais são geralmente atribuídas a alterações relacionadas a mortalidade, recrutamento e crescimento, enquanto que mudanças de longo prazo estão geralmente associadas a mudanças climáticas ou ao processo de estabelecimento de uma espécie introduzida (HARTNOLL & HAWKINS, 1980).

Além disso, mudanças bruscas na abundância das espécies podem estar associadas a interações biológicas diretas (competição, predação, entre outras, por exemplo), as quais, em muitos casos, estão relacionadas a condições climáticas anormais (HARTNOLL & HAWKINS, 1980) ou a resposta à introdução de espécies. A notável redução na densidade da ostra nativa e o aumento considerável da ostra exótica, principalmente nos últimos anos do período de amostragem corroboraram, assim, o potencial dessa espécie de se tornar invasora em longo prazo.

A análise de sobreposição de nicho verificada entre *C. rhizophorae* e *S. cuccullata* indicou ausência de competição entre essas espécies neste local. Através das análises de modelo nulo limitado pelo ambiente foi possível comprovar que com a influência das variáveis ambientais a densidade das espécies apresentou uma correlação positiva no início do período e negativa no final. Porém ao retirar a influência dessas variáveis ambientais, a correlação entre as espécies mudou, passando a ser positiva em todo o período, ou seja, a densidade das duas espécies continua crescendo. O trabalho realizado por PUGA *et al.*, (2019) sobre a comunidade bentônica na mesma área de estudo também observou sobreposição de nicho entre as duas espécies ao longo de 7 anos de amostragem, entretanto a análise de modelo nulo feita não apresentou relação significativa entre *C. rhizophorae* e *S. cuccullata*.

Este resultado da sobreposição de nicho, pode ter sofrido algum tipo de influência da metodologia utilizada através de quadrados aleatórios, onde a amostragem naquele quadrado apresentava uma maior quantidade de uma espécie do que da outra ao acaso.

Consequentemente, as mudanças observadas na densidade das espécies e nas variações de mortalidade e recrutamento parecem responder mais a mudanças nas variáveis ambientais, como por exemplo, temperatura do ar e temperatura da água, e não por influência de relações bióticas, como competição. Neste caso, as mudanças interanuais nos requisitos ambientais de ambas as espécies acabaram por favorecer a espécie invasora. Esse resultado foi corroborado pela análise dos modelos lineares generalizados (GLM), onde foi possível observar que diferentes variáveis ambientais influenciaram o comportamento das espécies.

As diferentes respostas das espécies a fatores bióticos e abióticos em diferentes escalas temporais tornou-se um problema muito comum enfrentado por muitos pesquisadores, onde programas de monitoramento de longo prazo têm sido cada vez mais valorizados, pois podem fornecer um grande conjunto de dados que são primordiais para diferenciar padrões de ruídos em sistemas complexos (HAMPTON & SCHINDLER, 2006). Muitos estudos destacam a importância de uma amostragem longa e contínua (HOWKINS & HARTNOLL, 1983; LIKENS, 1989; FRANKE & GUTOW, 2004; HAMPTON & SCHINLER, 2006; NICOLETTI *et al.*, 2007), visto que as respostas biológicas às mudanças mais complexas, como sucessão ecológica e bioinvasão, requerem períodos de estudos mais extensos para serem identificadas.

Neste estudo, a espécie nativa de ostra *C. rhizophorae* e a espécie invasora *S. cuccullata* apresentaram padrões de comportamento diferentes em relação à densidade ao longo dos nove anos de amostragem. O presente estudo corrobora, assim, a importância de estudos com escalas temporais de longa duração, sendo estas fundamentais para observar as tendências na distribuição das espécies na comunidade biótica. (PUGA *et al.*, 2019).

Em termos de tamanho, notou-se que a medida de comprimento é muito sensível a pequenas alterações do ambiente, sendo a medida da altura a mais conservadora e menos suscetível a erros. As ostras apresentam uma plasticidade fenotípica muito grande em relação a sua valva podendo apresentar alterações causadas por adaptações ao meio ambiente, como seu formato e sua coloração (VILAR, 2012; GALVÃO *et al.*, 2012).

No presente estudo foi observado que a ostra invasora *S. cuccullata* apresentou um tamanho de valva maior do que a ostra nativa *C. rhizophorae* para as duas medidas. Entretanto, quando comparamos os tamanhos encontrados no presente estudo com os dados obtidos na literatura, podemos observar que são encontrados exemplares bem maiores desta última espécie em outras localidades. Em sua região de origem no Indo-Pacífico, a ostra invasora *S. cuccullata*

é considerada uma opção de ostra cultivável devido a sua natureza eurialina e sua alta taxa de crescimento (CHOWDHURY *et al.*, 2019), indicando que as vantagens adaptativas dependem principalmente do local onde se encontram.

Os tamanhos máximos encontrados no presente estudo para as duas espécies se encontram dentro da faixa de tamanho observada para as mesmas espécies em outras regiões do Brasil e do mundo (Tabela 18).

Ambas as metodologias utilizadas para estimar o crescimento das ostras neste estudo apresentaram resultados válidos e plausíveis, porém o método do crescimento individual seria o mais adequado e preciso. Além de acompanhar o recruta desde a sua primeira visualização no costão rochoso, a estimativa do tamanho no instante do assentamento (t0) também apresenta resultados mais acurados, pois o intervalo de tempo entre a primeira visualização e o período do assentamento é muito pequeno quando comparado ao método de progressão modal. O método de crescimento individual também permite a observação do desenvolvimento do recruta até a fase adulta, podendo assim estimar de forma mais exata seus parâmetros de crescimento.

Espécie	Tamanho	Medida	Local	Ambiente	Habitat	Autor
	65,91 mm	Altura	Praia de Boa Viagem, Niterói - RJ	Natural	Entremarés	Presente Estudo
	78,1 mm	Altura	Venezuela	Cultivo	Manguezal	Buitrago et al., 2009
	90 mm	Altura	Estuário no Nordeste do Brasil	Cultivo	Infralitoral	Dué et al., 2010
	54,76 mm	Altura	Canavieiras - Bahia	Cultivo	Infralitoral	Azevedo et al., 2015
	58 mm	Altura	Praia de Sambaqui – SC	Cultivo	Infralitoral	Maccacchero et al., 2005
	45,38 mm	Altura	Santa Catarina	Cultivo	Infralitoral	Gomes et al ., 2019
	61,17 mm	Comprimento	Praia de Boa Viagem, Niterói - RJ	Natural	Entremarés	Presente Estudo
C. rhizophorae	85,5 mm	Comprimento	Costa Rica	Cultivo	Infralitoral	Urpi et al, 1983
	49,5 mm	Comprimento	Lagoa LaRestinga – Venezuela	Cultivo	Infralitoral	Lodeiros et al, 2007
	103,41 mm	Comprimento	Venezuela	Natural	Manguezal	Gonzales et al, 2015
	86 mm	Comprimento	Venezuela	Cultivo	Infralitoral	Montes et al, 2007
	87,68 mm	Comprimento	Venezuela	Natural	Manguezal	Prieto et al, 2008
	75,1 mm	Comprimento	Venezuela	Cultivo	Infralitoral	Nuñez et al, 2010
	149 mm	Comprimento	Colômbia	Natural	Infralitoral	Mancera & Mendo, 1995
	38,92 mm	Comprimento	Santa Catarina	Cultivo	Infralitoral	Gomes et al. , 2019
	71,25 mm	Altura	Praia de Boa Viagem, Niterói - RJ	Natural	Entremarés	Presente Estudo
	86,06 mm	Altura	Ilha Ascensão – Atlântico Sul	Natural	Entremarés	Arkhinpkin et al, 2017
	98 mm	Altura	Ubatuba – SP	Natural	Infralitoral	Galvão et al, 2017
	63,30 mm	Comprimento	Praia de Boa Viagem, Niterói - RJ	Natural	Entremarés	Presente Estudo
S. cucullata	45,8 mm	Comprimento	Hong Kong	Natural	Entremarés	Chiu, 1998
	57,8 mm	Comprimento	Costa Sudoeste da Índia	Natural	Entremarés	Tenjing, 2020
	50,9 mm	Comprimento	Kerala - Índia	Cultivo	Infralitoral	Kripa & Salih, 1999
	90 mm	Comprimento	Costa Leste do Sul da África	Natural	Entremarés	Dye, 1989
	65mm	Comprimento	Ubatuba - SP	Natural	Infralitoral	Galvão et al, 2017

Tabela 18 - Variação do tamanho assintótico encontrado na literatura.

Fonte: A autora, 2022.

Com relação ao crescimento, a espécie nativa *C. rhizophorae* apresentou uma constante de crescimento k final com valores maiores para o método de crescimento individual tanto para altura quanto para comprimento, quando comparado com os valores encontrados através do método de progressão modal. Entretanto, esses valores ainda foram menores do que os observados na literatura (Tabela 19). Já a espécie invasora *S. cuccullata* apresentou uma constante de crescimento k final com valores maiores para o método de progressão modal quando comparada ao método de crescimento individual, para as duas medidas. Os valores da constante de crescimento k para a espécie invasora se encontra dentro dos valores encontrados na literatura (Tabela 19).

Espécies	K (anos-1)	Medida	Método	Local	Ambiente	Habitat	Autor
	1,007	Altura	PM	Praia de Boa Viagem, Niterói - RJ	Natural	Entremarés	Presente Estudo
	1,022	Altura	CI	Praia de Boa Viagem, Niterói - RJ	Natural	Entremarés	Presente Estudo
C whisephonae	2,28	Altura		Santa Catarina	Cultivo	Infralitoral	Gomes, 2019
C. mizopnorae	0,674	Comprimento	PM	Praia de Boa Viagem, Niterói - RJ	Natural	Entremarés	Presente Estudo
	1,241	Comprimento	CI	Praia de Boa Viagem, Niterói - RJ	Natural	Entremarés	Presente Estudo
	1,59	Comprimento		Venezuela	Natural	Manguezal	Gonzáles et al., 2015
	0,810	Altura	PM	Praia de Boa Viagem, Niterói - RJ	Natural	Entremarés	Presente Estudo
	0,583	Altura	CI	Praia de Boa Viagem, Niterói - RJ	Natural	Entremarés	Presente Estudo
S. augullata	0,234	Altura		Ilha Ascensão - Atlântico Sul	Natural	Entremarés	Arkhipkin et al., 2017
S. cuculata	0,924	Comprimento	PM	Praia de Boa Viagem, Niterói - RJ	Natural	Entremarés	Presente Estudo
	0,730	Comprimento	CI	Praia de Boa Viagem, Niterói - RJ	Natural	Entremarés	Presente Estudo
	1,4	Comprimento		Costa Sudoeste da Índia	Natural	Entremarés	Teijing, 2020

Tabela 19 - Variação da constante de crescimento k encontrado na literatura.

Fonte: A autora, 2020.

A variação da longevidade encontrada para *C. rhizophorae* foi maior do que a encontrada para *S. cuccullata* e se encontra dentro dos valores da literatura (Tabela 20). Observa-se que a espécie invasora *S. cuccullata* apresenta uma longevidade bem alta de acordo com os resultados encontrados na literatura, variando de acordo com a localização. Essa variação parece estar relacionada à qualidade da água presente no ambiente. As Ilhas Ascensão apresentam águas cristalinas ao seu redor favorecendo a duração de vida dessa espécie apesar das típicas condições oligotróficas que ocorrem na porção tropical do oceano Atlântico, essas mesmas condições também foram observadas para a costa leste do sul da África, diferentemente do que ocorre nas águas eutrofizadas do sul da Ásia (ARKHIPKIN *et al.*, 2017).

Tabela 20 – Variação da longevidade encontrada na literatura.

Espécie	Longevidade (anos)	Local	Ambiente	Habitat	Autor
C. shis such sures	3,7 a 6,8	Praia de Boa Viagem, Niterói - RJ	Natural	Entremarés	Presente Estudo
C. mizopnorae	4,3	Colômbia	Natural	Infralitoral	Mancera & Mendo, 1995
	5 a 6,3	Praia de Boa Viagem, Niterói - RJ	Natural	Entremarés	Presente Estudo
	3 a 5	sul da Ásia	Natural	Entremarés	Chiu, 1998
S. cucullata	2,5	costa sudoeste da Índia	Natural	Entremarés	Tenjing, 2020
	5 a 16	Ilhas Ascensão - Atlântico Sul	Natural	Entremarés	Arkhipkin et al., 2017
	15 a 20	costa leste do sul da África	Natural	Entremarés	Dye, 1989

Fonte: A autora, 2022.

É bem conhecido que as invasões biológicas desafiam severamente a conservação da biodiversidade e dos recursos naturais. Elas são consideradas um dos mais importantes impulsionadores diretos da perda de biodiversidade e causam uma grande pressão sobre vários tipos de ecossistemas, com impactos ecológicos e econômicos (AMARAL *et al*, 2020; DIAGNE *et al*, 2021).

Os impactos negativos de espécies invasoras nem sempre é claro. A falta de métodos unificados para identificar esses efeitos adversos que essas espécies causam, em conjunto com os estudos realizados em pequenas escalas locais, dificultam os esforços para generalizar as previsões desses impactos em escalas espaciais maiores e não representam com precisão a variabilidade espacial e os efeitos da invasão. Os estudos sobre os impactos de espécies invasoras geralmente são conduzidos por diferentes hipóteses em diferentes contextos ambientais, e isso faz com que não seja possível uma comparação entre os resultados. Para que previsões possam ser feitas e que áreas de preocupação possam ser identificadas, as pesquisas necessitam de escalas espaciais maiores englobando uma variedade de contextos ambientais diferentes (ZWERSCHKE *et al.*, 2018).

A dispersão de espécies invasoras tem sido regularmente ligada a perda de diversidade β ao longo de escalas espaciais. Como são consideradas espécies engenheiras de ecossistemas, as ostras, quando em grandes densidades, podem contribuir com a redução da heterogeneidade do habitat, ao criar habitats tridimensionais semelhantes em diferentes tipos de substrato, levando a uma disponibilidade reduzida de tipos de habitats, diminuindo assim a diversidade β das comunidades associadas (ZWERSCHKE *et al.*, 2018). O estudo realizado por GREEN & CROWE, (2014) observou que altas densidades de *C. gigas* podem reduzir a diversidade β em escala local e provavelmente que a estrutura uniforme do habitat criada por densidades de *C. gigas* atraia assembleias de espécies semelhantes contribuindo para essa perda de diversidade.

Observar o contexto dos levantamentos para classificar os impactos de espécies invasoras é extremamente importante, visto que esses impactos podem variar em diferentes habitats, com diferentes fatores abióticos e diferentes interações bióticas (ZWERSCHKE *et al.*, 2018; ZWERSCHKE *et al.*, 2020). Às vezes a falta de impacto sobre as espécies nativas ocorre porque as espécies invasoras não se sobrepõem no habitat. Quando isso ocorre, geralmente as densidades das espécies invasoras ultrapassam as das espécies nativas (TRONSKE *et al.*, 2018), porque são selecionadas devido ao seu alto rendimento (KRASSOI *et al.*, 2008).

O estudo de KRASSOI *et al.*, (2008) na Austrália e na Nova Zelândia, observou que as áreas de sobreposição são dominadas pela ostra invasora *C. gigas* que crescem demais e sufocam a ostra nativa *Saccostrea glomerata*, porém a ostra nativa consegue sobreviver à emersão por mais tempo e, portanto, persiste em locais de marés mais altas.

Ainda que vários estudos tenham atribuído as invasões bem-sucedidas de ostras à capacidade da espécie exótica de sobrepujar a nativa, estes estudos são baseados em evidências observacionais e não experimentais (RUESINK *et al.*, 2005). Embora a presença de ostras nativas e exóticas possam fornecer benefícios e serviços ecossistêmicos parecidos, a substituição parcial ou total de uma espécie por outra pode causar significativos impactos ecológicos (KRASSOI *et al.*, 2008). A influência de ostras nos processos ecológicos e em populações associadas podem se expandir para habitats próximos (RUESINK *et al.*, 2005)

A ostra invasora *Saccostrea cuccullata* poderia competir com as espécies de moluscos nativos equivalentes, como no caso da ostra nativa *Crassostrea rhizophorae* ou outras espécies de ostras, além de cracas e algas, comuns no ambiente de mangue e costões rochosos, provavelmente reduzindo a área de ocorrência e crescimento dessas espécies nativas (CAVALEIRO *et al.*, 2019; AMARAL *et al.*, 2020). Entretanto, até o final do período analisado, não há evidências de que *S. cuccullata* esteja competindo por espaço com a espécie nativa.

Portanto, as informações geradas pelo presente estudo são importantes para compreender melhor a dinâmica populacional e a interação dessas espécies que potencialmente competem pelos mesmos recursos. Somente com o monitoramento contínuo e de longo prazo é que alterações nas interações dessas espécies poderão ser compreendidas, sendo estas extremamente importantes para o manejo da bioinvasão.

6 CONSIDERAÇÕES FINAIS:

As variações temporais interanuais encontradas durante o período amostral (julho de 2011 a março de 2020) foram significativas para a densidade das espécies, para a mortalidade e para o recrutamento. Ao longo desse mesmo período foi possível observar que a densidade da ostra invasora superou a densidade da ostra nativa, entretanto, esse aumento de densidade não ocorreu devido a competição entre as espécies.

O aumento da densidade foi inversamente proporcional a porcentagem de mortalidade, enquanto a porcentagem de recrutamento foi aumentando ao longo do período amostral.

As principais variáveis ambientais que influenciaram a densidade das espécies e a porcentagem de mortalidade e recrutamento foram a temperatura do ar e da água.

A sobreposição de nicho observada entre as duas espécies ocorreu ao acaso e indicou ausência de competição, sendo resultado da influência das variáveis ambientais sobre a densidade das espécies.

Não foi possível comprovar que a taxa de crescimento da ostra invasora *S. cuccullata* foi superior à da ostra nativa *C. rhizophorae*. Os parâmetros de crescimento das duas espécies, assim como as estimativas de longevidade foram coerentes biologicamente com o ciclo de vida das mesmas.

Ambas as metodologias utilizadas para estimar o crescimento das ostras neste estudo apresentaram resultados válidos e plausíveis, porém o método do crescimento individual seria o mais adequado e preciso.

REFERENCIAS

AGUIRRE-RUBÍ, J. R.; LUNA-ACOSTA, A.; ETXEBARRÍA, N.; SOTO, M.; ESPINOZA, F.; AHRENS, M. J.; MARIGÓMEZ, I. *Chemical contamination assessment in mangrovelined Caribbean coastal systems using the oyster Crassostrea rhizophorae as biomonitor species.* Environmental Science and Pollution Research. v. 25. p. 13.396-13.415. 2018.

AMARAL, V. S. Estudo morfológico comparativo de espécies do gênero Crassostrea (Bivalvia: Ostreidae) do Atlântico oeste. Dissertação (Mestrado em Zoologia). Instituto de Biociências. Universidade de São Paulo. p. 99. 2010.

AMARAL, V. S.; SIMONE, L. R. L. *Revision of genus Crassostrea (Bivalvia: Ostreidae) of Brazil.* Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. p 26. 2014.

AMARAL, V. S.; SIMONE, L. R. L. Comparative anatomy of five species of Saccostrea Dollfus and Dautzenberg, 1920 (Bivalvia: Ostreidae) from the Pacific Ocean. The Nautilus. v. 130. n. 2. p. 53-71. 2016.

AMARAL, V. S.; SIMONE, L. R. L.; TÂMEGA, F. T. S.; BARBIERI, E.; CALAZANS, S. H.; COUTINHO, R.; OLIVEIRA, P. S. *New records of the non-indigenous oyster Saccostrea cuccullata (Bivalvia: Ostreidae) from the southeast and south Brazilian coast.* Regional Studies in Marine Science. v. 33. p. 6. 2020.

ANDERSON, D. R. *Model Based interference in the Life Sciences: A Primer on Evidence.* Spring. New York. p. 184. 2008.

ANTONIO, I.; SOUSA, A.; LENZ, T.; FUNO, I.; LOPES, R.; FIGUEIREDO, M. Reproductive cycle of the mangrove oyster, Crassostrea rhizophorae (Bivalvia: Ostreidae) cultured in a macrotidal high-salinity zone on the Amazon mangrove coast of Brazil. Acta Amazonica. v. 51. n. 2. p. 113-121. 2021. http://dx.doi.org/10.1590/1809-4392202003582 ARKHIPKIN, A.; BOUCHER, E.; GRAS, M.; BRICKLE, P. Variability in age and growth of common rock oyster Saccostrea cuccullata (Bivalvia) in Ascension Island (central-east Atlantic). Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. v. 97. n. 4. p. 735–742. 2017. https://doi.org/10.1017/S0025315414001982

AZEVEDO, R. V.; TONINI, W. C. T.; SANTOS, M. J. M.; BRAGA, L. G. T. *Biofiltration,* growth and body composition of oyster Crassostrea rhizophorae in effluents from shrimp Litopenaeus vannamei. Revista Ciência Agronômica. v. 46. n. 1. p. 193-203. 2015.

BARBOSA, F. A. R. Uma Breve História do Programa de Pesquisas Ecológicas de Longa Duração (PELD–CNPq) do Brasil: da Semente ao Fruto. PELD–CNPq. 2013. In: Tabarelli,
M.; Rocha, C. F. D.; Romanowski, H. P.; Rocha, O.; Lacerda, L. D.; (Eds). Dez Anos do Programa de Pesquisas Ecológicas de Longa Duração no Brasil: Achados, Lições e Perspectivas. Editora Universitária. UFPE. 2013.

BARTOŃ, K. *MuMIn: Multi-Model Inference. R package version 1.43.17.* 2020. https://CRAN.R-project.org/package=MuMIn

BERNARDINO, D.; FRANZ, B. Lixo flutuante na Baía de Guanabara: passado, presente e perspectivas para o futuro. Desenvolvimento e Meio ambiente. v. 38. p. 22. 2016. doi: 10.5380/dma.v38i0.47024

BERTALANFFY, L. V. A quantitative theory of organic growth (Inquiries on growth laws. *II*). Human Biology, v. 10. n. 2. p. 181-213. 1938.

BLACKBURN, T. M., PYŠEK, P., BACHER, S., CARLTON, J. T., DUNCAN, R. P., JAROSIK, V., WILSON, J. R. U. & RICHARDSON, D. M. *A proposed unified framework for biological invasions*. Trends in Ecology and Evolution. v. 26. n. 7. p. 333-339. 2011.

BUITRAGO, E.; BUITRAGO, J.; FREITES, L.; LODEIROS, C. Identificacción de factores que afectan al crecimiento y la supervivência de la ostra de mangle, Crassostrea rhizophorae

(Guilding, 1828), bajo condiciones de cultivo suspendido em la laguna de La Restinga, Isla de Margarita, Venezuela. Zootecnia Tropical. v. 27. n. 1. p. 79-90. 2009.

CAVALEIRO, N. P.; LAZOSKI, C.; TURECK, C. R.; MELO, C. M. R.; AMARAL, V. S.; LOMOVASKY, B. J.; ABSHER, T. M.; SOLÉ-CAVA, A. M. *Crassostrea talonata, a new threat to native oyster (Bivalvia: Ostreidae) culture in the Southwest Atlantic.* Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. v. 511. p. 91-99. 2019. http://doi.org/10.1016/j.jembe.2018.11.011

CHIU, H. M. C. Population dynamics os Saccostrea cuccullata (Bivalvia: Ostreidae) from five shores in Hong Kong. Asian Marine Biology. v. 15. p. 73-103. 1998.

CHOWDHURY, M. S. N.; WIJSMANA, J. W. M.; HOSSAINC, M. S.; YSEBAERTA, T.; SMAALA, A. C. *Growth potential of rock oyster (Sacosstrea cuccullata) exposed to dynamic environmental conditions simulated by a Dynamic Energy Budget model.* Journal of Sea Research. p. 19-27. 2019. <u>https://doi.org/10.1016/j.seares.2018.12.008</u>

CHRISTO, S. W.; ABSHER, T. Crescimento da Prodissoconcha de Ostras do Gênero
Crassostrea Sacco, 1897 (Bivalvia, Ostreidae). Boletim do Instituto de Pesca. São Paulo. v.
34. n. 1. p. 71-77. 2008.

DAVENPORT, J.; WONG, T. M. *Effects of temperature and aerial exposure on three tropical oyster species, Crassostrea belcheri, Crassostrea iradelei and Saccostrea cuccullata.* Journal of Thermal Biology. v. 17. n. 3. p. 135-139. 1992.

DIAGNE, C.; LEROY, B.; VAISSIÈRE, A. C.; GOZLAN, R. E.; ROIZ, D.; JARIC, I.; SALLES, J. M.; BRADSHAW, C. J. A.; COURCHAMP, F. *High and rising economic costs of biological invasions worldwide*. Nature. v. 592. p. 18. 2021. <u>http://doi.org/10.1038/s41586-021-03405-6</u>

DÍAZ, S.; SETTELE, J.; BRONDÍZIO, E. S.; NGO, H. T.; AGARD, J.; ARNETH, A.; BALVANERA, P.; BRAUMAN, K. A.; BUTCHART, S. H. M.; CHAN, K. M. A.; GARIBALDI, L. A.; ICHII, K.; LIU, J.; SUBRAMANIAN, S. M.; MIDGLEY, G. F.; MILOSLAVICH, P.; MOLNÁR, Z.; OBURA, D.; PFAFF, A.; POLASKY, S.; PURVIS, A.; RAZZAQUE, J.; REYERS, B.; CHOWDHURY, R. R.; SHIN, Y. J.; VISSEREN-HAMAKERS, I.; WILLIS, K. J.; ZAYAS, C. N. *Pervasive human-driven decline of life on Earth points to the need for transformative change*. Science. p. 12. 2019. http://dx.doi.org/10.1126/science.aax3100

DUÉ, A.; COSTA, M. M. S.; FILHO, E. A. S.; GUEDES, E. A. C. Itens alimentares de *Crassostrea rhizophorae (Guilding, 1828) (Bivalvia: Ostreidae) cultivadas em um estuário tropical, no Nordeste do Brasil.* Bioikos. Campinas. v. 24. n. 2. p. 83-93. 2010.

DYE, A. H. Studies on the ecology of Saccostrea cuccullata (Born, 1778) (Mollusca: Bivalvia) on the east coast of southern Africa. South African Journal of Zoology. v. 24. n. 2.
p. 110-115. 1989. <u>https://doi.org/10.1080/02541858.1989.11448142</u>

FISTAROL, G. O.; COUTINHO, F. H.; MOREIRA, A. P. B.; VENAS, T.; CÁNOVAS, A.; PAULA JR, S. E. M.; COUTINHO, R.; MOURA, R. L.; VALENTIN, J. L.; TENENBAUM, D. R.; PARANHOS, R.; VALLE, R. A. B.; VICENTE, A. C. P.; FILHO, G. M. A.; PEREIRA, R. C.; KRUGER, R.; REZENDE, C. E.; THOMPSON, C. C.; SALOMON, P. S.; THOMPSON, F. L. *Environmental and sanitary conditions of Guanabara Bay, Rio de Janeiro*. Frontiers in Microbiology. v. 6. p. 17. 2015.

FRANKE, H.D., GUTOW, L. Long-term changes in the macrozoobenthos around the rocky island of Helgoland (German Bight, North Sea). Helgoland Marine Research. v. 58. n. 4. p. 303–310. 2004. https://doi.org/10.1007/s10152-004-0193-3.

FRIES, A. S.; COIMBRA, J. P.; NEMAZIE, D. A.; SUMMERS, R. M.; AZEVEDO, J. P. S.; FILOSO, S.; NEWTON, M.; GELLI, G.; OLIVEIRA, R. C. N.; PESSOA, M. A. R.; DENNISON, W. C. *Guanabara Bay ecosystem health report card: science, management, and governance implications.* Regional Studies in Marine Science. v. 25. p. 17. 2019.

GALTSOFF, P. S. *The American Oyster: U. S. Fish and Wildlife Service*. Fishery Bulletin. v. 64. p. 480. 1964.

GALVÃO, M. S. N.; ALVES, P. M. F.; HILSDORF, A. W. S. *First Record of the Saccostrea oyster in Bertioga, São Paulo, Brazil.* Boletim do Instituto de Pesca, São Paulo. v. 43. n. 4. p. 638-645. 2017.

GALVÃO, M. S. N.; PEREIRA, O. M.; HILSDORF, A. W. S., 2012. Molecular identification and distribution of mangrove oysters (*Crassostrea*) in an estuarine ecosystem in Southeast Brazil: implications for aquaculture and fisheries management. Aquaculture Research. 13 p. doi:10.1111/j.1365-2109.2012.03166.x

GOMES, C. H. A. M. *Crescimento e reprodução de duas espécies de ostras do gênero Crassostrea no litoral catarinense*. Tese (Doutorado em Aquicultura). Universidade Federal de Santa Catarina. p. 95. 2019.

GOMES, C. H. A. M.; SILVA, F. C.; LOPES, G. R.; MELO, C. M. R. *Ciclo reprodutivo da ostra Crassostrea gasar*. Brazilian Journal of Biology. v. 74. p. 967–976. 2014.

GOMES, C. H. A. M.; THOMASI, A.; SILVEIRA, M.; MELO, C. M. R. Crescimento e sobrevivência das ostras de mangue Crassostrea gasar (Adanson 1757) e Crassostrea rhizophorae (Guilding 1828) cultivadas na variação de maré. Aquicultura Research. p. 24. 2015.

GÓNGORA-GÓMEZ, A.; ARAGÓN-NORIEGA, E. A.; DOMÍNGUEZ-OROZCO, A. L.; VILLANUEVA-FONSECA, B. P. *Modeling the individual growth of the pacific oyster Crassostrea gigas cultivated in the Gulf of California using the von Bertalanffy model.* Revista de Biologia Marina y Oceanografia. v. 52. n. 1. p. 181-185. 2017.

GONZALES, C.; CRESCINI, R.; VILLALBA, W.; MALDONADO, A.; VÁSQUEZ, G.; SOTO, G. *Estructura de tallas, crecimiento y mortalidad de Crassostrea rhizophorae en la laguna de la restinga, isla de Margarita, Venezuela.* Saber, Universidad de Oriente, Venezuela. vol. 27. n. 2. p. 328-333. 2015.

GOTELLI, N. J.; GRAVES, G. R. *Niche Overlap. In: Null Models in Ecology.* Smithsonian Institution Press. Washington. DC. p. 65-94. 1996.

GREEN, D. S.; CROWE, T. P. Context and density-dependet effects of introduced oysters on biodiversity. Biological Invasions. v. 16. p. 1145-1163. 2014.
HAMPTON, S. E.; SCHINDLER, D. E. Empirical evaluation of observation scale effects in community time series. Oikos. v.113. p. 424-439. 2006. <u>https://doi.org/10.1111/j.2006.0030-1299.14643.x</u>.

HARTNOLL, R. G.; HAWKINS, S. J. *Monitoring rocky-shore communities: a critical look at spatial and temporal variation*. Helgoländer Meeresuntersuchungen. v. 33. n. 4. p. 484–494. 1980. <u>https://doi.org/10.1007/bf02414773</u>

HAWKINS, S. J.; HARTNOLL, R. G. *Changes in rocky-shore community: an evaluation of monitoring*. Marine Environmental Research. v. 9. p. 131–181. 1983. https://doi.org/10.1016/0141-1136(83)90051-X.

JABLONSKI, S.; AZEVEDO, A. F.; MOREIRA, L. H. A. Fisheries and conflicts in Guanabara Bay, Rio de Janeiro, Brazil. Brazilian Archives of Biology and Technology. v.49. n. 1. p. 79-91. 2006.

JUNQUEIRA, A.O.R.; PUGA, C. A.; AUGUSTO, A. N.; LAZOSKI, C. V. S.; PAIVA, P. 2018. *How long does it take to detect bioinvasion impacts? Monitoring of the invasive Saccostrea cuccullata and the native Crassostrea rhizophorae (Ostreidae) on a rocky shore in the southeast Brazil* In: Xth International Conference on Marine Bioinvasions, 2018, Puerto Madryn. Abstract ebook of the Xth International Conference on Marine Bioinvasions.

KJERFVE, B.; RIBEIRO, C. H. A.; DIAS, G. T. M.; FILIPPO. A. M.; QUARESMA, V. S. *Oceanographic characteristics of na impacted coastal bay: Baía de Guanabara, Rio de Janeiro, Brazil.* Continental Shelf Research. v. 17. n. 13. p. 1609-1643. 1997.

KLINBUNGA, S.; KHAMNAMTONG, N.; TASSANAKAJON, A.; PUANGLARP, N.; JARAYABHAND, P.; YOOSUKH, W. *Molecular Genetic Identification Tools for Three Commercially Cultured Oysters (Crassostrea belcheri, Crassostrea iredalei, and Saccostrea cuccullata) in Thailand.* Marine Biotechnology. v. 5. p. 27-36. 2003. KRASSOI, F. R.; BROWN, K. R.; BISHOP, M. J.; KELAHER, B. P.; SUMMERHAYES, S. *Condition specific competition allows coexistence of competitively superior exotic oyster with native oyster*. Journal of Animal Ecology. v. 77. p. 5-15. 2008.

KRIPA, V.; SALIH, K. Y. M. *Growth and reproduction of the rock oyster Saccostrea cuccullata (Born) in Ashtamudi Lake, Kerala.* The Fourth Indian Fisheries Forum Proceedings. p. 371-372. 1999.

KUNZE, C.; WÖLFELSCHNEIDER, M.; RÖLFER, L. *Multiple driver impacts on rocky intertidal systems: the need for an integrated approach.* Frontiers in Marine Science. v. 8. p. 13. 2021. <u>http://doi.org/10.3389/fmars.2021.667168</u>

LAZOSKI, C.; GUSMÃO, J.; BOUDRY, P.; SOLÉ-CAVA, A. M. Phylogeny and phylogeography of Atlantic oyster species: evolutionary history, limited genetic connectivity and isolation by distance. Marine Ecology Progress Series. v. 426. p. 197-212. 2011. doi: 10.3354/meps09035

LEGAT, J. F. A.; PUCHNICK-LEGAT, A.; SÜHNEL, S.; PEREIRA, A. L. M.; MAGALHÃES, A. R. M.; MELO, C. M. R. *Reproductive cycle of the mangrove oyster, Crassostrea gasar (Adanson, 1757), in tropical and temperate climates.* Aquaculture Research. p. 10. 2020. doi:10.1111/are.14954

LENZ, T. M. Biologia reprodutiva da ostra-do-mangue Crassostrea rhizophorae (Guilding, 1828) (Bivalvia: Ostreidae) como subsídio à implantação de ostreicultura na Baía de Camamu (BA). Dissertação (Mestrado em Sistemas Aquáticos Tropicais). Universidade Estadual de Santa Cruz. p. 54. 2008.

LIKENS, G.E. Long-term Studies in Ecology: Approaches and Alternatives. Springer. Verlag. New York. p. 220. 1989.

LIMA, M. N. B. Biologia Reprodutiva, Crescimento e Cultivo da Ostra-do-Mangue Crassostrea gasar Adanson (1757) (MOLLUSCA: BIVALVIA) em manguezais da Costa Amazônica (Curuçá e São Caetano de Odivelas), Brasil. Tese (Doutorado em Ecologia Aquática e Pesca). Universidade Federal do Pará. p. 91. 2015. LODEIROS, C.; GALINDO, L.; BUITRAGO, E.; HIMMELMAN, J. H. *Effects of mass and position of artificial fouling added to upper valve of the mangrove oyster Crassostrea rhizophorae on its growth and survival*. Aquaculture. v. 262. p. 168-171. 2007. doi:10.1016/j.aquaculture.2006.10.002

LOHAN, K. M. P.; HILL-SPANIK, K. M.; TORCHIN, M. E.; STRONG, E. E.; FLEISCHER, R. C.; RUIZ, G. M. *Molecular phylogenetics reveals first record and invasion of Saccostrea species in the Caribbean*. Marine Biology. v. 162. p. 957-968. 2015.

LOPES, G. R.; GOMES, C. H. A. M.; TURECK, R.; MELO, C. M. R. *Growth of Crassostrea* gasar cultured in marine and estuary environments in Brazilian Waters. Pesquisa Agropecuária Brasileira, Brasília. v. 48. n. 7. p. 975-982. 2013.

LYONS, D. A.; LOWEN, J. B.; THERRIAULT, T. W.; BRICKMAN, D.; GUO, L.; MOORE, A. M.; PEÑA, M. A.; WANG, Z.; DiBACCO, C. *Indentifying marine invasion hotspots using stacked species distribution models*. Biological Invasions. p. 21. 2020. https://doi.org/10.1007/s10530-020-02332-3

MACCACCHERO, G. B.; GUZENSKI, J.; FERREIRA, J. F. Allometric growth on mangrove oyster Crassostrea rhizophorae (Guilding, 1828), cultured in Southern Brazil. Revista Ciência Agronômica. v. 36. n. 3. p. 400-403. 2005.

MANCERA, E.; MENDO, J. *Population dynamics of the oyster Crassostrea rhizophorae from the Ciénaga Grande de Santa Marta, Colombia.* Fisheries Research. v. 26. p. 139-148. 1995.

MANTELATTO, M. C.; PÓVOA, A. A.; SKINNER, L. F.; ARAUJO, F. V.; CREED, J. C. *Marine litter and wood debris as habitat and vector for the range expansion of invasive corals (Tubastraea spp.).* Marine Pollution Bulletin. v. 160. p. 6. 2020. https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2020.111659

MENDEZ, M. M.; SCHWINDT, E.; BORTOLUS, A.; ROCHE, A.; MAGGIONI, M.; NARVARTE, M. *Ecological impacts of the austral-most population of Crassostrea gigas in South America: a matter of time?*. Ecological Research. v. 30. p. 979-987. 2015. MONTES, A. M.; PRIETO-ARCAS, A.; RUIZ, L. *Abundancia, biomassa y proporción sexual em uma población natural de la ostra (Crassostrea rhizophorae) em Laguna Grande de Obispo, Estado Sucre, Venezuela.* Boletim del Centro de Investigaciones Biológicas. v. 41. n. 4. p. 485-501. 2007.

MORAES, M. C. M.; LAVRADO, H. P. *Distribution of loliginid squids in a eutrophicated tropical coastal bay.* Marine Biology Research. p.12. 2017.

MORENO, T. R.; ROCHA, R. M. *Ecologia de costões rochosos. Estudos de Biologia.* Ambiente e Diversidade. v. 34. n. 83. p. 191-201. 2012. doi: 10.7213/estud.biol.7332

NETO, R. M.; ZENI, S. O.; LUDWIG, S.; HORODESKY, A.; GIROTTO, M. V. F.; CASTILHO-WESTPHAL, G. G.; OSTRENSKY, A. *Influence of environmental variables on the growth and reproductive cycle of Crassostrea (Mollusca, Bivalvia) in Guaratuba Bay, Brazil.* Invertebrate Reproduction & Development. v. 57. n. 3. p. 208-218. 2013.

NICOLETTI, L., MARZIALETTI, S., PAGANELLI, D., ARDIZZONE, G.D. *Long-term changes in a benthic assemblage associated with artificial reefs*. Hydrobiologia. v. 580. n. 1. p. 233–240. 2007. <u>https://doi.org/10.1007/s10750-006-0450-3</u>.

NUÑES, M. P.; LODEIROS, C.; RAMIREZ, E.; NARVÁEZ, N.; GRAZIANI, C. *Crecimiento y sobrevivência de la ostra de mangle Crassostrea rhizophorae bajo condición de cultivo intermareal y submareal.* Zootecnia Tropical. v. 28. n. 2. p. 239-254. 2010.

PRIETO, A.; MONTES, A.; RUIZ, L. J. Potencial de producción de biomasa en una población natural de la ostra Crassostrea rhizophorae, em la Laguna Grande de Obispo, Golfo de Cariaco, Venezuela. Interciencia. v. 33. p. 747-752. 2008.

PUGA, C. A.; TORRES, A, S. S.; PAIVA, P. C.; YONESHIGUE-VALENTIN, Y.; JUNQUEIRA, A. O. R. *Multi-year changes of a benthic community in the mid-intertidal rocky shore of a eutrophic tropical bay (Guanabara Bay, RJ – Brazil).* Estuarine, Coastal and Shelf Science. p. 14. 2019. RODRÍGUEZ-JARAMILLO, C.; HURTADO, M. A.; ROMERO-VIVAS, E.; RAMÍREZ, J. L.; MANZANO, M.; PALACIOS, E. Gonadal development and Histochemistry of the Tropical oyster, Crassostrea corteziensis (Hertlein, 1951) during an Annual reproductive cycle. Journal of Shellfish Research. v. 27. p. 1129–1141. 2008.

RUESINK, J. L.; LENIHAN, H. S.; TRIMBLE, A. C.; HEIMAN, K. W.; MICHELI, F.; BYERS, J. E.; KAY, M. C. *Introduction of exotic oysters: ecosystem effects and restoration implications*. Annual Review of Ecology and Systematics. v. 36. p. 643-689. 2005.

RUSSEL, J. C.; BLACKBURN, T. M. *Invasive alien species: denialism, disagreement, definitions and dialogue*. Trends in Ecology & Ecolution. v. 32. n. 5. p. 312-314. 2017. http://doi.org/10.1016/j.tree.2017.02.005

SOARES-GOMES, A.; GAMA, B. A. P.; NETO, J. A. B.; FREIRE, D. G.; CORDEIRO, R. C.; MACHADO, W.; BERNARDES, M. C.; COUTINHO, R.; THOMPSON, F. L.; PEREIRA, R. C. *An environmental overview of Guanabara Bay, Rio de Janeiro*. Regional Studies in Marine Science. v. 8. n. 2. p. 319-330. 2016.

SOUZA, R. C. C. L.; FERREIRA, C. E. L.; PEREIRA, R. C., 2009. *Bioinvasão Marinha. In*: Pereira, R. C.; Soares-Gomes, A.; (Eds), Biologia Marinha. Rio de Janeiro, Editora Interciência. 2ª Ed. p. 555-577. 2009.

TEIXEIRA, L. M. P.; CREED, J. C. A decade on: an updated assessment of the status of marine non-indigenous species in Brazil. Aquatic Invasions. 1^a Ed., v. 15. p. 30-43. 2020.

TENJING, S. Y. Population dynamics of the dible rock oyster Saccostrea cuccullata (Born, 1778) along the South-west coast of India. Indian Jouranl of Fisheries. v. 61. n. 1. p. 16-22. 2020. doi: 10.21077/ijf.2019.67.1.82239-03

THIMOTHY, D.; LITTLEWOOD, J. *Thermal tolerance and the effects of tempereature on air-gaping in the mangrove oyster, Crassostrea rhizophorae.* Comparative Biochemistry and Physiology. v. 93^a. n. 2. p. 395-397. 1989.

THOMPSON, R. C.; CROWE, T. P.; HAWKINS, S.J. Rocky intertidal communities: past environmental changes, presente status and predictions for the nest 25 years. Environmental Conservation. v. 29. n. 2. p. 168-191. 2002. doi:10.1017/S0376892902000115

TRONSKE, N. B.; PARKER, T. A.; HENDERSON, H. D.; BURNAFORD, J. L.; ZACHERL, D. C. *Densities and zonation patterns of native and non-indigenous oysters in Southern California Bays.* General Wetland Science. p. 14. 2018. http://doi.org/10.1007/s13157-018-1055-0

URPÍ, O. P.; PEÑA, J. C.; MADRIZ, E. Z. Crecimiento y madurez sexual de Crassostrea rhizophorae (Guilding, 1828) cultivada em sistema suspendido em Estero Vizcaya, Limón, Costa Rica. Revista de Biologia Tropical. v. 31. n. 2. p. 277-281. 1983.

VILAR, T. C. Crescimento da ostra-do-mangue Crassostrea rhizophorae (Guilding, 1828)
cultivada em Barra de São Miguel, Alagoas, Brasil. Dissertação (Mestrado em Oceanografia).
Universidade Federal de Pernambuco. p. 33. 2012.

WALLENTINUS, I.; NYBERG, C. D. *Introduced marine organisms as habitat modifiers*. Marine Pollution Bulletin. v. 55. p. 323-332. 2007.

WILLIAMS, S. L.; DAVIDSON, I. C.; PASARI, J. R.; ASHTON, G. V.; CARLTON, J. T.; CRAFTON, R. E.; FONTANA, R. R.; GROSHOLZ, E. D.; MILLER, A. W.; RUIZ, G. M.; ZABIN, C. J. *Managing multiple vectors for marine invasions in an increasingly connected world*. BioScience. v. 63. n. 12. p. 952-966. 2013. <u>http://doi.org/10.1525/bio.2013.63.12.8</u>

ZWERCHKE, N.; EAGLING, L.; ROBERTS, D.; O'CONNOR, N. Can an invasive species compensate for the loss of a declining native species? Functional similarity of native and introduced oysters. Marine Environmental Research. p. 11. 2020. https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2019.104793

ZWERSCHKE, N.; HOLLYMAN, P. R.; WILD, R.; STRIGNER, R.; TURNER, J. R.; KING, J. W. Limited impacto f an invasive oyster on intertidal assemblage structure and biodiversity: the importance of environmental context and functional equivalency with native species. Marine Biology. p. 13. 2018. <u>http://doi.org/10.1007/s00227-018-3338-7</u>

VARIÁVEIS	CÓDIGOS	BASE DE DADOS
Temperatura Mínima da Água	TMIAG	
Temperatura Máxima da Água	TMXAG	
Temperatura Média da Água	TMDAG	
Amplitude Térmica da Água	ATAG	Institute Estadual de Maio Ambiente (INEA)
Concentração Mínima de Enterococcus spp na Água	ENTMI	Instituto Estaduar do Meio Ambiente (INEA)
Concentração Máxima de Enterococcus spp na Água	ENTMX	
Concentração Média de Enterococcus spp na Água	ENTMD	
Amplitude da Concentração de Enterococcus spp na Água	AENT	
Pluviosidade Acumulada	PL	
Dias Sem Chuva	DSC	
Frequência de Pluviosidade Maior que 25 mm	FPM25	Sistema da Alarta da Drafaitura da Dia da
Temperatura Mínima do Ar	TMIAR	Janairo (ALEDTA DIO)
Temperatura Máxima do Ar	TMXAR	Janeiro (ALERTA RIO)
Temperatura Média do Ar	TMDAR	
Amplitude Térmica do Ar	ATAR	
Frequência de Maré Baixa entre 11h00 e 13h00	FRM02	
Frequência de Maré Alta entre 11h00 e 13h00	FRM03	MAKINHA DO BKASIL

APÊNDICE A - Nomes e códigos das variáveis ambientais separadas de acordo com a base de dados de onde foram adquiridas.



APÊNDICE B – Curvas de crescimento individual dos 10 indivíduos selecionados para a altura de C. rhizophorae.

APÊNDICE C – Curvas de crescimento individual dos 12 indivíduos selecionados para o comprimento de C. rhizophorae.



APÊNDICE D – Curvas de crescimento individual dos 12 indivíduos selecionados para a altura de S. cuccullata.



APÊNDICE E – Curvas de crescimento individual dos 11 indivíduos selecionados para o comprimento de S. cuccullata.



	Ano 1	Ano 2	Ano 3	Ano 4	Ano 5	Ano 6	Ano 7	Ano 8	Ano 9
Ano 1	_								
Ano 2	n.s	_							
Ano 3	n.s	n.s	_						
Ano 4	n.s	n.s	n.s	—					
Ano 5	***	***	n.s	n.s	_				
Ano 6	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	_			
Ano 7	***	***	n.s	n.s	n.s	n.s	—		
Ano 8	n.s	n.s	n.s	n.s	**	n.s	**	_	
Ano 9	n.s	n.s	n.s	n.s	**	n.s	**	n.s	_

APÊNDICE F - Teste pos-hoc *Tukey* da ANOVA Hierárquica para a densidade de *C*. *rhizophorae* ao longo de nove anos de amostragem (julho de 2011 a março de 2020).

Legenda: representados pelos anos 1 a 9. Sendo, Ano 1 (2011-12), Ano 2 (2012-13), Ano 3 (2013-14), Ano 4 (2014-15), Ano 5 (2015-16), Ano 6 (2016-17), Ano 7 (2017-18), Ano 8 (2018-19) e Ano 9 (2019-20). (n.s) não significativo = p>0,05; * p<0,05; ** p<0,01; *** p<0,001

	Ano 1	Ano 2	Ano 3	Ano 4	Ano 5	Ano 6	Ano 7	Ano 8	Ano 9
Ano 1	-								
Ano 2	n.s	_							
Ano 3	n.s	n.s	_						
Ano 4	*	*	*	_					
Ano 5	***	***	**	n.s	_				
Ano 6	***	***	***	n.s	n.s	-			
Ano 7	***	***	***	n.s	n.s	n.s	_		
Ano 8	***	***	***	***	***	**	**	_	
Ano 9	***	***	***	***	***	***	***	n.s	_

APÊNDICE G - Teste pos-hoc *Tukey* da ANOVA Hierárquica para a densidade de *S*. *cuccullata* ao longo de nove anos de amostragem (julho de 2011 a março de 2020)

Legenda: representados pelos anos 1 a 9. Sendo, Ano 1 (2011-12), Ano 2 (2012-13), Ano 3 (2013-14), Ano 4 (2014-15), Ano 5 (2015-16), Ano 6 (2016-17), Ano 7 (2017-18), Ano 8 (2018-19) e Ano 9 (2019-20). (n.s) não significativo = p>0,05; *p<0,05; *p<0,01; ***p<0,001. **APÊNDICE H** - Teste pos-hoc *Tukey* da ANOVA Hierárquica para a densidade de Ostreidae Morto ao longo de nove anos de amostragem (julho de 2011 a março de 2020) representados pelos anos 1 a 9. Sendo, Ano 1 (2011-12), Ano 2 (2012-13), Ano 3 (2013-14), Ano 4 (2014-15), Ano 5 (2015-16), Ano 6 (2016-17), Ano 7 (2017-18), Ano 8 (2018-19) e Ano 9 (2019-20). (n.s) não significativo = p>0,05; *p<0,05; **p<0,01; ***p<0,001.

	Ano 1	Ano 2	Ano 3	Ano 4	Ano 5	Ano 6	Ano 7	Ano 8	Ano 9
Ano 1	_								
Ano 2	n.s	_							
Ano 3	n.s	n.s	_						
Ano 4	n.s	n.s	n.s	_					
Ano 5	n.s	*	n.s	n.s	_				
Ano 6	***	***	***	*	n.s	_			
Ano 7	***	***	***	***	**	n.s	_		
Ano 8	***	***	***	***	**	n.s	n.s	-	
Ano 9	*	*	*	n.s	n.s	n.s	*	n.s	_

APÊNDICE I - Teste pos-hoc *Tukey* da ANOVA Hierárquica para a densidade de Ostreidae Recruta ao longo de nove anos de amostragem (julho de 2011 a março de 2020) representados pelos anos 1 a 9. Sendo, Ano 1 (2011-12), Ano 2 (2012-13), Ano 3 (2013-14), Ano 4 (2014-15), Ano 5 (2015-16), Ano 6 (2016-17), Ano 7 (2017-18), Ano 8 (2018-19) e Ano 9 (2019-20). (n.s) não significativo = p>0,05; *p<0,05; **p<0,01; ***p<0,001.

	Ano 1	Ano 2	Ano 3	Ano 4	Ano 5	Ano 6	Ano 7	Ano 8	Ano 9
Ano 1	_								
Ano 2	n.s	_							
Ano 3	n.s	n.s	_						
Ano 4	n.s	n.s	n.s	_					
Ano 5	n.s	**	n.s	*	_				
Ano 6	***	***	***	***	*	_			
Ano 7	***	***	***	***	***	***	_		
Ano 8	***	***	***	***	***	***	***	_	
Ano 9	***	***	***	***	***	***	***	n.s	_

APÊNDICE J - Teste pos-hoc *Tukey* da ANOVA Hierárquica para a densidade de *C. rhizophorae* para as estações do ano (I – Inverno; P – Primavera; V – Verão; O – Outono) ao longo de nove anos de amostragem (julho de 2011 a março de 2020) representados pelos anos 1 a 9. Sendo, Ano 1 (2011-12), Ano 2 (2012-13), Ano 3 (2013-14), Ano 4 (2014-15), Ano 5 (2015-16), Ano 6 (2016-17), Ano 7 (2017-18), Ano 8 (2018-19) e Ano 9 (2019-20). (n.s) não significativo = p>0.05; *p<0.05; *p<0.01; **p<0.001.

	п	12	13	I4	15	I6	17	18	Ŋ	P1	P2	P3	P4	P5	Рб	P 7	P8	P9	$\mathbf{V1}$	V2	V3	V4	V5	V6	$\mathbf{V7}$	V8	V 9	01	02	03	04	05	06	07	08
п																																			
12	n.s																																		
13	n.s	n.s																																	
I4	n.s	n.s	*																																
15	n.s	n.s	*	n.s																															
16	n.s	n.s	*	n.s	n.s																														
17	n.s	n.s	**	n.s	n.s	n.s																													
18	n.s	n.s	*	n.s	n.s	n.s	n.s																												
19	n.s	n.s	**	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s																											
P1	n.s																																		
P2	n.s																																		
P3	n.s																																		
P4	n.s																																		
P5	n.s	n.s	***	n.s	n.s																														
P6	n.s	n.s	n.s																																
P 7	n.s	n.s	*	n.s	n.s	n.s	n.s																												
P 8	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s																														
P 9	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s																													
\mathbf{v}_{1}	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s																												
$\mathbf{V2}$	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s																											
V3	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s																										
$\mathbf{V4}$	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s																									
V5	n.s	n.s	*	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s																					
V6	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s																							
$\mathbf{V7}$	n.s	n.s	*	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s																			
V8	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s																					
V9	n.s	n.s	n.s	*	**	*	**	*	**	n.s	n.s	n.s	n.s	***	n.s	*	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	**	n.s	**	n.s									
01	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s																			
02	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s																		
03	n.s	n.s	*	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	*	n.s	n.s														
04	n.s	n.s	**	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	**	n.s	n.s	n.s													
05	n.s	n.s	**	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	**	n.s	n.s	n.s	n.s												
06	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s														
07	n.s	n.s	*	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	*	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s										
08	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s												

APÊNDICE K - Teste pos-hoc *Tukey* da ANOVA Hierárquica para a densidade de Ostreidae Recruta para as estações do ano (I – Inverno; P – Primavera; V – Verão; O – Outono) ao longo de nove anos de amostragem (julho de 2011 a março de 2020) representados pelos anos 1 a 9. Sendo, Ano 1 (2011-12), Ano 2 (2012-13), Ano 3 (2013-14), Ano 4 (2014-15), Ano 5 (2015-16), Ano 6 (2016-17), Ano 7 (2017-18), Ano 8 (2018-19) e Ano 9 (2019-20). (n.s) não significativo = p>0,05; *p<0,05; *p<0,01; **p<0,001.

	п	12	B	4	15	ю	17	18	P	P1	P2	P3	P4	P5	Рб	P 7	P8	P9	Vl	V2	V3	V4	V5	V6	V 7	V 8	V9	01	02	03	04	05	06	07	08
п																																			
12	n.s																																		
в	n.s	n.s																																	
14	n.s	n.s	n.s																																
Б	n.s	*	n.s	**																															
ю	n.s	n.s	n.s	*	n.s																														
17	**	***	***	***	n.s	n.s																													
B	***	***	***	***	***	***	***																												
19	***	***	***	***	**	***	n s	n s																											
Pl	ns	n s	ns	n s	n s	ns	**	***	***																										
P2	ns	n s	ns	n s	**	n s	***	***	***	n s																									
P3	ns	n s	ns	n s	n s	n s	*	***	***	n s	n s																								
P4	n s	n s	n s	n s	*	n s	***	***	***	n s	n s	n.s																							
P5	n s	n s	n s	n s	n.s	n s	***	***	***	n s	n s	n s	n.s																						
Pó	n.s	n.s	n.s	*	n.s	n.s	n.s	***	***	n.s	*	n.s	n.s	n.s																					
P7	*	***	***	***	n.s	n.s	n.s	***	n.s	*	***	n.s	***	**	n.s																				
P8	***	***	***	***	***	***	n.s	n.s	n.s	***	***	***	***	***	***	**																			
P9	***	***	***	***	***	***	***	n.s	n.s	***	***	***	***	* * *	***	***	n.s																		
vı	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	**	***	***	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	***	***																	
V2	n.s	n.s	n.s	n.s	*	n.s	***	***	***	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	***	***	***	n.s																
V3	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	**	***	***	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	*	***	***	n.s	n.s															
V4	n.s	n.s	n.s	n.s	*	n.s	***	***	***	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	***	***	***	n.s	n.s	n.s														
V 5	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	**	***	***	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	***	***	n.s	n.s	n.s	n.s													
V6	n.s	***	***	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	***	***	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s																		
V 7	n.s	**	*	***	n.s	n.s	n.s	***	*	n.s	***	n.s	**	n.s	n.s	n.s	***	***	n.s	**	n.s	**	n.s	n.s											
V 8	***	***	***	***	***	***	n.s	n.s	n.s	***	***	***	***	***	***	*	n.s	n.s	***	***	***	***	***	***	***										
V9	***	***	***	***	***	***	n.s	n.s	n.s	***	***	***	***	***	***	**	n.s	n.s	***	***	***	***	***	***	***	n.s									
01	n.s	n.s	n.s	n.s	**	*	***	***	***	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	**	***	***	***	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	***	***	***								
02	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	***	***	***	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	***	***	***	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	*	***	***	n.s							
03	n.s	n.s	n.s	n.s	**	n.s	***	***	***	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	*	***	***	***	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	***	***	***	n.s	n.s						
04	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	*	***	***	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	***	***	n.s	***	***	n.s	n.s	n.s											
05	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	***	***	***	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	***	***	***	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	*	***	***	n.s	n.s	n.s	n.s				
06	n.s	*	n.s	**	n.s	n.s	n.s	***	**	n.s	**	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	***	***	n.s	*	n.s	*	n.s	n.s	n.s	***	***	**	n.s	**	n.s	n.s			
07	***	***	***	***	n.s	*	n.s	**	n.s	***	***	***	***	* * *	n.s	n.s	n.s	***	***	***	***	***	***	*	n.s	n.s	n.s	***	* * *	***	***	***	n.s		
08	***	***	***	***	***	***	n.s	n.s	n.s	***	***	***	***	***	***	*	n.s	n.s	***	***	***	***	***	***	***	n.s	n.s	***	***	***	***	***	***	n.s	