



**Universidade do Estado do Rio de Janeiro**  
Centro Biomédico  
Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes

Lélis Antonio Carlos Júnior


**Modelagem de bioinvasão do coral-sol (*Tubastraea coccinea* e *T. tagusensis*):  
mecanismos da ocupação e dispersão e identificação de sua potencial  
distribuição geográfica.**

Rio de Janeiro

2013

Lélis Antonio Carlos Júnior

**Modelagem de bioinvasão do coral- sol (*Tubastraea coccinea* e *T. tagusensis*):  
mecanismos da ocupação e dispersão e identificação de sua potencial  
distribuição geográfica.**



Dissertação apresentada, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre, ao Programa de Pós-graduação em Ecologia e Evolução, da Universidade do Estado do Rio de Janeiro.

Orientador: Prof. Dr. Joel Christopher Creed

Coorientador: Prof. Dr. Timothy Peter Moulton

Rio de Janeiro

2013

CATALOGAÇÃO NA FONTE  
UERJ / REDE SIRIUS / BIBLIOTECA CTC-A

C284 Carlos Júnior, Lélis Antonio.  
Modelagem de bioinvasão do coral-sol (*Tubastraea coccínea* e *T. tagusensis*) : mecanismos da ocupação e dispersão e identificação de sua potencial distribuição geográfica / Lélis Antonio Carlos Júnior. – 2013.  
66f. : il.

Orientador: Joel Christopher Creed.  
Coorientador: Timothy Peter Moulton.  
Dissertação (Mestrado) - Universidade do Estado do Rio de Janeiro. Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes.  
Inclui bibliografia.

1. Corais – Distribuição geográfica – Teses. 2. Bioinvasão – Teses. I. Creed, Joel Christopher. II. Moulton, Timothy Peter. III. Universidade do Estado do Rio de Janeiro. Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes. IV. Título.

CDU 593.6

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

---

Assinatura

---

Data

Lélis Antonio Carlos Júnior

**Modelagem de bioinvasão do coral- sol (*Tubastraea coccinea* e *T. tagusensis*):  
mecanismos da ocupação e dispersão e identificação de sua potencial  
distribuição geográfica.**

Dissertação apresentada, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre, ao Programa de Pós-graduação em Ecologia e Evolução, da Universidade do Estado do Rio de Janeiro.

Aprovada em 06 de fevereiro de 2013

Orientador:

---

Prof. Dr. Joel Christopher Creed  
Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes - UERJ

Banca Examinadora:

---

Prof.<sup>a</sup> Dra. Gisele Lôbo Hajdu  
Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes - UERJ

---

Prof. Dr. Newton Pimentel de Ulhôa Barbosa  
Centro Universitário UNA

---

Prof. Dr. Timothy Peter Moulton  
Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes - UERJ

Rio de Janeiro

2013

## DEDICATÓRIA

À minha mãe, que não me deixou largar a escola aos 6 anos, como eu queria  
(e como ela gosta de contar).

Ao meu pai, Lélis, que não mede esforços.

Ao meu avô Zé. Saudades.

## AGRADECIMENTOS

Em primeiro lugar, como sempre, gostaria de agradecer a meus pais, cujo esforço durante todos esses anos possibilitou a realização de mais essa etapa. Muito obrigado. Espero um dia poder entregar de volta toda a dedicação que recebi. Em segundo lugar aos meus avós Lalada, Sação, Léo e Vô Zé. Sem vocês, nenhum capítulo dessa história existiria.

Muito obrigado aos meus orientadores, Joel e Tim, pela paciência e oportunidade que me deram quando nem me conheciam.

Aos membros da banca, Dr. Newton, fundamental durante toda minha formação acadêmica. Dra. Gisele Hajdu pelo apoio, generosidade e preocupação. Dr. Tim, pela revisão do texto e disponibilidade. Dr. Joel, pela oportunidade dada e supervisão e Dra. Simone, pela cooperação e opiniões.

Agradeço também à professora Maria do Rosário Braga pelas importantes sugestões no manuscrito.

Agradeço a meus familiares pela força e preocupação. Minha irmã Déborah, meus primos (em especial Felipe, Paulo Ricardo, Mariana, Leonardo e Gustavo, pela amizade e a Lana pelos conselhos valiosos). A todos os meus tios e tias

Obrigado também a todos os companheiros do lab EcolMar e do Projeto Coral-Sol. Em especial Marcelo, pela ajuda sempre que precisei (Valeu Magrão!), Simone, Larissa(s), Giselle, Fernanda (Slooooot!!), Fabi e Amanda pelo companheirismo e pelas ideias que muitas vezes me deram até mesmo sem perceber.

Muito obrigado também a todos os amigos de Belo Horizonte. Em especial, Goiás por ter me ajudado direta e indiretamente por várias vezes. Pomarola pela força moral e Xexéu, o garoto papo. Elisão, Bráulio, Ruiz, Calitra, Perereco, Pedrão, Véia, Manguaça e Pi por quase nada de útil, mas muitas risadas. Valeu galera! Um agradecimento especial também a Estopa, uma cachorrinha resgatada que precisou de um lar temporário; ficou ao meu lado durante as duas semanas do processo de escrita dessa obra e foi embora para outra casa no mesmo dia que acabei. Ao Kiko e Biba, também pelo companheirismo que só um cachorro pode ter.

Aos amigos do Rio e Seropédica, em especial Alexandre e Gabi pelo apoio e pelo sofá, quando precisei de ambos. À tia Tânia, por ter também ajudado tanto no

início do mestrado. Sandro, Reinaldo e as respectivas famílias pela hospitalidade e amizade. Ao Byron por não me deixar sofrer sozinho com o Botafogo.

Ao pessoal da UERJ. Todos os professores e colegas. Principalmente Rodrigo, Cris, Vini, Aline, Paulinha, Lili, Marlon, Marina e Raquel pela amizade! E por sofrerem junto também!

Ao Henrique e Sônia da secretaria do departamento, que não me deixam esquecer do que eu sempre esqueço.

Agradeço a CAPES, pelo financiamento do meu mestrado.

Gostaria de agradecer em destaque à pessoa mais presente durante todo o mestrado. No fim das contas, era ela quem me acalmava, dava conselhos e aguentava o mau humor e desespero. Muito obrigado Rah. Sem você, tudo teria sido bem mais difícil. Amo você.

Enfim, a todos que se fizeram presentes e me acompanharam nessa etapa importante, valeu demais!

Some part of our being knows this is where we came from. We long to return. And we can. Because the cosmos is also within us. We're made of star-stuff. We are a way for the cosmos to know itself.

*Carl Sagan*



## RESUMO

CARLOS JÚNIOR, Lélis Antonio. *Modelagem de bioinvasão do coral- sol (Tubastraea coccinea e T. tagusensis): mecanismos da ocupação e dispersão e identificação de sua potencial distribuição geográfica*. 2013. 66f.:il. Dissertação (Mestrado em Ecologia e Evolução) - Instituto de Biologia Roberto Alcantara Gomes, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2013.

Os fatores que explicam a distribuição observada em plantas e animais é uma pergunta que intriga naturalistas, biogeógrafos e ecólogos há mais de um século. Ainda nos primórdios da disciplina de ecologia, as tolerâncias ambientais já haviam sido apontadas como as grandes responsáveis pelo padrão observado da distribuição dos seres vivos, o que mais tarde levou à concepção de nicho ecológico das espécies. Nos últimos anos, o estudo das distribuições dos organismos ganhou grande impulso e destaque na literatura. O motivo foi a maior disponibilidade de catálogos de presença de espécies, o desenvolvimento de bancos de variáveis ambientais de todo o planeta e de ferramentas computacionais capazes de projetar mapas de distribuição potencial de um dado organismo. Estes instrumentos, coletivamente chamados de Modelos de Distribuição de Espécies (MDEs) têm sido desde então amplamente utilizados em estudos de diferentes escopos. Um deles é a avaliação de potenciais áreas suscetíveis à invasão de organismos exóticos. Este estudo tem, portanto, o objetivo de compreender, através de MDEs, os fatores subjacentes à distribuição de duas espécies de corais escleractíneos invasores nativos do Oceano Pacífico e ambas invasoras bem sucedidas de diversas partes do Oceano Atlântico, destacadamente o litoral fluminense. Os resultados mostraram que os modelos preditivos da espécie *Tubastraea coccinea* (LESSON, 1829), cosmopolita amplamente difundida na sua região nativa pelo Indo- Pacífico demonstraram de maneira satisfatória suas áreas de distribuição nas áreas invadidas do Atlântico. Sua distribuição está basicamente associada a regiões com alta disponibilidade de calcita e baixa produtividade fitoplanctônica. Por outro lado, a aplicação de MDEs foi incapaz de prever a distribuição de *T. tagusensis* (WELLS, 1982) no Atlântico. Esta espécie, ao contrário de sua congênere, tem distribuição bastante restrita em sua região nativa, o arquipélago de Galápagos. Através de análises posteriores foi possível constatar a mudança no nicho observado durante o processo de invasão. Finalmente, o sucesso preditivo para *T. coccinea* e o fracasso dos modelos para *T. tagusensis* levantam importantes questões sobre quais os aspectos ecológicos das espécies são mais favoráveis à aplicação de MDEs. Adicionalmente, lança importantes ressalvas na utilização recentemente tão difundida destas ferramentas como forma de previsão de invasões biológicas e em estudos de efeitos de alterações climáticas sobre a distribuição das espécies.

Palavras-chave: Recifes de coral. Atlântico Sul. Atlântico Equatorial. Modelos de Nicho. Invasão biológica. Espécies exóticas.

## ABSTRACT

The factors underpinning the observed distribution of plants and animals across time and space are a central question in ecology and has intrigued scientists for over a century. But even back on those early times, the role of climatic tolerances of the species were recognized as one of the main explanations for such distributional patterns. Later, these assumptions gave rise to the concept of niche which triggered several advances in the study of natural history. Recently, these studies were addressed in the light of novel computational techniques capable of providing potential distributional maps for a given species, generically called Species Distribution Models (SDMs). This coupled with the broader availability of species occurrence records and of environmental data from international databases made studies with SDMs very popular and ubiquitous in the literature. One of the main uses of the SDMs approach is the assessment of potentially susceptible areas of invasion by non- indigenous species. Therefore, here we used SDMs to better understand the major factors related to the current distribution of two well established invasive scleractinian coral species in the Atlantic, both from the Pacific Ocean. The results showed that the models were successful in predicting the potentially invaded sites by the cosmopolitan *Tubastraea coccinea* (LESSON, 1829), broadly distributed throughout the Pacific. This species distribution was basically associated with increasing concentrations of calcite and lower levels of phytoplankton activity. However, the models were incapable of predicting the survival and establishment of *T. tagusensis* (WELLS, 1982) in the Atlantic. This species, unlike its congener, has a very restricted distribution in its native regions, the Galapagos Islands. *A posteriori* analyzes indeed showed a niche shift during the invasion event of *T. tagusensis* in the Atlantic. Finally, the good modelling results for *T. coccinea* contrasted with the failure of modelling *T. tagusensis* invasion highlight important explanations on methodological procedures in SDMs. It also helps to better understand which ecological aspects of the species are favourable toward good modelling performance. In addition to that, these results calls for precaution when analyzing SDMs results, particularly in invasion and climate change scenarios studies.

Keywords: Coral reefs. Species Distribution Modelling. Marine invasions. Non-indigenous. Ecological Niche Models. Southern and Equatorial Atlantic.

## LISTA DE FIGURAS

Figura 1 –	Esquematização dos fatores relevantes à distribuição das espécies.....	16
Figura 2 –	Etapas do processo de uma invasão.....	20
Figura 3 –	O coral <i>Tubastraea coccinea</i> Lesson, 1829.....	22
Figura 4 –	Distribuição da espécie cosmopolita <i>Tubastraea coccinea</i> Lesson, 1829 no mundo.....	23
Figura 5 –	Etapas básicas do processo de geração de mapas de distribuição potencial através de MDEs. ....	25
Figura 6 –	Mapa de distribuição potencial de <i>Tubastraea coccinea</i> Lesson, 1829 previsto pelo modelo MI para o Brasi.....	31
Figura 7 –	Mapa de distribuição potencial de <i>Tubastraea coccinea</i> Lesson, 1829 previsto pelo modelo MII para o Brasil.....	32
Figura 8 –	Mapas de distribuição potencial de <i>Tubastraea coccinea</i> Lesson, 1829 previstos pelos modelos MI (em A) e MII (em B) para o Mar do Caribe.....	33
Figura 9 –	Adequabilidade à <i>Tubastraea coccinea</i> Lesson, 1829 em função da concentração de calcita.....	35
Figura 10 –	Adequabilidade à <i>Tubastraea coccinea</i> Lesson, 1829 em função da concentração de clorofila <i>a</i> .....	35
Figura 11 –	O coral <i>Tubastraea tagusensis</i> Wells, 1982 .....	44
Figura 12 –	Distribuição de <i>Tubastraea tagusensis</i> Wells, 1982 no Arquipélago das Galápagos.....	44
Figura 13 –	Distribuição conhecida do coral invasor <i>Tubastraea tagusensis</i> Wells, 1982 no Brasil .....	46
Figura 14 –	Distribuição potencial do invasor <i>Tubastraea tagusensis</i> Wells, 1982 predita pelo modelo MI .....	49
Figura 15 –	Análise de Principais Componentes das populações das duas espécies do coral-sol.....	51
Figura 16 –	MI de <i>Tubastraea coccinea</i> Lesson, 1829 prevê as ocorrências de <i>Tubastraea tagusensis</i> Wells, 1982 no Brasil.....	52

## LISTA DE TABELAS

Tabela 1 –	As 23 variáveis ambientais marinhas utilizadas para os modelos de <i>Tubastraea coccinea</i> Lesson, 1829, disponíveis no banco de dados <i>BIO-ORACLE</i> .....	28
Tabela 2 –	Ganho individual de cada variável utilizada nos modelos para <i>Tubastraea coccinea</i> Lesson, 1829 .....	34

## LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

AUC	<i>Area Under Curve</i>
Calcita	Concentração média de calcita
Clomax	Concentração máxima de clorofila a
Dissox	Oxigênio dissolvido médio
GBIF	<i>Global Biodiversity Information Facility</i>
MI	Modelo gerado com ocorrências nativas
MII	Modelo gerado com ocorrências totais
Maxent	<i>Maximum Entropy Model</i>
MDEs	Modelos de distribuição de espécies
Nitrato	Concentração média de nitrato
OBIS	<i>Ocean Biogeographic Information System</i>
PARMAX	Máxima radiação fotossinteticamente ativa
pH	pH médio
Salinidade	Salinidade média

## SUMÁRIO

	<b>INTRODUÇÃO GERAL.....</b>	<b>15</b>
<b>1</b>	<b>UTILIZAÇÃO DE MODELOS DE DISTRIBUIÇÃO DE ESPÉCIES (MDEs) PARA DETERMINAÇÃO DOS FATORES CONTROLADORES DA DISTRIBUIÇÃO DO CORAL EXÓTICO INVASOR <i>T. coccinea</i> NO ATLÂNTICO SUL E MAR DO CARIBE</b>	<b>19</b>
1.1	<b>Introdução.....</b>	<b>19</b>
1.1.1	<u>Preveno invasões biológicas.....</u>	19
1.1.2	<u>O coral <i>Tubastraea coccinea</i> e sua distribuição geográfica.....</u>	21
1.2	<b>Métodos.....</b>	<b>24</b>
1.2.1	<u>O que são MDEs.....</u>	24
1.2.2	<u>Pontos de ocorrência de <i>T. coccinea</i>.....</u>	26
1.2.3	<u>Variáveis ambientais explanatórias.....</u>	26
1.2.4	<u>Avaliação do modelo.....</u>	28
1.3	<b>Resultados.....</b>	<b>30</b>
1.4	<b>Discussão.....</b>	<b>36</b>
1.4.1	<u>O que é necessário para um bom modelo de distribuição?.....</u>	36
1.4.2	<u>Fatores controladores da distribuição de <i>Tubastraea coccinea</i>.....</u>	37
1.4.2.1	Calcita.....	37
1.4.2.2	Máxima concentração de clorofila <i>a</i> .....	38
1.4.2.3	Outros fatores relevantes?.....	39
1.5	<b>Conclusão.....</b>	<b>40</b>
<b>2</b>	<b>MUDANÇA EM MACRO- ESCALA DO NICHOS DA ESPÉCIE <i>T.</i> <i>tagusensis</i> DURANTE O PROCESSO DE INVASÃO DO ATLÂNTICO OBSERVADA ATRAVÉS DE MODELOS DE DISTRIBUIÇÃO DE ESPÉCIES (MDEs).....</b>	<b>42</b>
2.1	<b>Introdução.....</b>	<b>42</b>
2.1.1	<u>Manutenção de nicho x mudança de nicho.....</u>	42
2.1.2	<u>O coral <i>Tubastraea tagusensis</i>, características e distribuição.....</u>	43
2.1.3	<u>Objetivos.....</u>	45

2.2	<b>Métodos</b> .....	47
2.2.1	<u>Modelo de distribuição de <i>T. tagusensis</i></u> .....	47
2.2.2	<u>Análise de Componentes Principais</u> .....	48
2.3	<b>Resultados</b> .....	48
2.3.1	<u>MDEs para <i>T. tagusensis</i></u> .....	48
2.3.2	<u>Análise de Componentes Principais</u> .....	49
2.4	<b>Discussão</b> .....	53
2.5	<b>Conclusão</b> .....	56
3	<b>CONCLUSÕES FINAIS</b> .....	57
	<b>REFERÊNCIAS</b> .....	60

## INTRODUÇÃO GERAL

Quais são os fatores responsáveis pela distribuição observada de plantas e animais no espaço e no tempo? Essa intrigante pergunta tem ocupado naturalistas, biogeógrafos e ecólogos há mais de um século (Guisan e Zimmermann 2000). Desde muito cedo em ecologia, importância do clima e dos recursos dos quais dependem os organismos foi observada como um fator chave para entendimento dos padrões de ocupação das espécies no planeta (de Candolle 1855; von Humboldt e Bonpland 1807 *apud* Stearn 1960). Assim, para melhor entender tais questões, nas últimas décadas houve grande evolução na utilização de ferramentas computacionais para a determinação da distribuição de espécies (Guisan e Thuiller 2005). Em geral, elas são capazes de modelar a distribuição de um organismo a partir de dados de registros de presença da espécie e das variáveis ambientais correspondentes a estas áreas de ocorrência (Guisan e Zimmermann 2000). A tal avanço somou-se a maior disponibilidade de dados de presença de espécie e de variáveis ambientais terrestres e aquáticos em grandes bancos de dados mundiais. Desde então, esse conjunto de instrumentos têm sido largamente utilizados para estudos com várias finalidades, incluindo a previsão de processos de invasão biológica e o estudo do impacto das mudanças climáticas sobre as espécies (Guisan e Thuiller 2005).

Os chamados modelos de distribuição de espécies (MDEs) se baseiam justamente na ideia de que a distribuição observada dos organismos está relacionada com suas preferências e necessidades ambientais, genericamente denominadas nicho ecológico (Grinnell 1917; Hutchinson 1957). Importante salientar que, devido à maior escala aplicada em boa parte dos estudos com MDEs, eles geralmente exploram as variáveis cenopoéticas (*scenopoetic* ou *scene-setting*; Hutchinson 1978) do nicho do organismo em questão. Ou seja, o nicho é considerado o conjunto de condições não consumidas pelo organismo necessário à sobrevivência e persistência do mesmo. Exclui-se, então, os recursos e interações bióticas das quais também dependem os organismos e geralmente são foco de estudos em menores escalas. Dessa forma, na maioria dos estudos com MDEs, há a projeção do nicho Grinnelliano em preterição de uma abordagem do nicho Eltoniano (Soberón 2007).



Para melhor compreender estas questões, admite-se que basicamente três fatores afetam o nicho (e, portanto, a distribuição) das espécies (Soberón 2007) (Figura 1). Em primeiro lugar, 1) uma determinada população só pode se manter indeterminadamente em um local que reúna as condições cenopoéticas necessárias à manutenção de taxas positivas de crescimento populacional (**A** na Figura 1). Além disso, 2) a viabilidade de uma população natural também é dependente do sucesso da espécie quanto às interações bióticas com os recursos disponíveis (disponibilidade de alimento, etc.) e outros organismos (competição, predação, parasitismo, etc.) em um dado local (**B** na Figura 1). Aqui, estão as variáveis bionômicas de Hutchinson (1978) que definem o nicho Eltoniano. Finalmente, porém, 3) um determinado organismo na área de estudo **G** da Figura 1 só poderá ocupar as regiões possíveis de serem alcançadas por sua capacidade de dispersão e movimentação, representadas por **C** na Figura 1. Dessa forma, teoricamente, uma determinada espécie é apenas capaz de se manter e reproduzir indefinidamente na interseção dos três fatores supracitados ( $D = A \cap B \cap C$ ), embora indivíduos possam ser encontrados em outras áreas de **G** (ver legenda Figura 1) (Soberón 2007).



Figura 1- Esquema representando a área disponível a uma determinada espécie na área G.

Nota: As áreas amarela e verde são acessíveis à colonização da espécie em questão, porém a população em tais locais tem crescimento negativo devido à inadequabilidade de condições climáticas (amarela) ou presença de inimigos naturais (predadores, competidores, etc.) (verde). A área azul é adequada, porém inacessível aos indivíduos. Já a área em vermelho reúne todos os requisitos para um crescimento populacional positivo da população. A soma das áreas vermelha e azul seria a área total adequada a espécie, independente de acessibilidade. Estas, somadas à área verde representam o nicho fundamental da espécie. A maioria dos MDEs calcula essa região. Por outro lado, a área em vermelho representa o nicho

realizado da espécie. É daí que geralmente os pontos de ocorrência são retirados para a obtenção dos MDEs. Figura modificada e simplificada de Soberón 2007.

Contudo, MDEs geralmente possuem limitações para avaliar **A**, **B** e **C** em sua plenitude. Em geral, como já apontado anteriormente, por diferenças de escala de estudo (Guisan e Thuiller 2005; Soberón 2007) as relações bióticas não são incorporadas na projeção do modelo, que normalmente apenas estima a área climaticamente adequada à população (Guisan e Thuiller 2005), geralmente em maior escala. Embora isto seja verdade, não obstante, é interessante notar outra dificuldade teórica aplicada aos MDEs: a coleta de registros de presença geralmente é feita dentro do nicho observado (isto é, realizado) da espécie, onde as relações bióticas são relevantes à distribuição. Porém, ao projetar os mapas oriundos de tais observações de campo, o modelo normalmente não incorpora tais fatores no nicho destacados por Elton (1927). Assim, o modelo gera um mapa abstrato da distribuição da espécie, baseado em sua ocorrência observada. Por isso, dá-se o nome a tais mapas de distribuição *potencial* da espécie, representando a área ambientalmente susceptível à ocupação e manutenção da população. Tais regiões, portanto, podem não conter a espécie em questão por relações bióticas desvantajosas/ carência de recursos (fator 2) ou ainda por ser inacessível à dispersão e movimento aos indivíduos da espécie (fator 3).

Conceitos à parte, ferramentas capazes de predizer a distribuição de espécies têm demonstrado nos últimos anos aplicabilidade em diversos campos em ecologia (Pullian 2000; Pearson 2007). Os mapas de distribuição potencial ajudam, por exemplo, a prever possíveis áreas adicionais de ocupação de espécies raras e são muitas vezes validados com constatações no campo *a posteriori* que aumentam assim a área de distribuição conhecida dessas espécies (e.g. Raxworthy 2003). Outra utilização comum desse conjunto de técnicas é a estimativa dos impactos de prováveis alterações climáticas sobre a distribuição de seres vivos (e.g. Berry et al. 2002). Há ainda a predição de áreas de ocupação por espécies exóticas invasoras (e.g. Thuiller et al. 2005). Neste último caso, MDEs se mostram importantes auxiliares de planos de manejo e controle de invasões.

Nesse contexto, o objetivo desse estudo é compreender quais os fatores preponderantes na determinação da distribuição das duas espécies invasoras de corais *Tubastraea coccinea* (Lesson, 1829) e *T. tagusensis* (Wells, 1982) utilizando

ferramentas de modelagem de distribuição. Além disso, como a área ocupada na região invadida pelos corais é bem conhecida há décadas, há também a possibilidade de comparar os mapas preditos pelos modelos e aqueles referentes a real ocupação das espécies. Assim, é também objetivo testar diferentes abordagens a fim de avaliar as circunstâncias metodológicas que levam a melhores resultados, isto é, modelos mais robustos; mais próximos da realidade. Dessa maneira, buscase incrementar o conhecimento do uso de MDEs e ajudar a esclarecer as melhores condições de uso desses instrumentos.

# **1 UTILIZAÇÃO DE MODELOS DE DISTRIBUIÇÃO DE ESPÉCIES (MDEs) PARA DETERMINAÇÃO DOS FATORES CONTROLADORES DA DISTRIBUIÇÃO DO CORAL EXÓTICO INVASOR *Tubastraea coccinea* LESSON, 1829, NO ATLÂNTICO SUL, MAR DO CARIBE E GOLFO DO MÉXICO**

## **1.1 Introdução**

### **1.1.1 Preveno Invasões Biológicas**

Uma espécie é considerada exótica invasora quando consegue colonizar novas regiões e estabelecer populações no novo ambiente (Lockwood et al. 2007). Os efeitos das espécies exóticas nas comunidades naturais são considerados uma das maiores preocupações atuais em ecologia e configuram a terceira maior causa de perda da biodiversidade (atrás de mudanças climáticas e fragmentação do hábitat), gerando danos potencialmente enormes tanto ecológicos quanto econômicos (Aguin-Pombo 2012). Apesar disso, na verdade é apenas uma pequena fração das espécies exóticas que consegue de fato invadir novos ambientes e estabelecer populações viáveis, isto é, ser capaz de manter populações estáveis sem a necessidade de imigração de novos indivíduos provenientes da área nativa (Pimentel et al. 2001; Aguin-Pombo 2012). É ainda mais difícil para uma dada espécie exótica se tornar invasora no novo ambiente, dominando e modificando a comunidade natural local. Essa dificuldade é proveniente dos vários obstáculos que a nova espécie precisa transpor para conseguir de fato ser bem sucedida na colonização do novo ambiente: transporte (ou seja, transposição de barreiras geográficas), estabelecimento, alastramento e impacto (Williamson 1996; Lockwood et al. 2007) (Figura 2). Dada esta dificuldade, seria esperado que eventos de invasões biológicas bem sucedidas fossem escassos. Porém, as atividades globais humanas (como transporte de mercadorias em larga escala e manejo de paisagens) provocam o aumento da pressão de propágulos e modificação

de comunidades naturais locais, o que favorece o estabelecimento de espécies exóticas (Westphal et al. 2008; Barbosa et al. 2010). O aumento da pressão de propágulos é o incremento da introdução de larvas, sementes ou até indivíduos adultos de espécies exóticas em novos locais, provocado pelos movimentos de transporte (por água ou terra) de mercadorias e pessoas no globo, fenômenos cada vez mais intensos. Já a modificação de paisagens é provocada por uma gama de atividades humanas (agricultura, pecuária, urbanização, etc.) e leva à instabilidade das comunidades naturais locais e aumento da susceptibilidade destas à invasão de novos organismos (Westphal et al. 2008; Barbosa et al. 2010).

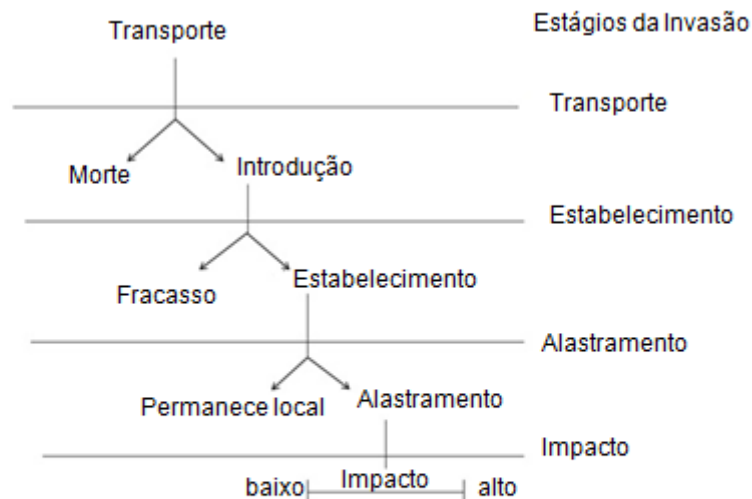


Figura 2 - Etapas do processo de uma invasão. Adaptado de Lockwood *et al.* 2007.

Espécies, sejam elas exóticas ou não, possuem um conjunto de condições ecológicas (às vezes denominado envelope ambiental) das quais elas dependem para sobreviver e sustentar uma população viável (sem necessidade de novas imigrações) em dado local (Brown e Pavlovic 1992; Holt e Gaines 1992). Desse forma o envelope ambiental, ou nicho (Grinnell 1917; Hutchinson 1957), de uma espécie limita sua área potencial de ocupação e

assim determina sua distribuição geográfica (Peterson 2003; González- Salazar 2013). No caso específico de espécies exóticas invasoras isso também significa que a dependência da espécie ao seu envelope ambiental restringe os limites de seu estabelecimento e dispersão nas regiões invadidas. Dessa forma, a identificação dos principais fatores que controlam a distribuição, estabelecimento e propagação de espécies invasoras se torna possível através da análise de quais são os elementos que constituem seu conjunto de requerimentos ambientais, ou seja, seu nicho. Esta possibilidade é de extrema utilidade, pois permite antecipar potenciais áreas susceptíveis a organismos invasores e entender o processo de invasão, controlando suas consequências após a invasão já ter ocorrido (Peterson 2003). Neste contexto, modelos de distribuição de espécies (MDEs) emergiram na última década (Corsi et al. 2000; Peterson e Shaw 2003) como uma poderosa ferramenta de estudo de distribuição das espécies invasoras e predição de suas potenciais áreas de introdução e estabelecimento (Jiménez-Valverde et al. 2011).

O presente estudo utilizou um *software* de modelagem de distribuição de espécies chamado Modelo de Máxima Entropia (no inglês *Maximum Entropy Modeling*) ou Maxent, como é conhecido) versão 3.3.3a (Phillips et al. 2006; Elith et al. 2011; Pearson et al. 2007) para investigar a distribuição potencial do coral escleractíneo azooxantelado ahermatípico *Tubastraea coccinea*, (Lesson, 1829) (Figura 3).

### 1.1.2 O coral *Tubastraea coccinea* e sua distribuição geográfica

*Tubastraea coccinea*, uma das duas espécies invasoras no Brasil conhecidas como coral- sol, é uma espécie sem associação com zooxantelas e não formadora de recifes (ahermatípico). Ele se caracteriza por cenossarco vermelho- alaranjado com paredes do cálice muitas vezes adjacentes entre si. Os cálices são usualmente circulares com diâmetros entre 7,2-15 mm. Possuem coralo branco poroso e pequenos corálitos espaçados e projetados de 2-13 mm sobre o cenósteo (de Paula 2007) (Figura 3).

Classificação taxonômica da espécie *Tubastraea coccinea* Lesson, 1829:

Filo: Cnidaria Hatschek, 1988

Classe: Anthozoa Ehrenberg, 1831

Subclasse: Hexacorallia Hyman, 1940

Ordem: Scleractinia Bourne, 1900

Família: Dendrophylliidae Gray, 1847

Gênero: *Tubastraea* Lesson, 1829



Figura 3- O coral *Tubastraea coccinea* Lesson, 1829. Foto: Marcelo Mantellato.

*Tubastraea coccinea* é uma espécie circuntropical de origem Indo-Pacífica. Porém, acredita-se que a introdução da espécie na região do Caribe e Golfo do México aconteceu ainda na década de 1930, o que a torna o primeiro escleractíneo a invadir o Atlântico (Cairns 2000) (Figura 4). É provável que as primeiras introduções tenham sido por meio da incrustação do organismo nos cascos de embarcações e que tenha posteriormente se expandido no mar do Caribe e do Golfo de México, alcançando uma ampla distribuição que inclui vários países da América Central, além da costa dos estados da Flórida e Texas, nos Estados Unidos (Cairns 2000; Fenner 2001). Essa expansão se deu através da movimentação de plataformas de petróleo e gás, bastante abundantes na área (Fenner e Banks 2004; Sammarco et al. 2004). No Brasil, os primeiros registros de *T. coccinea* ocorreram na última década com relatos de incrustação em plataformas de petróleo na Bacia de

Campos (RJ) na década de 1980 (Castro e Pires 2001; de Paula e Creed 2004), onde a espécie se mostrou nociva a espécies endêmicas e importantes nas comunidades naturais nativas (Creed 2006).

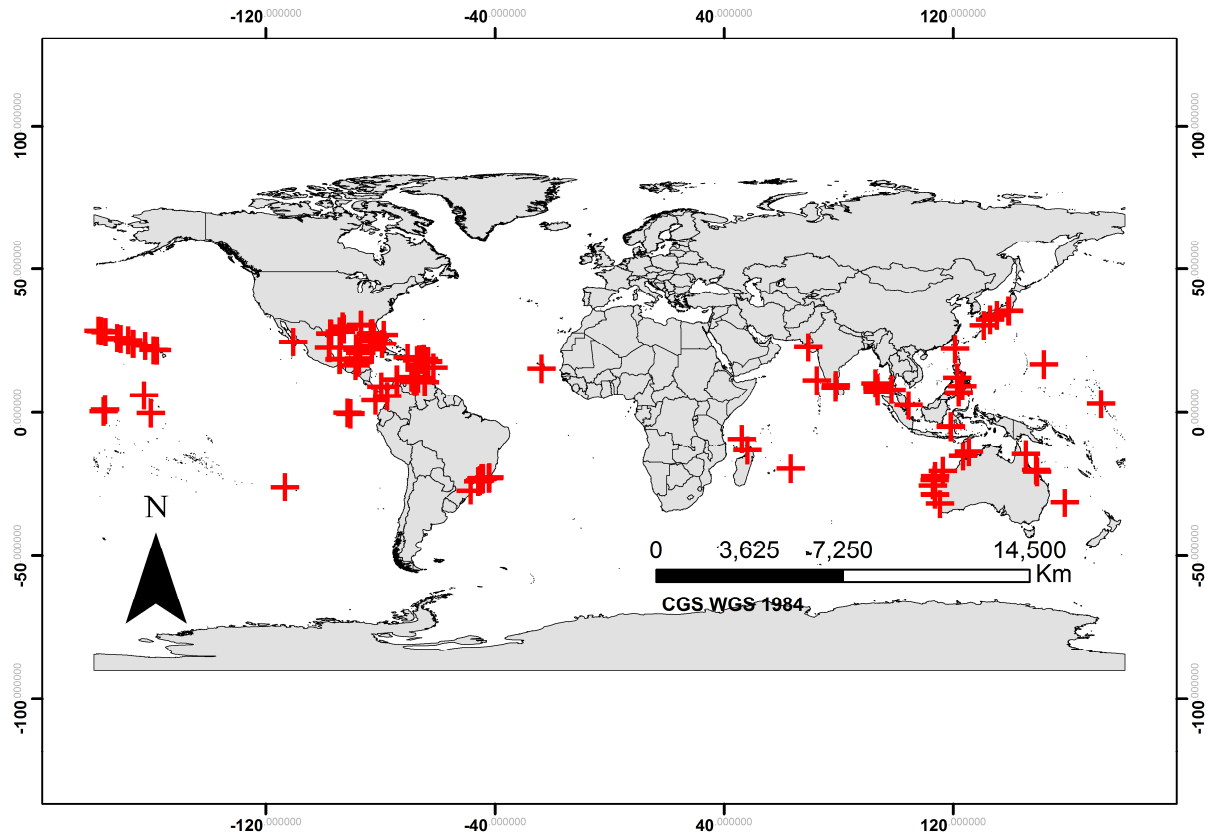


Figura 4- Distribuição da espécie cosmopolita *Tubastraea coccinea* Lesson, 1829 no mundo.

O objetivo do presente estudo não é apenas gerar mapas de distribuição potencial de *T. coccinea* para as áreas invadidas como também compreender, através dos modelos, os fatores que determinam a distribuição desse coral e que permitem que tal organismo apresente um “comportamento” de distribuição tão agressivo nas áreas invadidas. Além disso, é objetivo testar a hipótese de que seria possível prever a invasão de *T. coccinea* no Brasil e na América Central sem que se conhecesse a distribuição desse organismo nessas áreas já invadidas. Essa abordagem é importante para avaliar a capacidade preditiva do modelo em situações onde, ao contrário do caso de *T. coccinea*, o processo de invasão é desconhecido ou ainda muito incipiente. A grande disponibilidade de dados referentes à presença da espécie, tanto em sua região nativa quanto nos locais invadidos, possibilitou avaliar esta hipótese, ou seja, o potencial de



predição dos modelos. Para isso, os modelos foram construídos em dois diferentes cenários: 1) alimentando o modelo com apenas dados das ocorrências nativas da espécie ( procedimento aqui chamado de MI), permitindo saber se o modelo é capaz de prever as áreas de ocupação da espécie em novas regiões antes da invasão ocorrer; 2) alimentando o modelo com todos os dados de ocorrência disponíveis para a espécie (ocorrências das áreas nativas e invadidas) (procedimento aqui denominado MII).

## 1.2 Métodos

### 1.2.1 O que são MDEs

A abordagem metodológica de MDEs consiste basicamente em unir coordenadas geográficas correspondentes a registros de presença da espécie-alvo com um conjunto pré-definido de variáveis ambientais explanatórias. A partir daí, o modelo extrai os valores das variáveis correspondentes aos pontos de ocorrência do organismo e então cria um modelo de probabilidade de encontro da espécie em função do valor de cada variável. Com essa informação que reflete o nicho realizado da espécie em questão, o algoritmo é capaz de projetar, na região de interesse do estudo, as áreas mais adequadas (*i.e.* com valores das variáveis mais similares àqueles das coordenadas fornecidas inicialmente) à sobrevivência e possível estabelecimento do organismo (Figura 5) (*e.g.*, Anderson e Raza 2010). A essa projeção da adequabilidade dá-se o nome de mapa de distribuição potencial da espécie.

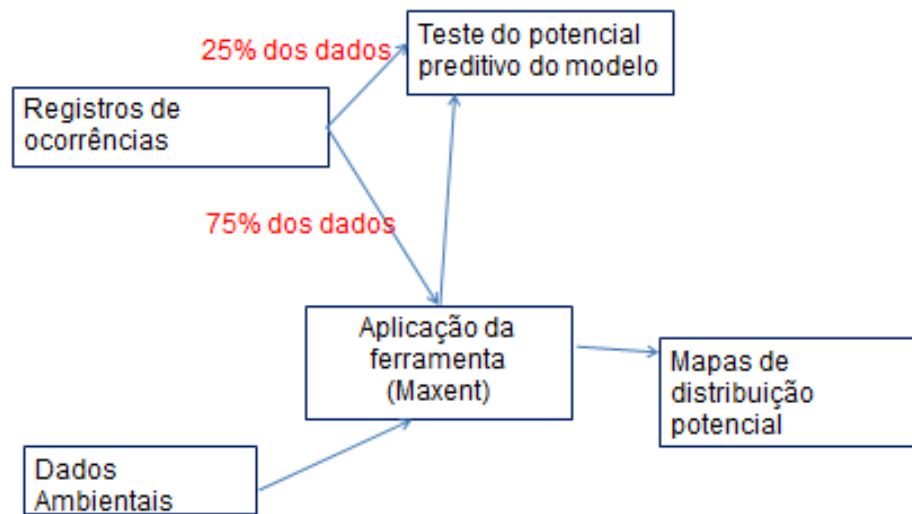


Figura 5- Etapas básicas do processo de geração de mapas de distribuição potencial através de MDEs. Nota: Mais detalhes na seção 2.2.4.

Para o presente estudo, foi escolhido o método de máxima entropia, que ajusta os valores da maneira mais parcimoniosa possível, implementado pelo software gratuito Maxent 3.3.3a (*Computer Sciences Department – Princeton University* 2004). Este algoritmo foi escolhido por ser a técnica que utiliza presença e *background* (Phillips et al. 2006; Phillips e Dudik 2008) mais bem sucedida em estudos de comparação de métodos disponíveis na literatura (Elith et al. 2006; Hernandez et al. 2006; Ortega-Huerta e Peterson 2008; Wisz et al. 2008). Além disso, estudos com este *software* já foram feitos com corais de forma bem sucedida (Tittensor et al. 2009). A utilização de dados de *background* como base para inferir ausência foi adequada aos nossos propósitos. Isto decorre do fato dos dados de regiões de ausência para *T. coccinea* não podem ser de fato considerados como pontos inadequados ao estabelecimento da espécie. Assim, foi feita a escolha por um modelo capaz de observar as presenças e inferir uma probabilidade de ausência baseada na média dos valores das regiões do mapa da área de estudo onde não há ocorrência da espécie. Maxent, portanto, é um algoritmo de presença e *background*.

### 1.2.2 Pontos de ocorrência de *T. coccinea*

Para a geração dos modelos foram obtidos 236 pontos geográficos de ocorrência de *Tubastraea coccinea* a partir de registros disponibilizados na literatura e em uma série bancos de dados: *Ocean Biogeographic Information System* (OBIS-[www.obis.org](http://www.obis.org); Vanden Berghe 2007; último acesso em maio de 2012), *Global Biodiversity Information Facility* (GBIF - <http://www.gbif.org>; último acesso em maio de 2012) e o banco nacional Cria speciesLink ([www.splink.org.br](http://www.splink.org.br); último acesso em maio de 2012). Como *T. coccinea* é frequentemente citada como *Tubastraea aurea* e às vezes mal descrita como *Tubastrea coccinea* ou ainda *Tubastrea aurea*, todos estes termos alternativos foram incluídos na busca. Além disso, foram usados dados de monitoramento não publicados do Projeto Coral- Sol ([www.coralsol.org.br](http://www.coralsol.org.br)), que vem monitorando a distribuição e estabelecimento do coral invasor no Brasil há uma década. Para evitar redundância e atenuar autocorrelação espacial (Velo 2009) os pontos de ocorrência repetitivos foram retirados das tabelas e foi limitado o critério de apenas uma ocorrência por pixel, o que corresponde a aproximadamente 10 km<sup>2</sup> (resolução de 5 arc minutos).

### 1.2.3 Variáveis ambientais explanatórias

Como fonte dos valores ambientais para as regiões de estudo se utilizou do banco de dados ambientais marinhos *BIO-ORACLE*. Este banco consiste em dados de 23 variáveis marinhas relevantes à vida no mar (Tabela 1) coletados *in situ* e a partir de satélites (Tyberghein et al. 2011). Os dados estão sob forma de quadrados de arquivos matriciais do tipo com resolução de 5 arc minutos, ou seja, cada valor contido em um pixel corresponde a uma área aproximada de 10 km<sup>2</sup>. Os dados brutos foram manipulados no programa ArcGIS versão 9.3 (ESRI, California) usando máscaras para as regiões de interesse (Indo-Pacífico, costa do Brasil e Mar do Caribe) pré produzidas para gerar arquivos vetoriais de tais regiões para cada variável. Ao fim, 23 variáveis cortadas para cada região onde *T. coccinea* ocorre no mundo estavam disponíveis. A partir daí, foi feita uma análise de multicolinearidade

para se detectar correlação entre as variáveis, utilizando um teste de correlação de Pearson, com  $r > 0.85$ . A análise foi feita a partir de 500 pontos gerados aleatoriamente na área de calibração (Indo-Pacífico) e a partir dela foi possível seleccionar sete variáveis com maior poder de explicação e relevantes à espécie. Foram as seleccionadas: concentração média de calcita (calcita, mol/m<sup>3</sup>), máxima radiação fotossinteticamente ativa (PARMAX, Einstein/m<sup>2</sup>/dia), pH médio (pH), salinidade média (salinidade, PPS), oxigênio dissolvido médio (dissox, ml/l), concentração média de nitrato (nitrato, µmol/l) e máxima concentração de clorofila a (clomax, mg/m<sup>3</sup>).

Tabela 1- As 23 variáveis ambientais marinhas utilizadas para os modelos de *Tubastraea coccinea* Lesson, 1829, disponíveis no banco de dados *BIO-ORACLE*.

Variável	Métrica utilizada	Unidade
Temperatura da superfície do mar	Mínima	°C
Temperatura da superfície do mar	Máxima	°C
Temperatura da superfície do mar	Média	°C
Temperatura da superfície do mar	Amplitude	°C
Radiação Fotossinteticamente Ativa	Média	Einstein/m <sup>2</sup> /dia
Radiação Fotossinteticamente Ativa	Máxima	Einstein/m <sup>2</sup> /dia
Salinidade	Média	PPS
pH	Média	-
Cobertura de nuvem	Mínima	%
Cobertura de nuvem	Máxima	%
Cobertura de nuvem	Média	%
Oxigênio dissolvido	Média	ml/l
Silicato	Média	µmol/
Nitrato	Média	µmol/
Fosfato	Média	µmol/
Concentração de calcita	Média	mol/m <sup>3</sup>
Clorofila <i>a</i>	Mínima	mg/m <sup>3</sup>
Clorofila <i>a</i>	Máxima	mg/m <sup>3</sup>
Clorofila <i>a</i>	Média	mg/m <sup>3</sup>
Clorofila <i>a</i>	Amplitude	mg/m <sup>3</sup>
Atenuação difusa	Mínima	m <sup>-1</sup>
Atenuação difusa	Máxima	m <sup>-1</sup>
Atenuação difusa	Média	m <sup>-1</sup>

#### 1.2.4 Avaliação do modelo

O *software* Maxent já fornece algumas medidas de avaliação do desempenho dos modelos gerados. Assim, foi utilizado o valor do teste de área sob a curva ROC (teste AUC do inglês Area Under Curve) para testar a acurácia do modelo gerado

em prever regiões de adequabilidade ambiental para *T. coccinea*. Para isso, o modelo separa 25% dos dados de ocorrência como um grupo independente para teste do poder de previsão do modelo (Figura 5). Esse grupo não é utilizado para gerar os mapas potenciais de distribuição, sendo apenas usados como validação posterior da capacidade preditiva do modelo. Assim, o teste AUC apresenta uma medida de comparação entre o poder de prever ocorrências do modelo com uma situação aleatória de distribuição das ocorrências (Fielding & Bell 1997). Se  $AUC=0.5$ , ou seja, se o modelo prevê com sucesso 50% dos pontos usados como teste, o modelo não é superior a uma previsão aleatória. Consequentemente, valores maiores de AUC representam modelos mais robustos. Como um dos objetivos era testar a capacidade preditiva do modelo para as regiões invadidas pela espécie usando-se apenas os dados de seu habitat nativo, apenas os registros para a região Indo- Pacífica foram usados no desenvolvimento dos modelos. Depois, os resultados oriundos de tal método foram comparados com aqueles gerados utilizando-se todos os registros conhecidos da espécie no mundo, isto é, tanto das áreas invadidas como nativas. Esse segundo método tem sido descrito na literatura como capaz de sobrepor o problema da subestimação da distribuição potencial, um viés denominado *over-fitting* (aqui, sobreajuste; ver explicação abaixo).

Subsequentemente, o teste AUC foi também utilizado para se testar a capacidade dos modelos gerados preverem os registros de ocorrência da espécie nas áreas invadidas, como forma de avaliar o poder de previsão da susceptibilidade à invasão dessas regiões. Todos os testes adicionais foram feitos no pacote estatístico *vegan* (Oksanen et al. 2013) do R (R Development Core Team 2007).

Outra medida de avaliação já desenvolvida pelo Maxent é um teste *jackknife*, capaz de mostrar a contribuição individual de cada variável para o poder de previsão do modelo. Este teste foi aqui utilizado como forma de avaliar a importância individual de cada variável para o ganho total do modelo.

### 1.3 Resultados

A figura 6 mostra a projeção da distribuição de *Tubastraea coccinea* para o Brasil predito pelo modelo MI, alimentada apenas com ocorrências das áreas nativas da espécie, no Oceano Pacífico. Para a região nativa, o modelo mostrou boa capacidade de predição para as ocorrências usadas como teste (AUC=0.96). A área predita para a espécie na costa brasileira mostra de fato alta adequabilidade ambiental à espécie em regiões conhecidamente ocupadas pelo coral. Esse é o caso da Baía da Ilha Grande, uma região ao sul do estado do Rio de Janeiro (RJ), onde populações de *T. coccinea* já estão amplamente distribuídas e consolidadas. Ilhabela, norte do estado de São Paulo (SP), é outra região ocupada por essa espécie que também foi corretamente predita como adequada pelo algoritmo.

MI mostrou uma alta taxa de sucesso na predição dos pontos de ocorrência conhecidos no Brasil (AUC= 0.994), embora ele tenha mostrado diferenças para o mapa gerado pelo modelo MII (Figura 7). Neste modelo gerado com todas as ocorrências (nativas e invasoras) da espécie, a distribuição projetada do coral no Brasil é mais ampla, mostrando mais regiões susceptíveis à invasão de *T. coccinea* do que a mostrada na Figura 6. Entretanto, todas as regiões atualmente ocupadas pela espécie são apontadas por MI, o que é refletido pelo alto valor do AUC supracitado. Além disso, MI ainda prevê locais no país onde a presença desse organismo ainda não é conhecida, como a costa norte e o extremo sul do Brasil.

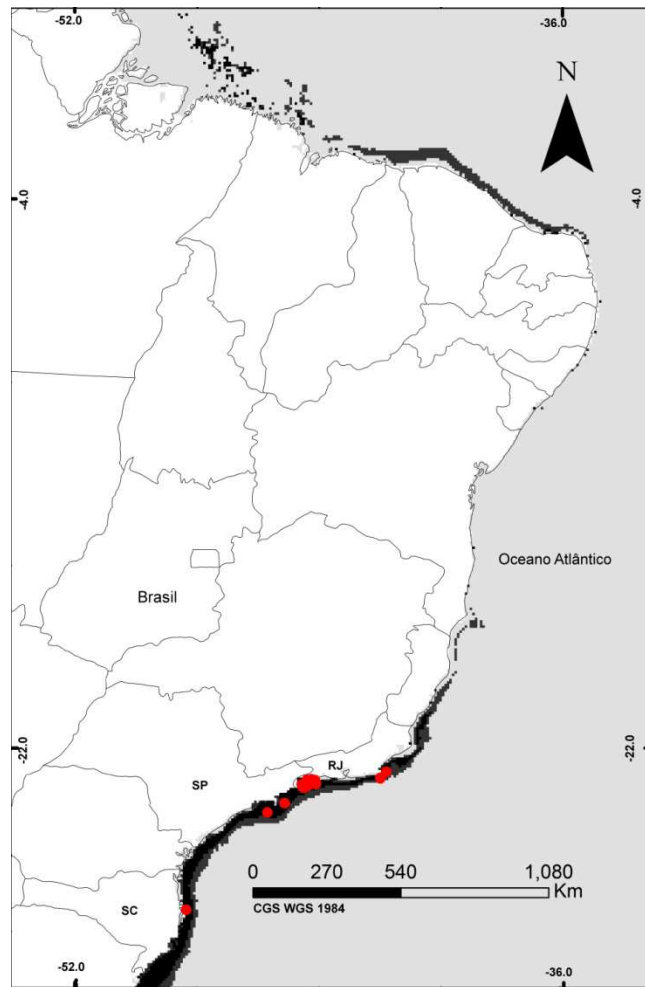


Figura 6- Mapa de distribuição potencial de *Tubastraea coccinea* Lesson, 1829 previsto pelo modelo MI para a região do Atlântico Sul.

Nota: No modelo, as áreas variam entre 0 (não adequadas) a 1 (100% ambientalmente adequada). Áreas com adequabilidade maior que 0.7 estão mostradas em preto no mapa. Em cinza, aparecem destacadas as regiões com adequabilidade maior que 0.5. Foi usada interpolação bilinear para melhor visualização. Os pontos vermelhos representam as ocorrências conhecidas da espécie na região.



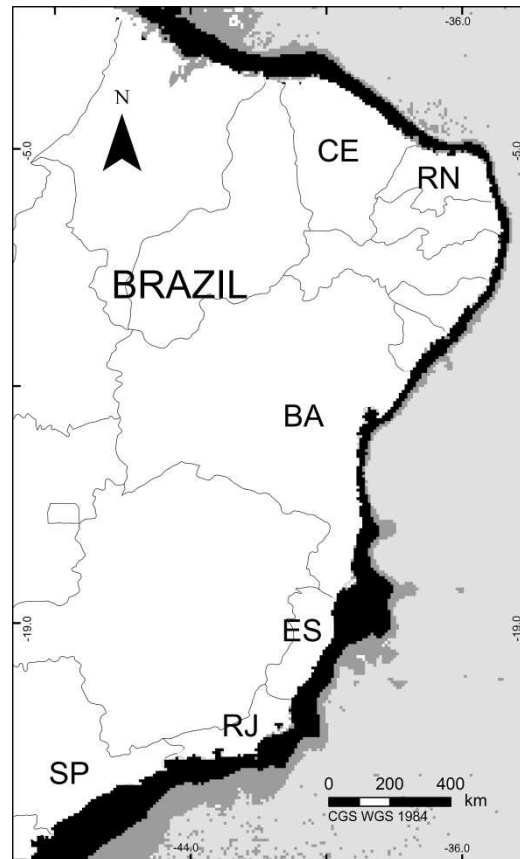


Figura 7- Mapa de distribuição potencial de *Tubastraea coccinea* Lesson, 1829 previsto pelo modelo MII para a região do Atlântico Sul.

Nota: No modelo, as áreas variam entre 0 (não adequadas) a 1 (100% ambientalmente adequada). Áreas com adequabilidade maior que 0.7 estão mostradas no mapa em preto. Áreas com adequabilidade maior que 0.5 estão mostradas em cinza. Foi usada interpolação bilinear para melhor visualização.

A Figura 8 mostra o MDE potencial de *T. coccinea* para o Mar do Caribe e Golfo do México; várias áreas ao longo das costas de vários países da América Central e dos estados da Flórida e do Texas, nos Estados Unidos. A capacidade de predição do mapa gerado por MI (Figura 8A) foi sensivelmente inferior ao modelo para a região brasileira, embora ainda satisfatória (AUC= 0.69), haja vista que a distribuição prevista por MI é bastante semelhante à distribuição real conhecida da espécie no local (Figura 8C). Comparando o mapa sugerido por MI na Figura 8A com a ocupação atual de *T. coccinea*, é possível perceber que MI diagnosticou quase todas as áreas adequadas ao coral conhecidas no Mar do Caribe e Golfo do México. O efeito da incorporação das ocorrências das áreas invadidas pelo modelo MII, (Figura 8B) serviu para confirmação das regiões destacadas por MI e incremento do valor da adequabilidade nessas áreas (AUC= 0.85). Isso pode ser

demonstrado pelo grau de adequabilidade nos mapas das figuras 8A e 8B. No primeiro, os maiores valores em adequabilidade chegam a 0.8, com valores acima de 0.4 sendo mostrados. Já no segundo modelo, apenas regiões com adequabilidade maiores que 0.7 são destacados e os valores chegam a 0.95.

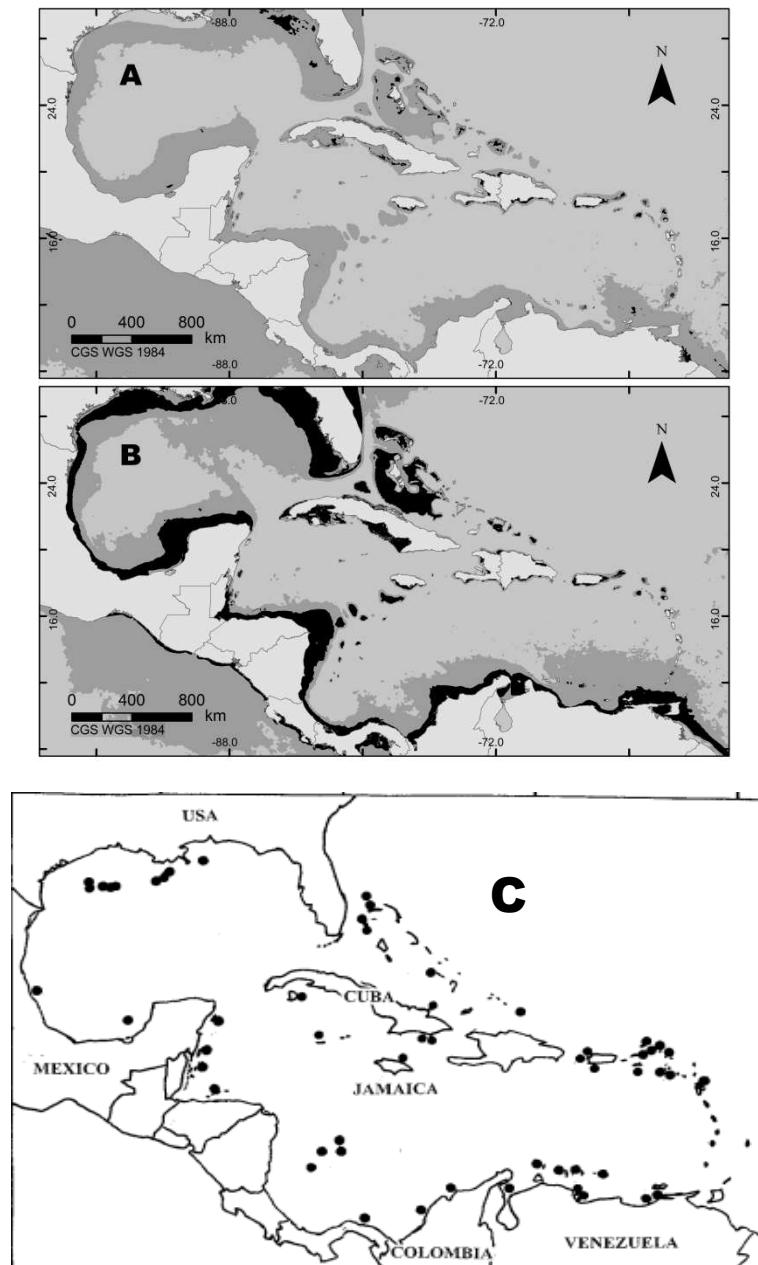


Figura 8- Distribuição potencial de *Tubastraea coccinea* Lesson, 1829 prevista pelos modelos MI (A) e MII (B). Nos mapas, as áreas variam entre 0 (não adequadas) e 1 (100% ambientalmente adequadas).

Legenda: Em A, regiões com valores maiores que 0.4 são destacadas em cinza e maiores que 0.5 em preto. Os maiores valores foram 0.8. Já em B, os maiores valores chegaram a 0.95. Dessa forma, apenas regiões acima de 0.7 foram

destacadas em preto. ). Em C, a real distribuição de *T. coccinea* no Caribe e Golfo do México, extraída e modificada de Fenner 2001

Dentre todas as variáveis utilizadas para a geração dos modelos, calcita e concentração máxima de clorofila *a* (clomax) foram as mais importantes para o desempenho dos modelos. Calcita foi capaz de prever sozinha em média aproximadamente 40% da distribuição potencial total de *T. coccinea*, enquanto somente clomax previu 34.3% da distribuição potencial do coral, em média. Os outros 25% em média foram preditos pelo conjunto das cinco variáveis remanescentes utilizadas no modelo (Tabela 2).

Tabela 2 - Variáveis ambientais utilizadas para geração das projeções de distribuição potencial de *Tubastraea coccinea* Lesson, 1829 nas regiões invadidas.

Variável (unidade)	Nome da Variável	Ganho no modelo (%)
Concentração média de calcita (mol/m <sup>3</sup> )	calcita	39.6
Máxima Radiação Fotossinteticamente Ativa (Einstein/m <sup>2</sup> /day)	PARMAX	4.7
pH médio	pH	0.1
Salinidade média	salinidade	6.2
Oxigênio dissolvido médio (ml/l)	dissox	1
Concentração média de nitrato (µmol/l)	nitrato	14
Concentração máxima de clorofila <i>a</i> (mg/m <sup>3</sup> )	clomax	34.3

Fonte: Tyberghein, 2011.

Resolução espacial: 5 arcmin (10km<sup>2</sup>)

Nota: Na terceira coluna, a importância individual de cada variável é mostrada através da estimativa de perda do valor explicativo do modelo quando cada variável é permutada.

A ocorrência de *T. coccinea* apresentou uma resposta positiva ao aumento das concentrações de calcita na água ( $r = 0.96$ ,  $P < 0.01$ ) (Figura 9). Por outro lado, o aumento da concentração de clorofila *a* na água levou a uma resposta negativa na probabilidade de ocorrência do coral invasor ( $r = -0.986$ ,  $P < 0.01$ ) (Figura 10).

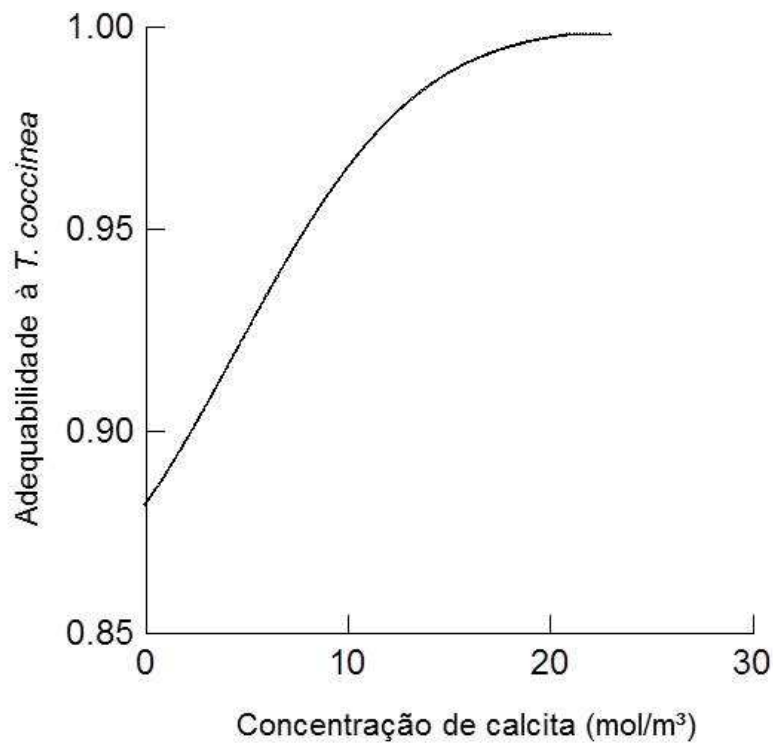


Figura 9- Adequabilidade à *Tubastraea coccinea* Lesson, 1829 em função da concentração de calcita

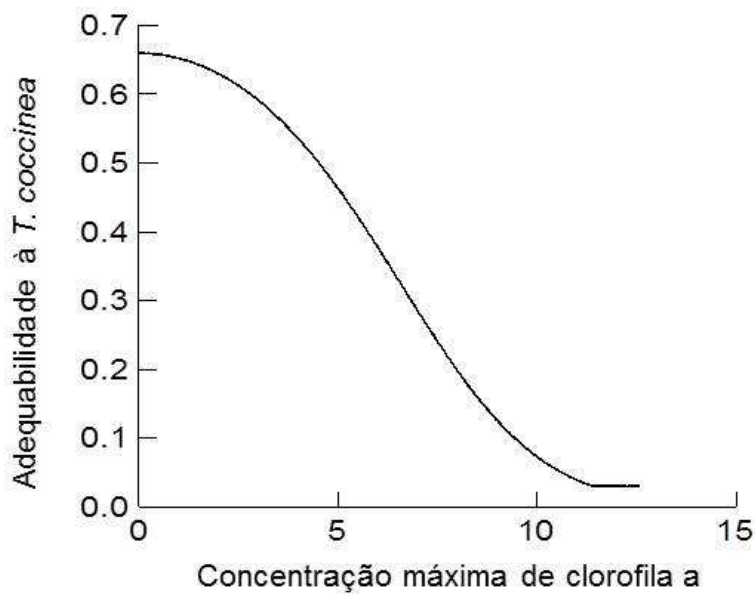


Figura 10- Adequabilidade à presença de *Tubastraea coccinea* Lesson, 1829 em função da concentração de clorofila a na água.

## 1.4 Discussão

### 1.4.1 O que é necessário para um bom modelo de distribuição?

Os modelos tiveram um bom desempenho na predição da distribuição de *T. coccinea* tanto para o Brasil quanto para o Caribe e Golfo do México. As figuras 6, 7 e 8 correspondem, de maneira geral, à ocupação atual conhecida do coral nesses locais, o que ilustra esse resultado satisfatório. Em ambos os casos, quase todos os pontos de ocorrência da espécie nessas áreas foram apontados como adequados (embora às vezes com menores valores médios de adequabilidade) pelo modelo MI, onde apenas as ocorrências nativas foram utilizadas (Figuras 6 e 8A). Os modelos MII (Figuras 7 e 8B), alimentados com todos os dados disponíveis de distribuição mundial para a espécie, em geral reforçaram as regiões adequadas apontadas pelos modelos MI e aumentaram o valor médio da adequabilidade dessas áreas destacadas. Esse aprimoramento fica ainda mais evidente para a região do Caribe e Golfo do México. O mapa gerado por MI (Figura 8A) é muito semelhante a real distribuição do coral conhecida no local, embora tais áreas não apresentem em MI a adequabilidade tão alta quanto em MII (Figura 8B), o que explica os valores mais baixos de AUC apresentados por MI.

A ampla área de distribuição nativa de *Tubastraea coccinea* é provavelmente a razão para o sucesso de predição dos modelos. MDEs aplicados a organismos com distribuição nativa restrita têm, em geral, demonstrado áreas de distribuição potencial subestimada nas predições, um viés metodológico denominado *over-fitting* (aqui, sobreajuste) (Broennimann et al. 2007). A predição de MDEs como Maxent é feita a partir de dados referentes ao espaço climático realizado do organismo (Phillips et al. 2006), uma vez que os dados utilizados para a geração do modelo são coletados no nicho realizado da espécie, *i.e.* ocorrências observadas. Por isso, a projeção do envelope ambiental da espécie em um novo ambiente corresponde também a um potencial de distribuição *realizado* da espécie em questão (Rodda et al. 2011). Dessa inferência surge o maior motivo de sobreajuste em modelos de distribuição que utiliza vários parâmetros, como Maxent (Beaumont et al. 2005; Randin et al. 2006). Isso ocorre quando o modelo subestima as áreas de

adequabilidade ambiental à espécie devido à heterogeneidade pequena dos dados de ocorrência usados no algoritmo. Interessante notar que, frequentemente, os pontos de introdução de um organismo exótico em uma nova região já refletem expansão da adequabilidade ambiental do nicho realizado da espécie quando comparada àquela observada em seu hábitat nativo (Fitzpatrick et al. 2007; Kearney et al. 2008). Darwin e Wallace (1858) já postulavam que a maioria das espécies parece ter sua distribuição natural restrita muito mais por interações bióticas do que por fatores climáticos. Por outro lado, quando as ocorrências da área nativa são amplas o suficiente há alta heterogeneidade ambiental. Nesse caso, o conjunto de condições ambientais observadas é vasto o suficiente para fornecer ao algoritmo a variabilidade necessária para prever de forma mais precisa o potencial de ocupação da espécie em novas áreas (Phillips et al. 2006). Este último parece ser o caso de *Tubastraea coccinea* que se distribui amplamente pelos Oceanos Pacífico e Índico, locais onde este coral é considerado nativo, e agora em todo o Mar do Caribe. Os resultados aqui demonstrados, portanto, sugerem que é possível, obter-se bom desempenho preditivo do modelo (e superar o efeito de sobreajuste) até mesmo se não for possível obter dados de ocorrência das áreas invadidas como em caso de invasões recentes ou mal documentadas, por exemplo. Por acaso, esse não é o caso de *T. coccinea*, cujo processo de invasão começou a ser observado ainda no início da década de 1940 no Caribe e no Brasil desde os anos 80 (Vaughan e Wells 1943; Castro e Pires 2001). Entretanto, omitindo do modelo os dados das ocorrências do Atlântico, foi possível simular um cenário em que a invasão no Golfo do México e Caribe e no Brasil ainda não fosse conhecida. Dessa forma, parece ser imprescindível conhecer as características ecológicas (como saber se sua distribuição na área nativa é ampla ou restrita, por exemplo) da espécie-alvo de estudo para garantir um bom desempenho de predição dos modelos.

#### 1.4.2 Fatores controladores da distribuição de *Tubastraea coccinea*

##### 1.4.2.1 Calcita

Os modelos mostraram que a distribuição de *T. coccinea* foi positivamente influenciada por crescentes concentrações de calcita na água, variável que mostrou ser a mais importante na determinação da distribuição do coral (Tabela 2). A importância da presença de quantidades razoáveis de calcita na água para organismos como corais está provavelmente ligada à dependência desse componente químico para a estruturação do esqueleto calcário dos escleractíneos (Vandermeulen e Watabe 1973; Nothdurft et al. 2007). No caso específico da distribuição de *T. coccinea*, essa correlação entre concentrações mais altas de calcita e presença do organismo pode ser bastante útil na determinação de áreas mais vulneráveis à invasão do coral e, dessa forma, orientar ações de monitoramento e manejo. A presença de calcita pode ser um indicador de aragonita, um sedimento carbonático muito abundante na costa brasileira e a forma como o carbonato de cálcio é mais comumente utilizado por corais (Coutinho 1992). Assim, a alta dependência de *T. coccinea* à calcita, somada à abundância do sedimento na zona litorânea brasileira alertam para o potencial invasivo da espécie em toda a costa do Brasil.

#### 1.4.2.2 Máxima concentração de clorofila *a*

Os resultados mostraram que a distribuição de *T. coccinea* está negativamente correlacionada com altas concentrações de clorofila *a* na água (Clomax). Esta variável também se mostrou bastante relevante para a predição bem sucedida da ocupação do coral (Tabela 2) e representa a intensidade de produtividade fitoplanctônica na água. Na realidade, quando outras variáveis relativas à produtividade de plâncton (tais como concentração média de clorofila *a*, por exemplo) foram usadas substituindo Clomax em modelos exploratórios, os resultados foram bastante semelhantes. A produtividade de fitoplâncton responde à disponibilidade de nutrientes na água. Dessa forma, nos trópicos, altos valores de concentração de clorofila *a* são encontrados em águas ricas de ambientes estuarinos ou ainda em pontos de ressurgência no mar. O ambiente nativo de *T. coccinea* (os recifes de corais do Oceano Pacífico) é caracterizado águas oligotróficas e baixa produtividade fitoplanctônica (Birkeland 1990) sendo, portanto,

esperada essa correlação da presença do coral com baixos níveis de produtividade de plâncton. Contudo, é importante notar que a produtividade dos recifes de corais do Pacífico é alta devido à atividade fotossintética dos corais zooxantelados, tão abundantes na região. É essa capacidade bêntica de captação da radiação solar que possibilita a alta complexidade dos ecossistemas de recifes de corais do Pacífico (Knowlton 2001; Barott et al. 2011). A região nativa de *T. coccinea* apresenta, portanto, alta produtividade bêntica e baixa produtividade planctônica. Interessante notar que em sua área nativa o escleractíneo azooxantelado *T. coccinea* não apresenta o mesmo “comportamento” invasor agressivo que possui em seus novos ambientes no Atlântico (Lages et al 2011). Essas observações sugerem que tal “comportamento” invasor agressivo está relacionado a regiões de baixas produtividades, tanto fitoplanctônica quanto bentônica. Dessa maneira, a menor produtividade característica do Oceano Atlântico quando comparada àquela do Pacífico (com alta produtividade bentônica) parece desempenhar um papel importante no sucesso de estabelecimento e alastramento. Isto pode explicar a invasão bem sucedida de *T. coccinea* no Atlântico, embora provavelmente não seja o único fator envolvido. Em seu ambiente nativo, por exemplo, *T. coccinea* é também controlada por predadores (Robertson 1970), que estão ausentes nas áreas invadidas do Atlântico (Moreira e Creed no prelo). Porém, como a produtividade tem papel fundamental na estruturação das comunidades de um local, é provável que *T. coccinea* dependa do volume da produtividade da comunidade receptora para seu sucesso de estabelecimento. Essa interessante hipótese merece ser melhor abordada, pois possui implicações diretas para conservação e monitoramento. Tanto o Brasil (como por exemplo no Banco dos Abrolhos, Leão e Kikuchi 2005) quanto o Mar do Caribe possuem pontos de formações de corais mais complexas, sustentados pela produtividade de corais zooxantelados, sendo portanto semelhantes aos sistemas nativos de *T. coccinea*. Nesse cenário hipotético, a estrutura dessas comunidades nesses locais pode atenuar a expansão de populações introduzidas de *T. coccinea*, embora não necessariamente (e não provavelmente), evitar a presença do invasor.

#### 1.4.2.3 Outros fatores relevantes?



Os resultados mostraram que radiação fotossintetizante disponível, pH médio, salinidade média, oxigênio dissolvido médio e concentração média de nitrato não foram relevantes para determinar a distribuição de *T. coccinea* (Tabela 2). O fato de a variação de tais parâmetros não serem capazes de predizer com sucesso as áreas de ocorrência do coral invasor provavelmente se deve pela tolerância consideravelmente maior dessa espécie (quando comparada a outros corais) a alterações de variáveis ambientais tais como as supracitadas. A tolerância a diferentes tipos e intensidades de fatores ambientais é uma característica típica observada em organismos invasores em geral (Miller et al. 2007; Küster et al. 2008). No caso específico de *T. coccinea* tal resultado condiz com a demonstração que a espécie é capaz de viver em diferentes condições de substrato, encontrada em diversos níveis de profundidade (não sendo limitada pela zona fótica) e temperatura (ocorrendo tanto em águas frias de ressurgência quanto em águas quentes de recifes de corais Paz-García et al. 2007). Além disso, a espécie se mostra capaz de tolerar variações abruptas de salinidade (Joel Creed, comunicação pessoal).

## 1.5 Conclusão

Com uma abordagem por MDEs foi possível reconhecer fatores importantes na distribuição de *T. coccinea*. As concentrações de calcita e a produtividade parecem ter papel relevante para sua ocupação. O uso de MDEs nesse caso forneceu não apenas mapas de distribuição potencial da espécie como também destacou perguntas e revelou inferências sobre a biologia e ecologia desse organismo marinho. Além disso, os modelos sugeriram o alto poder invasor da espécie ao demonstrar sua insensibilidade a cinco das sete variáveis ambientais utilizadas para as predições. Adicionalmente, o estudo mostrou ser possível obter bons resultados preditivos utilizando-se apenas de ocorrências nativas. A ampla heterogeneidade do envelope ambiental de *T. coccinea* em seu habitat nativo permitiu boa capacidade preditiva do modelo e refletiu não só a distribuição atual conhecida da espécie, como também a extensão de potenciais áreas de expansão das populações dessa espécie exótica. Em suma, portanto, a utilização de dados

nativos no treinamento de MDEs para o diagnóstico de potenciais áreas de introdução e estabelecimento de uma espécie exótica pode ser útil. Essa utilidade é obviamente importante, especialmente em casos de introduções recentes ou ainda mal documentadas, onde dados de ocorrência nas regiões invadidas são escassos. Dessa maneira, esse resultado contribui para o debate atual que se estende na literatura sobre quais as melhores decisões metodológicas para MDEs (Phillips et al. 2006; Broennimann et al. 2007; Broennimann e Guisan 2008; Jiménez-Valverde et al. 2011).

Em relação à invasão de *T. coccinea* no litoral do Brasil, a alta disponibilidade de regiões susceptíveis em toda a região costeira ao estabelecimento da espécie, demonstrada pelos modelos gerados, alerta para o risco de futuras invasões em locais ainda não invadidos. A costa do nordeste do Brasil, ainda livre da presença da espécie invasora e região mais rica em formações coralinas no Brasil, deve ser alvo imediato de ações de monitoramento e prevenção.

## **2 EXPANSÃO EM MACRO- ESCALA DO NICHÔ REALIZADO DO CORAL *Tubastraea tagusensis* WELLS, 1982 DURANTE O PROCESSO DE INVASÃO DO ATLÂNTICO OBSERVADA ATRAVÉS DE MODELO DE DISTRIBUIÇÃO DE ESPÉCIES (MDEs)**

### **2.1 Introdução**

#### **2.1.1 Manutenção do nicho x Mudança de nicho realizado**

Os grandes impactos provocados pelas invasões biológicas no mundo globalizado (Aguin-Pombo 2012) são também percebidos no ambiente marinho. No mar, as espécies invasoras ameaçam a biodiversidade, a economia (incluindo atividades pesqueiras e turísticas) e a saúde humana (Bax et al. 2003; Sorte et al. 2010). Por esses motivos, há um grande esforço da comunidade científica em tentar desenvolver mecanismos de prevenção ao evento de invasão. Isso explica a popularidade alcançada no meio acadêmico por ferramentas computacionais capazes de predizer a distribuição de espécies (Jiménez-Valverde 2011).

Tais ferramentas, como visto no capítulo anterior, são chamadas de Modelos de Distribuição de Espécies (MDEs) e produzem mapas potenciais de distribuição de uma determinada espécie a partir de variáveis ambientais oriundas das regiões de ocorrência da espécie associadas com os pontos de presença do organismo (Corsi et al. 2000; Peterson e Shaw 2003). Assim, considerando que as condições requeridas à sobrevivência e estabelecimento da espécie em questão são parte do que se chama nicho da espécie (Grinnell 1917; Hutchinson 1957), a aplicação de MDEs em estudos de invasão biológica presume que há a manutenção do nicho observado da espécie invasora através do espaço e do tempo durante o processo de invasão. Isto é, para ser uma ferramenta adequada à predição do potencial de invasão de um organismo, o modelo precisa pressupor que o mesmo terá na nova região os mesmos requerimentos ambientais que possui em seu habitat de origem (Broennimann et al. 2007; Pearman et al. 2008; Peterson 2011). Esse pressuposto chamado em inglês de *niche conservatism* (aqui tratado como manutenção de

nicho), e já foi observado em vários estudos (veja Pearman et al. 2008 e Peterson 2011 para uma revisão). O termo manutenção foi aqui usado para evitar interpretações dúbias da palavra conservação, que já possui um significado diferente e consagrado em ecologia.

Se o pressuposto da manutenção de nicho for violado, *i.e* se houver uma mudança ou expansão do nicho observado da espécie durante o processo de ocupação e estabelecimento da nova área, o uso de MDEs para a predição de invasões biológicas fica comprometido (Rödder e Lötters 2009). Tal possibilidade é especialmente crítica em situações onde apenas as regiões de origem do organismo são conhecidas ou, ainda mais comum, quando o evento de invasão ainda é incipiente e a área de ocupação da espécie no novo ambiente ainda não pode ser determinada (Broennimann e Guisan 2008; Anderson e Raza 2010). De fato, já há na literatura indícios de expansão de nicho realizado durante o processo de invasão de certos organismos (Broennimann 2007; Rödder e Lötters 2009). Portanto, compreender em cada situação se há a expansão ou manutenção do nicho da espécie exótica durante o evento de ocupação de novos habitats é fundamental para avaliar a utilidade dos MDEs em estudos sobre invasões.

### 2.1.2 O coral *Tubastraea tagusensis*, características e distribuição

*Tubastraea tagusensis* (Wells, 1982) (Figura 11) é um coral escleractíneo ahermatípico e azooxantelado. Possui cenossarco amarelado, corallo branco e poroso de até 150 mm de diâmetro, cálices elípticos e corallitos grandes e espaçados, projetados a cerca de 5-35 mm sobre os cenosteos (de Paula 2007). A espécie é considerada endêmica do arquipélago de Galápagos, no Equador, sendo mesmo no arquipélago restrita a apenas algumas ilhas (Figura 12) (Wells 1982). Porém, no início dos anos 2000, *T. tagusensis* foi identificada como uma espécie exótica na Baía da Ilha Grande, sul do estado do Rio de Janeiro, sudeste do Brasil (de Paula e Creed 2004) e logo ali se estabeleceu. Recentemente, novos registros para a espécie ocorreram nos estados da Bahia e São Paulo (Menezes 2010; Mantellato et al. 2011) e atualmente sua distribuição total abrange uma distância de 2000 km ao longo da costa brasileira (Figura 13), o que pode ser potencialmente danoso às comunidades marinhas locais (Creed 2006). Outra espécie do Oceano

Pacífico, *Tubastraea coccinea* (Lesson, 1829), como já visto, é também exótica invasora no Atlântico, ocupando a costa Brasileira, o Mar do Caribe e Golfo do México, alcançando os estados norte- americanos do Texas e Florida (de Paula e Creed 2004; Fenner e Banks 2004; Sammarco et al. 2004). Porém, ao contrário de sua congênere *T. tagusensis*, *T. coccinea* apresenta uma distribuição bastante ampla na sua região nativa, o Indo- Pacífico (Cairns 2000).



Figura 11- O coral *Tubastraea tagusensis* Wells, 1982. Foto: Marcelo Mantellato.

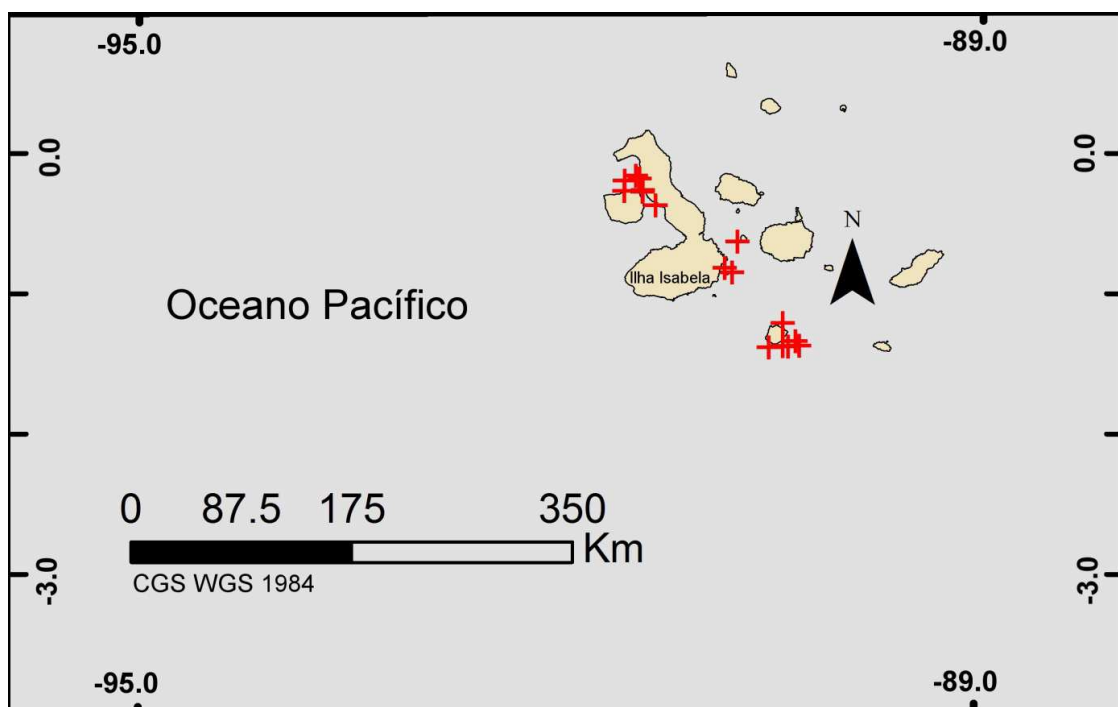


Figura 12- Distribuição de *Tubastraea tagusensis* Wells, 1982 na sua região nativa, o arquipélago de Galápagos.

### 2.1.3 Objetivos

O que torna *Tubastraea tagusensis*, uma espécie endêmica de Galápagos, um organismo invasor de sucesso no Atlântico Sul? Seria possível inferir a extensão da área potencial de *T. tagusensis* na área invadida através da aplicação de MDEs utilizando apenas os dados de ocorrência de seu habitat de origem no Oceano Pacífico? O objetivo desse estudo é avaliar tais questões e testar a hipótese de que as condições ambientais encontradas pela espécie em Galápagos podem prever as áreas potenciais de ocupação da espécie nos novos habitats do Atlântico Sul. Tal capacidade só é possível sob o pressuposto que o nicho de *T. tagusensis* se conserva (no espaço e no tempo) durante o processo da invasão, *i.e.* se há manutenção de nicho do invasor. No entanto, se houve mudança de nicho durante a invasão, as previsões dos modelos falhariam. Mas nesse caso, poderia essa mudança no nicho realizado, *i.e.* observado, de *T. tagusensis* ser explicada pelo amplo nicho fundamental ocupado pelo gênero *Tubastraea*? Se este for o caso, o amplo potencial de nicho de *T. tagusensis*, ou seja, o amplo nicho fundamental da espécie poderia ser melhor explicado e predito por seu congênere cosmopolita *T. coccinea*? O presente estudo tem por meta avaliar tais questões e tentar compreender melhor os processos subjacentes ao estabelecimento de *T. tagusensis* em seus novos habitats no Oceano Atlântico.



Figura 13- Distribuição conhecida do coral *Tubastraea tagusensis* Wells, 1982 na costa brasileira.

## 2.2 Métodos

### 2.2.1 Modelo de distribuição de *T. tagusensis*

A mesma metodologia do Capítulo 1 foi aplicada para a obtenção dos mapas de distribuição potencial de *Tubastraea tagusensis*. Assim, realizou-se uma busca extensiva na literatura e em bancos de dados para registros da ocorrência da espécie em sua área nativa além de serem utilizados dados não publicados do Projeto Coral- Sol de ocorrência da espécie na costa brasileira. Contudo, devido à restrição da distribuição de *T. tagusensis*, apenas quatro coordenadas foram obtidas para Galápagos. Esse pequeno número de ocorrências impediria a aplicação do método de Maxent. Dessa forma, utilizou-se o pacote Hawth's Tools do ArcGIS para a geração de coordenadas aleatórias dentro dos limites de distribuição na área endêmica do coral. Este método só foi possível justamente pela alta restrição desse organismo a pequenas áreas do arquipélago (Figura 12) (Wells 1982), o que tornou a aleatorização de pontos dentro desses limites territoriais uma alternativa segura e viável. Ao final, foram gerados 16 pontos, que somados ao quatro originalmente disponíveis formaram um grupo de 20 ocorrências, razoável para a aplicação do modelo (Pearson et al. 2007). As mesmas sete variáveis selecionadas para os modelos de *T. coccinea* foram aqui utilizadas (calcita, nitrato, PARMAX, dissox, clomax, pH e salinidade). Da mesma forma, o teste AUC foi utilizado tanto como avaliação interna do modelo (novamente a partir de 25% dos registros separados para teste) quanto para validação do modelo, observando se este seria capaz de prever as ocorrências observadas em águas brasileiras. Posteriormente, o modelo para *T. coccinea* foi desenvolvido como comparação de *T. tagusensis* (ver Discussão). Para tal, foram realizados os mesmo métodos empregados na elaboração do modelo MI do capítulo anterior. Como visto, MI é o modelo gerado utilizando-se apenas os dados de ocorrência da região nativa da espécie.



### 2.2.2 Análise de Componentes principais

A análise de componentes principais (PCA) foi o método de ordenação das variáveis físico-químicas das regiões de ocorrência de *Tubastraea spp.* utilizado nesse estudo. Essa análise de distância entre variáveis foi gerada pelo pacote estatístico gratuito R (R Development Core Team 2012). Para a PCA foram construídas planilhas de valores das variáveis nos pontos de ocorrência da espécie tanto em sua região de origem quanto na região invadida. A extração dos valores foi feita pelo ArcGIS a partir da planilha de coordenadas de presenças da espécie. Os dados de ocorrência do Projeto Coral-Sol são fruto de vários anos de monitoramento, acumulando centenas de registros ao longo da costa do Brasil, notadamente o sudeste (RJ e SP) e mais recentemente o sul (SC) e nordeste (BA). Contudo, muitos dos pontos amostrados são bastante próximos e foi necessária uma edição, com o corte de coordenadas coincidentes, restringindo-se novamente a uma ocorrência por pixel (aproximadamente 10 km<sup>2</sup>). Foram também incluídos os registros mais recentemente descobertos da espécie (Menezes 2010; Mantellato et al. 2011). Assim, ao final havia para cada uma das sete variáveis resposta, 29 valores no Brasil e 20 valores para Galápagos. Para testar a hipótese de mudança de nicho e compará-la com a espécie cosmopolita *T. coccinea*, também foram obtidos valores das sete variáveis de 57 pontos de ocorrência de *T. coccinea* no Indo- Pacífico.

## 2.3 Resultados

### 2.3.1 MDEs para *T. tagusensis*

A partir dos dados de ocorrência da região nativa de *T. tagusensis* o modelo gerado não prediz adequabilidade ambiental ao coral na costa do Brasil (Figura 14),

o que se contrasta com a conhecida distribuição da espécie exótica no país (Figura 13).

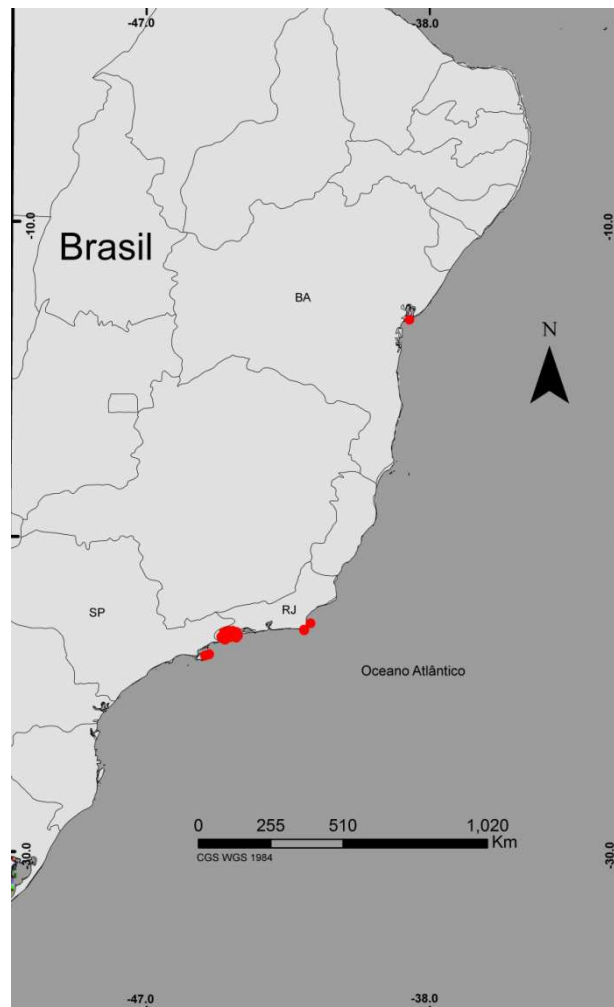


Figura 14- Distribuição potencial de *Tubastraea tagusensis* Wells, 1982 predita pelo modelo MI para a costa do Brasil.

Nota: A região em cinza representa áreas com adequabilidade menor que 10%, que na verdade ocupa toda a costa brasileira. A baixa adequabilidade da costa brasileira prevista pelo modelo contrasta com o estabelecimento bem sucedido da espécie em vários pontos dessa região (pontos vermelhos).

### 2.3.2 Análise de Componentes Principais

O eixo 2 da PCA (Figura 15) demonstrou a separação ambientais das duas regiões (Galápagos x Brasil), o que explica em parte a falha do modelo ao prever a adequabilidade ambiental à ocupação de *Tubastraea tagusensis*. Gradientes de máxima concentração de clorofila *a*, salinidade média e oxigênio dissolvido médio

explicaram a maior parte da variação apresentada. De maneira geral, observando-se o eixo 2 da PCA, há virtualmente inexistência de sobreposição entre os dois ambientes, ou seja, as ocorrências de *T. tagusensis* no Brasil ocupam um envelope ambiental distinto do encontrado pela espécie em sua região nativa, Galápagos. Por outro lado, os 57 pontos de ocorrência da espécie congênere cosmopolita *T. coccinea* se estenderam amplamente ao longo de todos os eixos da PCA e alguns de seus pontos se sobrepõem tanto nos domínios do envelope ambiental do Brasil quanto no envelope de Galápagos. Adicionalmente, o modelo alimentado com pontos oriundos unicamente do habitat nativo (ocorrências do Indo- Pacífico) de *T. coccinea*, o mesmo MI utilizado no capítulo anterior, foi capaz de prever de maneira bem sucedida a distribuição no Brasil das duas espécies congêneres, sendo capaz de predizer com boa taxa de sucesso os pontos de ocorrência da congênere *T. tagusensis* no Brasil (AUC = 0.95 para pontos de *T. coccinea*; AUC = 0.99 para *T. tagusensis*) (Figura 16). Tais resultados são, na verdade, bastante condizentes com as observações de campo, onde as duas espécies são frequentemente encontradas coexistindo.

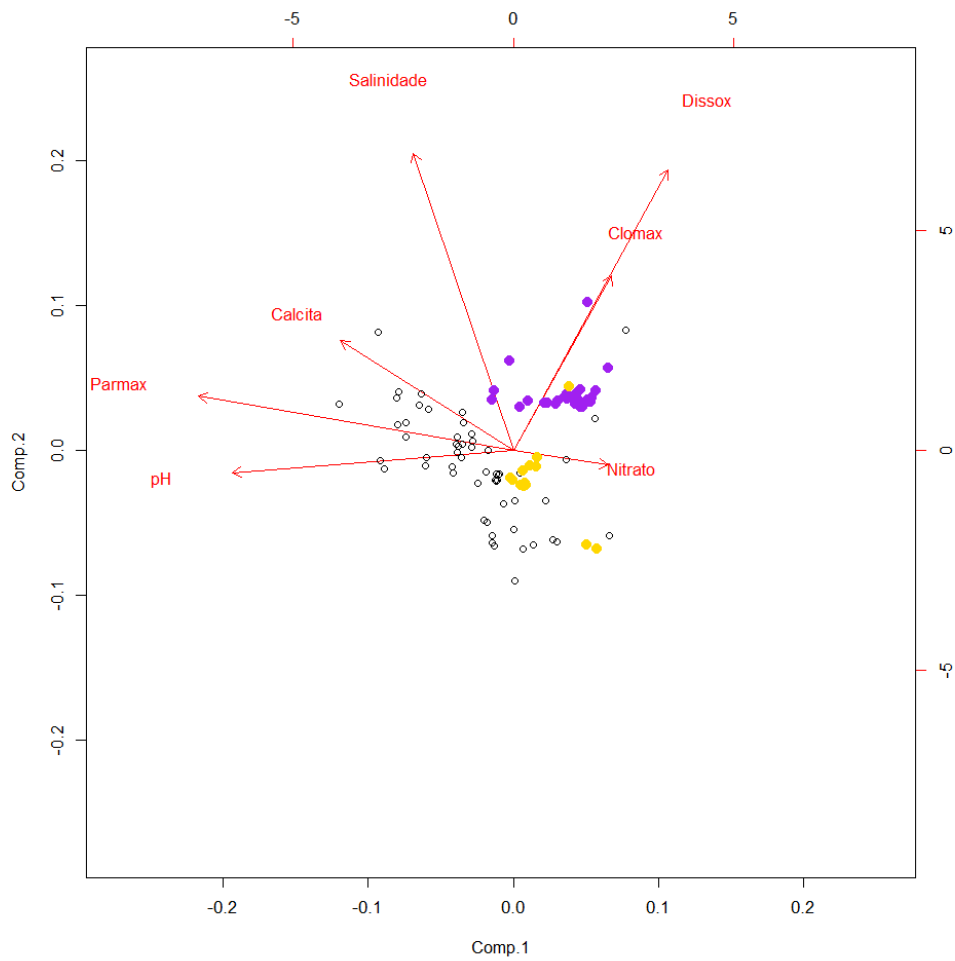


Figura 15- Diagrama de uma Análise de Componentes Principais das variáveis físico- químicas dos pontos de ocorrência de populações de *Tubastraea coccinea* Lesson, 1829 (Oceano Pacífico, círculos brancos) e *Tubastraea tagusensis* Wells, 1982 (no Brasil, círculos roxos; e em Galápagos, círculos amarelos).

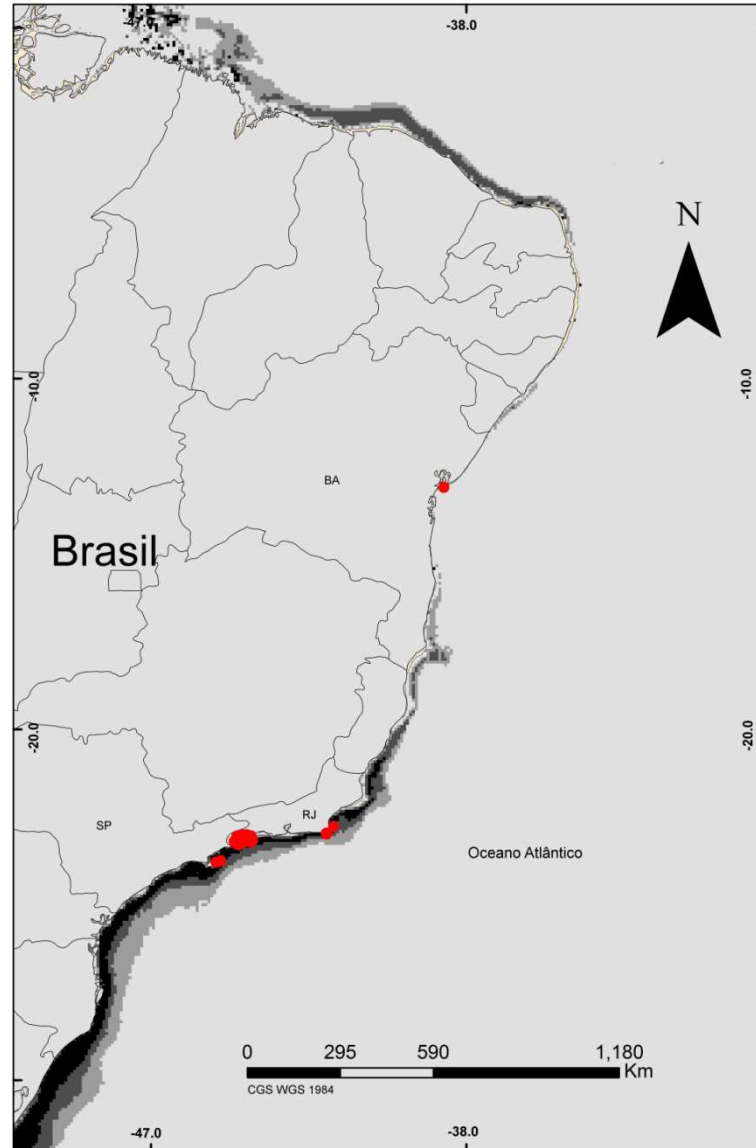


Figura 16- Mapa de distribuição potencial de *Tubastraea coccinea* Lesson, 1829 predito pelo modelo MI para a costa brasileira.

Nota: As áreas em preto representam regiões de adequabilidade ambiental maior que 80%. Os dois tons mais escuro e claro de cinza encontrados são para regiões de 60-70% adequadas à espécie e 50-60%, respectivamente. As ocorrências da congênere *T. tagusensis* (círculos vermelhos) são, de forma geral, previstas com sucesso pelo modelo.

## 2.4 Discussão

Os resultados mostraram que os modelos de distribuição baseados nas condições abióticas encontradas por *Tubastraea tagusensis* em sua região nativa não predizem adequabilidade ambiental à espécie no Atlântico Sul. Isso pode ter acontecido por duas razões: (1) as variáveis ambientais utilizadas para a geração dos modelos não são aquelas suficientes ou relevantes à distribuição de *T. tagusensis*. Em outras palavras, a distribuição dessa espécie invasora é determinada por outras variáveis ambientais não abordadas pelo modelo; ou (2) a discrepância ambiental entre as duas regiões estudadas (Galápagos, no Oceano Pacífico e Brasil, no Atlântico Sul) impossibilitam a projeção de regiões adequadas à espécie no Atlântico por modelos alimentados com dados do Pacífico.

Para testar a primeira conjectura, é possível utilizar a congênere de *T. tagusensis*, *T. coccinea*, uma espécie cosmopolita oriunda de uma ampla região no Indo- Pacífico (Cairns 1994). Como visto no capítulo anterior, o modelo MI, isto é, alimentado apenas com dados da região nativa de *T. coccinea* foi bem sucedido ao predizer a área potencial de distribuição da espécie no Atlântico Sul. Além disso, esse modelo foi também capaz de prever com sucesso (AUC = 0.99) os pontos de ocorrência de *T. tagusensis* no Brasil, o que provavelmente reflete as similaridades de necessidades ambientais entre as duas espécies. Adicionalmente, o conjunto de variáveis utilizado para a geração de ambos os modelos é amplamente utilizado para esta finalidade em estudos de organismos marinhos (Tyberghein et al. 2011), o que sugere que seja improvável que essas variáveis não sejam aplicáveis no caso de *T. tagusensis*. Dessa forma, o mais provável é que a inadequação dos modelos ao demonstrar a distribuição potencial da endêmica do Pacífico *T. tagusensis* no Atlântico Sul se deve de fato às discrepâncias ambientais entre as duas regiões. Assim, levando- se em consideração as condições ambientais às quais está sujeita *T. tagusensis* em Galápagos, seria improvável a ocupação e estabelecimento deste organismo no Atlântico Sul.

Apesar das predições dos modelos, *T. tagusensis* ocupou e se estabeleceu como invasora na costa brasileira (Castro e Pires 2001; de Paula e Creed 2004). A espécie foi primeiramente observada na Baía da Ilha Grande no estado do Rio de

Janeiro (de Paula e Creed 2004; Mizrahi 2008), onde os esforços de monitoramento do Projeto Coral-Sol ([www.coral-sol.org.br](http://www.coral-sol.org.br)) demonstram que este invasor está de fato estabelecida. Posteriormente, registros de *T. tagusensis* foram reportados na região de Ilhabela, litoral norte de São Paulo (Mantelatto et al. 2011) e na Baía de Todos- os –Santos, norte do estado da Bahia (Menezes 2010). Esse contraste entre a predição do modelo de distribuição e as observações empíricas de ocorrência da espécie na região se deve à ampla tolerância ambiental de *T. tagusensis*. Aparentemente, diferenças nas condições abióticas não representam barreira para a ocupação de *T. tagusensis* em novos habitats. Essa alta tolerância é de fato um traço comum entre organismos invasores bem sucedidos (Miller et al. 2007; Küster et al. 2008).

É interessante notar que nas Galápagos, sua área nativa, a endêmica *T. tagusensis* é restrita a certas ilhas (Wells 1982), sendo característica de uma enseada na parte noroeste da Ilha Isabela que dá origem a seu nome, *Tagus Cove*. Ao menos teoricamente, a maioria das espécies com distribuições muito restritas possuem demandas ambientais muito específicas e esse é um pressuposto que é assumido quando são feitas projeções de extinções em cenários de mudanças climáticas (Thomas et al. 2004; Malcolm et al. 2006). No entanto, endemismo e distribuição restrita não estão necessariamente associados a requerimentos ambientais estritos e, como visto em *T. tagusensis*, espécies com distribuição restrita podem apresentar um potencial de nicho amplo (Schwartz et al. 2006; Williams et al. 2012). Dessa forma, *T. tagusensis* parece ser limitada não por condições ambientais específicas, mas por disponibilidade de espaço e/ou interações bióticas (como competição e predação).

A PCA mostrou clara dissimilaridade das condições abióticas (ou envelopes ambientais) nos pontos de ocorrência de *T. tagusensis* entre as áreas nativa (Galápagos) e invadida (Brasil). Como anteriormente citado, o sucesso no processo de invasão da espécie no Atlântico Sul se deve, portanto, à tolerância da mesma a variações ambientais. Entre estudos em diferentes *taxa* (Broennimann et al. 2007; Rödder e Lötters 2009; Medley 2010), essa separação entre ocorrências em áreas distintas é indicativo de espécies com ampla extensão de nicho. No presente trabalho, tal destacamento entre as regiões nativas e invadidas pela espécie é também a primeira evidência empírica de expansão de nicho de um organismo durante um processo recente de invasão biológica no mar; embora haja na literatura

indícios de mudanças de nicho ao longo do tempo geológico de espécies marinhas (Malizia e Stigall 2011).

A expansão de nicho observada é o reflexo da alteração no nicho realizado, ou seja, que se observa da espécie (Broennimann et al. 2007). Porém, tal mudança poderia ser resultado da alteração evolucionária do nicho fundamental do organismo, produzindo uma capacidade maior de expansão em seu estabelecimento e incrementando seu potencial competitivo (Blossey e Notzold 1995). Não obstante, a mudança também poderia ser de fato o resultado de alteração no nicho realizado de *T. tagusensis*. Isso ocorre com organismos de nicho fundamental amplo, o que é bastante coerente com a observação na PCA da ampla distribuição das ocorrências da congênera *T. coccinea*. Ao contrário de *T. tagusensis*, *T. coccinea* é uma espécie cosmopolita ocorrendo por uma vasta área no Pacífico (Figura 4) (Cairns 1994). Sua ampla ocorrência em sua área nativa e sua alta tolerância a diferentes condições ambientais permitiram ao coral *T. coccinea*, como visto no capítulo anterior, invadir com sucesso quase toda a costa do Atlântico tropical (Cairns 2000; Fenner 2001; Fenner 2004). Se *T. tagusensis* apresentar um nicho fundamental similar ao de *T. coccinea* (para uma revisão completa sobre manutenção de nicho entre espécies próximas veja Peterson et al. 1999 e Peterson 2011), a invasão bem sucedida de *T. tagusensis* poderia ser explicada pela expansão de seu nicho realizado. Essa hipótese se mostra mais plausível que uma alteração evolutiva benéfica em seu nicho fundamental rápida o suficiente para permitir a invasão (Peterson et al. 1999). Portanto, em suma, a manutenção do amplo nicho *fundamental* de *T. tagusensis*, compartilhado com seu congênera *T. coccinea* (Peterson et al. 1999), permitiu a expansão em seu nicho *realizado* e o sucesso da invasão do novo ambiente. Essa hipótese é bastante consistente com os dados mostrados na PCA, onde é mostrado que a expansão observada no envelope climático ocupado pela espécie de Galápagos está dentro da variação ambiental mais ampla abrangida por *T. coccinea*. Portanto, há a evidência de expansão do nicho realizado pela espécie *T. tagusensis*, mas há também evidência que tal expansão é explicável pelas características da espécie aparentada, *T. coccinea*.

No Pacífico, o gênero azooxantelado *Tubastraea* não é encontrado normalmente em áreas com alta densidade de corais potencialmente competidores (Woods 1983). Já no Brasil, com menos espécies de cnidários, *T. tagusensis* é dominante e supera competitivamente outras espécies coralíneas locais (Creed



2006). Além disso, somente um único organismo foi recentemente descrito como possível predador de *T. tagusensis* (Menezes 2010). Essa liberação de inimigos naturais (competidores e predadores naturais) (Crawley 1987; Keane e Crawley 2002) presentes na área nativa, mas ausentes nos novos habitats poderia também ser responsável pela expansão da ocupação ambiental de *T. tagusensis* observada no Atlântico. Na realidade, a conjunção desses fatores evolutivos e ecológicos supracitados poderia explicar a mudança de nicho observada para *T. tagusensis* durante o processo de invasão e o sucesso apresentado pela espécie nas novas áreas (Dietz e Edwards 2006; Van Kleunen 2010).

## 2.5 Conclusão

Este estudo mostrou que a utilização de envelopes ambientais e MDEs para a predição de invasões biológicas pode ser enganoso. Tal fato é agravado em situações em que apenas dados da região nativa da espécie em questão estão disponíveis e são usados sozinhos para a projeção de adequabilidade ambiental para as novas áreas de ocupação (Fitzpatrick et al. 2007; Broennimann e Guisan 2008; Jiménez-Valverde et al. 2011). Em estudos de processos de invasão, tais enganos podem levar a falhas em avaliações de riscos e em estratégias de conservação, monitoramento e manejo, acarretando em prejuízos ecológicos, econômicos e sociais (Loockwood et al. 2007). A mudança de nicho apresentada pela até então endêmica *T. tagusensis* também sugere cuidado na utilização de MDEs para avaliações de riscos de extinção de espécies em cenários de mudanças climáticas, onde falsas premissas em torno das tolerâncias das espécies podem levar a previsões errôneas e má interpretação de possíveis impactos (Rödger e Lötters 2009).

### 3 CONCLUSÕES FINAIS

#### Sobre a distribuição de *Tubastraea coccinea* e *T. tagusensis*

Como visto pelos resultados do Capítulo 1, a distribuição de *T. coccinea* pode ser modelada a partir das características ambientais do habitat. A distribuição dessa espécie está relacionada à disponibilidade de calcita na água bem como tende a ter uma relação negativa ao aumento da produtividade fitoplanctônica. Tais observações podem contribuir para o diagnóstico futuro de áreas prioritárias de monitoramento. Assim, a identificação das áreas mais adequadas ao estabelecimento desse organismo invasor pode ajudar a guiar ações de manejo e conservação das comunidades naturais marinhas do Brasil.

Outro ponto de destaque na distribuição de *T. coccinea* é sua alta tolerância aos diversos outros fatores ambientais utilizados para a geração do modelo, sugerida pela baixa resposta da presença do coral a tais variáveis. Além disso, os modelos mostraram uma grande área potencial de distribuição da espécie tanto no Brasil quanto na região do Caribe, muitas delas ainda não ocupadas pela espécie. Ambas as constatações reforçam o temor sobre o potencial invasivo desse escleractíneo. Além disso, também demonstram a importância de planos adequados para a erradicação da espécie em locais recém-ocupados ou, quando não for possível a total eliminação, o controle das populações invasoras. Nesse contexto, programas de controle como o desenvolvido pelo Projeto Coral- Sol se mostram fundamentais para a manutenção das comunidades nativas marinhas brasileiras.

Como a distribuição observada de *T. coccinea* para o Oceano Atlântico é compatível com a projeção feita pelo modelo alimentado com as características ambientais do Pacífico, diz-se que houve manutenção de nicho durante o processo de invasão (Medley 2010). A grande extensão espacial do coral *T. coccinea* em sua área nativa foi de fundamental importância para este sucesso de predição de sua potencial capacidade de ocupação no Atlântico. Dessa forma, a ampla distribuição da espécie em diferentes áreas do Pacífico, caracterizando uma distribuição com alta heterogeneidade espacial permitiu o modelo inferir com sucesso as regiões de invasão da espécie no Atlântico. De fato, a manutenção de nicho é apontada na

literatura como fator determinante no sucesso de invasão de organismos ao longo da história (Wiens e Graham 2005). Além disso, esta manutenção de nicho demonstrada em casos bem sucedidos de invasão (Stigall 2011) é comumente associada a espécies generalistas (como por exemplo, aquelas capazes de ocupar uma ampla gama de diferentes habitats em sua região nativa) como *T. coccinea* (Malizia e Stigall 2011).

Contudo, o sucesso da predição do modelo de *T. coccinea* contrasta com a incapacidade do mesmo em projetar a distribuição de *T. tagusensis* no Brasil a partir dos fatores ambientais aos quais a espécie está submetida em sua região nativa, as Galápagos. A explicação para o fracasso reside justamente na restrição do habitat nativo de *T. tagusensis* (em contraponto à alta heterogeneidade espacial em que *T. coccinea* é encontrada no Pacífico). De fato, da mesma forma que a manutenção de nicho tem sido observada em casos de espécies invasoras, há também casos onde ocorrem mudanças no nicho observável da espécie durante o processo de invasão (Medley 2010; Stigall 2012). Adicionalmente, alguns desses casos de mudança de nicho são observados justamente em espécies consideradas especialistas, por exemplo, com distribuições originalmente muito restritas como *T. tagusensis* (Dudei e Stigall 2010; Malizia e Stigall 2011). É também interessante notar que a mudança de nicho observada em *T. tagusensis* foi explicada pela alta heterogeneidade de sua congênera na PCA. Tal fato levanta a hipótese de que os nichos fundamentais das duas espécies são semelhantes, o que ajudaria a elucidar o debate atual na literatura sobre a capacidade de organismos intimamente aparentados serem capazes de apresentar nichos fundamentais similares ao longo do tempo geológico (Peterson 2011). Esta hipótese merece atenção futura para as duas espécies aqui apresentadas. A evidência para constatação de tal hipótese depende de dados moleculares capazes de apontar de fato similaridades funcionais e fisiológicas entre as duas espécies relevantes a questões de seu nicho.

## Sobre a aplicabilidade de MDEs

Finalmente, o sucesso de predição de MDEs parece depender não só da qualidade das variáveis utilizadas ou no zelo durante a coleta de registros de presença/ausência. É necessário também conhecer as características ecológicas da espécie, especialmente em sua área de origem. Como visto nos exemplos supracitados e nas aplicações de MDEs para as duas espécies do gênero *Tubastraea*, é comum a constatação de que tanto espécies generalistas (através de manutenção de seus amplos nichos) quanto especialistas (através de mudança de nicho) se mostram invasoras de sucesso. A capacidade dos MDEs em prever tais eventos, entretanto, é variável para cada caso. Basicamente, esse tipo de aplicação de MDEs parte sempre do pressuposto de manutenção de nicho da espécie ao longo do tempo e do espaço durante o processo de invasão. Contudo, a quebra desse pressuposto, como visto nos modelos para *T. tagusensis*, compromete a confiabilidade das predições de tais modelos. Dessa maneira, analisar os caracteres de cada espécie alvo e observar se o emprego de MDEs será de fato útil e viável se torna fundamental não só em estudos de espécies invasoras. A viabilidade do uso de MDEs também deve ser levada em conta em estudos de previsão de extinção de espécies sob cenários de mudanças climáticas. Este é outro emprego comum dado a MDEs e também não considera eventuais mudanças no nicho das espécies conforme ocorram mudanças climáticas no ambiente.

## REFERÊNCIAS

- Aguin-Pombo D, Mendonca A, Cunha A, Chakrabarti R. 2012. Biological Invasions and Global Trade In: Springer Netherlands. Natural Resources, Sustainability and Humanity. 83-99
- Anderson RP, Raza A. 2010. The effect of the extent of the study region on GIS models of species geographic distributions and estimates of niche evolution: preliminary tests with montane rodents (genus *Nephelomys*) in Venezuela. *Journal of Biogeography*. 37(7):1378-1393.
- Barbosa N, Wilson Fernandes G, Carneiro M, Júnior L. 2010. Distribution of non-native invasive species and soil properties in proximity to paved roads and unpaved roads in a quartzitic mountainous grassland of southeastern Brazil (rupestrian fields). *Biological Invasions*. 12(11):3745-3755.
- Barott KL, Rodriguez-Mueller B, Youle M, Marhaver KL, Vermeij MJA, Smith JE, Rohwer FL. 2011. Microbial to reef scale interactions between the reef-building coral *Montastraea annularis* and benthic algae. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 279(1733):1655-1664.
- Bax N, Williamson A, Aguero M, Gonzalez E, Geeves W. 2003. Marine invasive alien species: a threat to global biodiversity. *Marine Policy*. 27(4):313-323.
- Beaumont LJ, Hughes L, Poulsen M. 2005. Predicting species distributions: use of climatic parameters in BIOCLIM and its impact on predictions of species' current and future distributions. *Ecological Modelling*. 186(2):251-270.
- Berry PM, Dawson TP, Harrison PA, Pearson RG. 2002. Modelling potential impacts of climate change on the bioclimatic envelope of species in Britain and Ireland. *Global Ecology and Biogeography* 11, 453-462.
- Birkeland C. 1990. Caribbean and Pacific coastal marine systems : similarities and differences. *Nature et Ressources*. 26(2):3-13.
- Blossey B, Notzold R. 1995. Evolution of increased competitive ability in invasive nonindigenous plants: A Hypothesis. *Journal of Ecology*. 83(5):887-889.
- Broennimann O, Guisan A. 2008. Predicting current and future biological invasions: both native and invaded ranges matter. *Biology Letters*. 4(5):585-589.
- Broennimann O, Treier UA, Müller-Schärer H, Thuiller W, Peterson AT, Guisan A. 2007. Evidence of climatic niche shift during biological invasion. *Ecology Letters*. 10(8):701-709.
- Brown JS, Pavlovic NB. 1992. Evolution in heterogeneous environments effects of migration on habitat specialization. *Evolutionary Ecology*. 6:360–382.

Cairns SD. 1994. Scleractinia of the Temperate North Pacific. *Smithsonian Contributions to Zoology*, 557: i-150.

Cairns SD. 2000. A revision of the shallow-water Azooxanthellate *Scleractinia* of the western Atlantic. v. 75, p. 1-231.

Castro CB, Pires DO. 2001. Brazilian coral reefs: What we already know and what is still missing. *Bulletin of Marine Science*. 69(2):357-371.

Corsi F, Leewu J, Skidmore AK. 2000. Modelling species distribution with GIS. Research techniques In: animal ecology; controversies and consequences (ed. by L. Boitani and T.K. Fuller). Columbia Univ. Press, pp. 389-434.

Crawley, M.J. 1987. What makes a community invasible? In: Colonization, Succession and Stability (eds Gray, A.J., Crawley, M.J. & Edwards, P.J.). Blackwell Scientific Publications. Oxford, UK: 429–453.

Creed JC. 2006. Two invasive alien azooxanthellate corals, *Tubastraea coccinea* and *Tubastraea tagusensis*, dominate the native zooxanthellate *Mussismilia hispida* in Brazil. *Coral Reefs*. 25(3):350-350.

Coutinho P.N. 1992. Sedimentos carbonáticos da plataforma continental brasileira. Fortaleza. Univ. Fed. Ceará. *Revista de Geologia*. 6: 65-73.

Darwin C, Wallace AR. 1858. On the tendency of species to form varieties; and on the perpetuation of varieties and species by natural means of selection. *Journal of the Proceedings of the Linnean Society of London. Zoology*. 3:46-50.

de Candolle AI. 1855. *Géographie botanique raisonnée*. Masson, Paris.

de Paula AF. *Biologia reprodutiva, crescimento e competição dos corais invasores Tubastraea coccinea e Tubastraea tagusensis (Scleractinia: Dendrophylliidae) com espécies nativas*. 2007. 107 p. Tese (Doutorado em Ciências Biológicas - Zoologia) - Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2007.

de Paula AF, Creed JC. 2004. Two species of the coral *Tubastraea* (Cnidaria, *Scleractinia*) in Brazil: a case of accidental introduction. *Bulletin of Marine Science*. 74: 175–183.

Dietz H, Edwards PJ. 2006. Recognition that causal processes change during plant invasion helps explain conflicts in evidence. *Ecology*. 87(6):1359-1367.

Dudei NL, Stigall AL. 2010. Using ecological niche modeling to assess biogeographic and niche response of brachiopod species to the Richmondian Invasion (Late Ordovician) in the Cincinnati Arch. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 296(1-2):28-43.

Elith J, *et al.* 2006. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography*. 29(2):129-151.

Elith J, Phillips SJ, Hastie T, Dudík M, Chee YE, Yates CJ. 2011. A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Diversity and Distributions*. 17(1):43-57.

Elton C. 1927. *Animal Ecology*. Sedgwick and Jackson. London.

Fenner D. 2001. Biogeography of three Caribbean corals (*Scleractinia*) and the invasion of *Tubastraea coccinea* into the Gulf of Mexico. *Bulletin of Marine Science*. 69(3):1175-1189.

Fenner D, Banks K. 2004. Orange Cup Coral *Tubastraea coccinea* invades Florida and the Flower Garden Banks, Northwestern Gulf of Mexico. *Coral Reefs*. 23(4):505-507.

Fitzpatrick MC, Weltzin JF, Sanders NJ, Dunn RR. 2007. The biogeography of prediction error: why does the introduced range of the fire ant over-predict its native range? *Global Ecology and Biogeography*. 16(1):24-33.

Fielding AH, Bell JF. 1997. A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. *Environmental Conservation*. 24: 38–49.

González-Salazar C, Stephens CR, Marquet PA. 2013. Comparing the relative contributions of biotic and abiotic factors as mediators of species' distributions. *Ecological Modelling*. 248(0):57-70.

Grinnell J. 1917. The Niche-Relationships of the California Thrasher. *The Auk*. 34(4):427-433.

Guisan A, Thuiller W. 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecol Lett* 8: 993–1009.

Guisan A, Zimmermann NE. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling*. 135(2-3):147-186.

Hernandez PA, Graham CH, Master LL, Albert DL. 2006. The effect of sample size and species characteristics on performance of different species distribution modeling methods. *Ecography*. 29(5):773-785.

Holt RD, Gaines MS. 1992. Analysis of adaptation in heterogeneous landscapes implications for the evolution of fundamental niches. *Evolutionary Ecology*. 6: 433–447.

Hutchinson GE. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symp Quantitative Biol*. 22: 415–427.

Hutchinson GE. 1978. *An introduction to population ecology*. Yale University Press. New Haven: 260.

Intergovernmental Oceanographic Commission (IOC) of UNESCO. The Ocean Biogeographic Information System (OBIS). Disponível em: <<http://www.iobis.org>> Acesso pela última vez em 05/05/12.

Jiménez-Valverde A, Peterson A, Soberón J, Overton J, Aragón P, Lobo J. 2011. Use of niche models in invasive species risk assessments. *Biological Invasions*. 13(12):2785-2797.

Keane RM, Crawley MJ. 2002. Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends in Ecology & Evolution*. 17(4):164-170.

Kearney M, Phillips BL, Tracy CR, Christian KA, Betts G, Porter WP. 2008. Modelling species distributions without using species distributions: the cane toad in Australia under current and future climates. *Ecography*. 31(4):423-434.

Knowlton N. 2001. The future of coral reefs. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 98(10):5419-5425.

Küster EC, Kühn I, Bruelheide H, Klotz S. 2008. Trait interactions help explain plant invasion success in the German flora. *Journal of Ecology*. 96(5):860-868.

Lages B G, Fleury B G; Menegola C, Creed JC. 2011. Change in tropical rocky shore communities due to an alien coral invasion. *Marine Ecology Progress Series*. 438:85-96.

Leão ZMAN, Kikuchi RKP. 2005. A relic coral fauna threatened by global changes and human activities, Eastern Brazil. *Marine Pollution Bulletin*. 51(5-7):599-611.

Lockwood JL, Hoopes MF and Marchetti MP. 2007. *Invasion Ecology*. Blackwell Publishing Ltd. Oxford: 299.

Malcolm JR, Liu C, Neilson RP, Hansen L, Hannah LEE. 2006. Global Warming and Extinctions of Endemic Species from Biodiversity Hotspots. *Conservation Biology*. 20(2):538-548.

Malizia RW, Stigall AL. 2011. Niche stability in Late Ordovician articulated brachiopod species before, during, and after the Richmondian Invasion. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 311(3-4):154-170.

Mantellato MC, Creed JC, Mourão GG, Migotto AE, Lindner A. 2011. Range expansion of the invasive corals *Tubastraea coccinea* and *Tubastraea tagusensis* in the Southwest Atlantic. *Coral Reefs*. 30: 397.

Medley KA. 2010. Niche shifts during the global invasion of the Asian tiger mosquito, *Aedes albopictus* Skuse (Culicidae), revealed by reciprocal distribution models. *Global Ecology and Biogeography*. 19(1):122-133.

Menezes, N M. 2010. Porcellanidae associados ao coral bioinvasor *Tubastraea tagusensis* no Naufrágio Cavo Artemidi, Salvador, BA. VI Congresso Brasileiro sobre Crustáceos, Ilhéus, Bahia: 57.



- Miller AW, Ruiz GM, Minton MS, Ambrose RF. 2007. Differentiating successful and failed molluscan invaders in estuarine ecosystems. *Marine Ecology Progress Series*. 332:41-51.
- Mizrahi D. 2008. Influência da temperatura e luminosidade na distribuição da espécie invasora *Tubastraea coccinea* na região de ressurgência de Arraial do Cabo – RJ, Instituto de Biologia. Universidade Federal do Rio de Janeiro. Rio de Janeiro: 85.
- Moreira TS and Creed JC. No prelo. Invasive, non-indigenous corals in a tropical rocky shore environment: no evidence for generalist predation. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*.
- Nothdurft LD, Webb GE, Bostrom T, Rintoul L. 2007. Calcite-filled borings in the most recently deposited skeleton in live-collected *Porites* (*Scleractinia*): implications for trace element archives. *Geochimica et Cosmochimica Acta*. 71: 5423–5438.
- Oksanen J, Blanche FGt, Kindt R, Legendre P, Minchin PR, O'Hara RB, Simpson GL, Solymos P, Stevens MHH, Wagner H. 2013. vegan: Community Ecology Package. R package version 2.0-6. <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Ortega-Huerta MA, Peterson AT. 2008. Modeling ecological niches and predicting geographic distributions: A test of six presence-only methods. *Revista Mexicana de la Biodiversidad*. 79:205-216.
- Paz-García D, Reyes-Bonilla H, González-Peralta A, Sánchez-Alcántara I. 2007. Larval release from *Tubastraea coccinea*; in the Gulf of California, Mexico. *Coral Reefs*. 26(2):433-433.
- Pearman PB, Guisan A, Broennimann O, Randin CF. 2008. Niche dynamics in space and time. *Trends in Ecology & Evolution*. 23(3):149-158.
- Pearson RG. 2007. *Species' Distribution Modeling for Conservation Educators and Practitioners*. Synthesis. American Museum of Natural History. Disponível em <http://ncep.amnh.org>.
- Pearson RG, Raxworthy CJ, Nakamura M, Townsend Peterson A. 2007. Predicting species distributions from small numbers of occurrence records: a test case using cryptic geckos in Madagascar. *Journal of Biogeography*. 34(1):102-117.
- Peterson AT. 2011. Ecological niche conservatism: a time-structured review of evidence. *Journal of Biogeography*. 38(5):817-827.
- Peterson AT. 2003. Predicting the geography of species' invasions via Ecological Niche Modeling. *Quarterly Review of Biology*. 78:419-433.
- Peterson AT, Shaw J. 2003. *Lutzomyia* vectors for cutaneous leishmaniasis in Southern Brazil: ecological niche models, predicted geographic distributions, and climate change effects. *International Journal for Parasitology*. 33(9):919-931.

- Phillips SJ, Anderson RP, Schapire RE. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*. 190(3-4):231-259.
- Peterson AT, Soberón J, Sánchez-Cordero V. 1999. Conservatism of Ecological Niches in Evolutionary Time. *Science*. 285(5431):1265-1267.
- Phillips SJ, Anderson RP, Schapire RE. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*. 190(3-4):231-259.
- Phillips SJ, Dudík M. 2008. Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography*. 31(2):161-175.
- Pimentel D, *et al.* 2001. Economic and environmental threats of alien plant, animal, and microbe invasions. *Agriculture, Ecosystems & Environment*. 84(1):1-20.
- Pulliam HR. 2000. On the relationship between niche and distribution. *Ecology Letters*. 3(4):349-361.
- R Development Core Team. 2007. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. Disponível em: <<http://www.R-project.org>>.
- Randin CF, Dirnböck T, Dullinger S, Zimmermann NE, Zappa M, Guisan A. 2006. Are niche-based species distribution models transferable in space? *Journal of Biogeography*. 33(10):1689-1703.
- Raxworthy CJ, Martinez-Meyer E, Horning N, Nussbaum RA, Schneider GE, Ortega-Huerta MA, Peterson AT. 2003. Predicting distributions of known and unknown reptile species in Madagascar. *Nature*. 426: 837-841.
- Robertson R. 1970. Review of the predators and parasites of stony corals, with special reference to symbiotic Prosobranch gastropods. *Pacific Scientific*. 24: 43-54.
- Rodda GH, Jarnevich CS, Reed RN. 2011. Challenges in Identifying Sites Climatically Matched to the Native Ranges of Animal Invaders. *PLoS ONE*. 6:6-18.
- Rödger D, Lötters S. 2009. Niche shift versus niche conservatism? Climatic characteristics of the native and invasive ranges of the Mediterranean house gecko (*Hemidactylus turcicus*). *Global Ecology and Biogeography*. 18(6):674-687.
- Sammarco PW, Atchison AD, Boland GS. 2004. Expansion of coral communities within the Northern Gulf of Mexico via offshore oil and gas platforms. *Marine ecology. Progress series*. 280:129-143.
- Schwartz MW, Iverson LR, Prasad AM, Matthews SN, O'Connor RJ. 2006. Predicting extinctions as a result of climate change. *Ecology*. 87(7):1611-1615.
- Soberón J. 2007. Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecology Letters*. 10(12):1115-1123.

- Sorte CJB, Williams SL, Carlton JT. 2010. Marine range shifts and species introductions: comparative spread rates and community impacts. *Global Ecology and Biogeography*. 19(3):303-316.
- Stearn WT. 1960. Humbolt's essai sur la géographie des plantes. *Journal of the Society for the Bibliography of Natural History*. 3(7):351-357.
- Stigall AL. 2011. Application of niche modelling to analyse biogeographic patterns in Palaeozoic brachiopods: Evaluating niche stability in deep time. *Memoirs of the Association of Australasian Palaeontologists*. (41):229-255.
- Stigall AL. 2012. Using ecological niche modelling to evaluate niche stability in deep time. *Journal of Biogeography*. 39(4):772-781.
- Thomas CD, Cameron A, Green RE, Bakkenes M, Beaumont LJ, Collingham YC, Erasmus BFN, Siqueira MF, Grainger A, Hannah L, Hughes L, Huntley B, van Jaarsveld AS, Midgley GF, Miles L, Ortega-Huerta MA, Peterson AT, Phillips OL, Williams SE. 2004. Extinction risk from climate change. *Nature*. 427: 145-148.
- Thuiller W, Richardson DM, Pyšek P, Midgley GF, Hughes GO, Rouget M. 2005. Niche-based modelling as a tool for predicting the risk of alien plant invasions at a global scale. *Global Change Biology*. 11(12):2234-2250.
- Tittensor DP, Baco AR, Brewin PE, Clark MR, Consalvey M, Hall-Spencer J, Rowden AA, Schlacher T, Stocks KI, Rogers AD. 2009. Predicting global habitat suitability for stony corals on seamounts. *Journal of Biogeography*. 36(6):1111-1128.
- Tyberghein L, Verbruggen H, Pauly K, Troupin C, Mineur F, De Clerck O. 2011. Bio-ORACLE: a global environmental dataset for marine species distribution modelling. *Global Ecology and Biogeography*. 21(2):272-281.
- Van Kleunen M, Dawson W, Schlaepfer D, Jeschke JM, Fischer M. 2010. Are invaders different? A conceptual framework of comparative approaches for assessing determinants of invasiveness. *Ecology Letters*. 13(8):947-958.
- Vanden Berghe E. 2007. The Ocean Biogeographic Information System: web pages. Disponível em <<http://www.iobis.org>>. Acesso pela última vez em 03/05/2012.
- Vandermeulen JH, Watabe N. 1973. Studies on reef corals. I. Skeleton formation by newly settled planula larva of *Pocillopora damicornis*. *Marine Biology*. 23(1):47-57.
- Vaughan TW, Wells JW. 1943. Revision of the suborders, families, and genera of the *Scleractinia*. *Geological Society of America Special Paper*. 44: 1-363.
- Veloz SD. 2009. Spatially autocorrelated sampling falsely inflates measures of accuracy for presence-only niche models. *Journal of Biogeography*. 36(12):2290-2299.
- von Humboldt A, Bonpland A. 1807. *Essai sur la géographie des plantes*. Paris.

Wells JW.1982. Notes on Indo-Pacific scleractinian corals. Part 9. New corals from the Galápagos Islands. *Pacific Science*. 36: 211–219.

Westphal M, Browne M, MacKinnon K, Noble I. 2008. The link between international trade and the global distribution of invasive alien species. *Biological Invasions*. 10(4):391-398.

Wiens JJ, Graham CH. 2005. Niche Conservatism: Integrating Evolution, Ecology, and Conservation Biology. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 36(1):519-539.

Williams YM, Williams SE, Alford RA, Waycott M, Johnson CN. 2006. Niche breadth and geographical range: ecological compensation for geographical rarity in rainforest frogs. *Biology Letters*. 2(4):532-535.

Williamson MH. 1996. *Biological invasions*. 1st. London ; New York: 244.

Wisz MS, Hijmans RJ, Li J, Peterson AT, Graham CH, Guisan A, Group NPSDW. 2008. Effects of sample size on the performance of species distribution models. *Diversity and Distributions*. 14(5):763-773.

Woods EM.1983. *Corals of the world*. T.F.H. Publications Inc. New Jersey: 256.