

IMPACTO ECOLÓGICO, COMPORTAMENTAL E FISIOLÓGICO
DA BIOINVASÃO SOBRE POPULAÇÕES NATIVAS: O CASO DO
SIRI INVASOR *Charybdis hellerii*



DIOGO NUNES DE OLIVEIRA

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Geral e Aplicada, Área de concentração Biologia Celular Estrutural e Funcional do Instituto de Biociências de Botucatu, UNESP, como pré-requisito para obtenção do título de Doutor.

Orientador: *Prof. Dr. Rodrigo Egidio Barreto*
Co-orientador: *Prof. Dr. Ronaldo Adriano Christofolletti*



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
"JÚLIO DE MESQUITA FILHO"
Campus de Botucatu



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA

"Julio de Mesquita Filho"

INSTITUTO DE BIOCIÊNCIAS DE BOTUCATU

IMPACTO ECOLÓGICO, COMPORTAMENTAL E FISIOLÓGICO
DA BIOINVASÃO SOBRE POPULAÇÕES NATIVAS: O CASO DO

SIRI INVASOR *Charybdis hellerii*

DIOGO NUNES DE OLIVEIRA

ORIENTADOR

PROF. DR. RODRIGO EGYDIO BARRETO

CO-ORIENTADOR

PROF. DR. RONALDO ADRIANO CHRISTOFOLETTI

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Geral e Aplicada, Área de concentração Biologia Celular Estrutural e Funcional do Instituto de Biociências de Botucatu, UNESP, como pré-requisito para obtenção do título de Doutor.

BOTUCATU – SP
2016



unesp

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
"JÚLIO DE MESQUITA FILHO"
Campus de Botucatu



FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA SEÇÃO TÉCNICA DE AQUISIÇÃO E TRATAMENTO DA INFORMAÇÃO
DIVISÃO TÉCNICA DE BIBLIOTECA E DOCUMENTAÇÃO - CÂMPUS DE BOTUCATU - UNESP
BIBLIOTECÁRIA RESPONSÁVEL: SELMA MARIA DE JESUS

Oliveira, Diogo Nunes.

Impacto ecológico, comportamental e fisiológico da bioinvasão sobre populações nativas: o caso do siri invasor *Charybdis hellerii*. / Diogo Nunes de Oliveira. – 2016.

Tese (Doutorado) – Universidade Estadual Paulista, Instituto de Biociências de Botucatu, 2016.

Orientador: Rodrigo Egydio Barreto

Co-orientador: Ronaldo Adriano Christofolletti

Assunto FAPESP: 2011/12824-2

1. Ecologia Marinha

CDD

Palavras-chave: Ecologia Trófica, mesocosmo, competição, predação, adição de espécie, substituição de espécie



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
"JÚLIO DE MESQUITA FILHO"
Campus de Botucatu



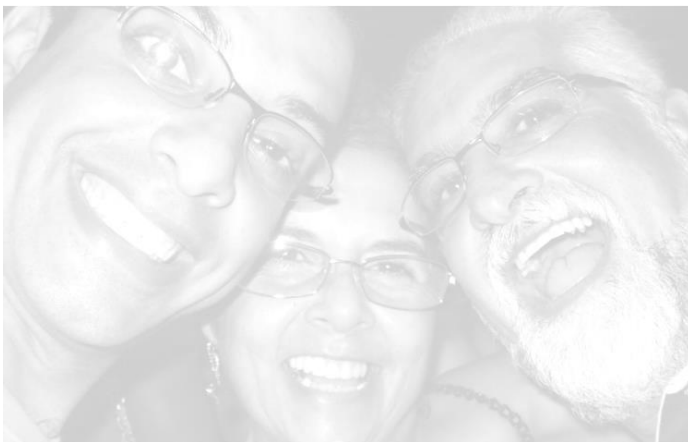
A minha família querida e aos meus amigos, que juntos construíram uma base sólida onde me fortaleci em todos os momentos, encontrando minha paz de espírito e serenidade mental.

*"Mama told me when I was young
Come sit beside me, my only son
And listen closely to what I say
And if you do this it will help you some sunny day*

*Take your time, don't live too fast
Troubles will come and they will pass
Go find a woman and you'll find love
And don't forget, son there is someone up above*

*And be a simple kind of man
Be something you love and understand
Baby, be a simple kind of man
Won't you do this for me, son?
If you can?"*

*Gary Rossington e Ronnie Van Zant
(Lynyrd Skynyrd)*





UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
"JÚLIO DE MESQUITA FILHO"
Campus de Botucatu



AGRADECIMENTOS

A Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) pelo apoio financeiro ao bolsista, por meio do Processo nº. 2011/12824-2, possibilitando a realização das coletas em campo, participação em congressos, compra de reagentes e materiais de uso em campo e laboratório e realização do experimento.

A Fundação Grupo Boticário de Proteção à Natureza, pelo apoio financeiro ao projeto, por meio do Processo nº. 0913_20112, possibilitando a compra de equipamentos e materiais utilizados para a realização das coletas, conservação do material biológico e análise em laboratório, além do fornecimento de uma Bolsa de Iniciação Científica ao aluno Fabrini Copetti Temístocles Menezes.

Ao Instituto Costa Brasilis – Desenvolvimento Sócio-Ambiental e Biologia Marinha e a Márcia Regina Denadai pela parceria, cooperação e apoio administrativo durante o desenvolvimento do projeto.

Aos professores Rodrigo Egydio Barreto e Ronaldo Adriano Christofolletti pelo apoio científico e orientações durante o desenvolvimento do projeto em todas suas etapas, dos artigos científicos e no desenvolvimento dessa tese.

Aos professores Stuart Jenkins (School of Ocean Sciences - Bangor University/UK) e Gray Williams (School of Biological Sciences - University of Hong Kong) pelo apoio científico e contribuições durante o desenvolvimento do projeto e finalização dos artigos científicos.

Ao Centro de Biologia Marinha da Universidade de São Paulo (Cebimar - USP) e todos seus funcionários, em especial aos técnicos de campo e laboratório Elso da Silva, Joseilto de Oliveira, Joseph Sebrock e Eduardo Honuma, por todo o apoio logístico durante os períodos de coleta em campo.

A Base do Instituto Oceanográfico da Universidade de São Paulo (IO – USP) em Ubatuba/SP, e todos os seus funcionários, em especial ao Manoel Santos, Ricardo Otta e Ayrton Pasquini por todo o apoio logístico durante a realização das coletas e do experimento.

Aos professores e funcionários do Instituto do Mar (IMar - UNIFESP), em especial aos professores Igor Medeiros, Rodrigo Schweitzer, Gustavo Fonseca, Fabiane Gallucci e Marcelo Kitahara pelo apoio durante a realização dos experimentos e análise em laboratório do material biológico.

Aos amigos André Pardal, Fabrini Copetti, João Almeida e Guilherme Mian por todo o auxílio durante as coletas em campo e análise do material em laboratório.

RESUMO

Processos ecológicos como competição e predação tem o potencial de regular populações, influenciando no funcionamento do ecossistema por intermédio da partição de recursos e perda de espécies. A adição de espécies exóticas em teias tróficas podem alterar esses processos ecológicos e provocar efeitos em cascata. Em um estudo pioneiro, avaliamos por uma perspectiva multidisciplinar, os impactos da introdução de uma espécie de siri asiática na costa oeste do Atlântico. Para isso, aspectos populacionais, ecológicos, fisiológicos e comportamentais foram avaliados em ambiente natural e através de experimentação em laboratório. Nossos resultados revelaram que a espécie de siri invasora *Charybdis hellerii* está estabelecida na litoral do estado de São Paulo, é um competidor vigoroso, disputando recursos com seis espécies de decápodes nativos, e um predador eficiente, de hábito onívoro, que pode elevar a pressão predatória sobre quatro grupos de presas, três consideradas 'engenheiros do ecossistema'. As análises comportamental e fisiológica revelaram ainda que a espécie invasora e a nativa *Cronius ruber* são mais ativas, realizam mais interações comportamentais intra e interespecífica, tendem a dominar a região do entremarés inferior em costões rochosos e que ambas disputam diretamente as mesmas tocas e os mesmos alimentos quando estão no mesmo ambiente. Dessa forma, o aumento populacional da espécie invasora pode elevar a pressão competitiva sobre *C. ruber*, aumentando também a chance de exclusão competitiva. Se essa exclusão ocorrer e a pressão seletiva do ambiente for elevada, pode não haver tempo hábil suficiente para que mecanismos comportamentais e fisiológicos se desenvolvam permitindo a adaptação da espécie nativa à um novo habitat. Ocorrendo isso, essa espécie poderá entrar em processo de extinção local. Nossos dados suportam a hipótese de que a introdução de *C. hellerii* no litoral paulista e sua adição nas teias tróficas locais pode elevar a pressão predatória e competitiva, modificando as interações tróficas, a estrutura das comunidades e sendo potencialmente danosa ao equilíbrio do ecossistema.

Palavras-chave: Ecologia Trófica, mesocosmo, competição, predação, adição de espécie, substituição de espécie.

ABSTRACT

Ecological processes, such as predation and competition, have the potential to regulate populations, influencing the functioning of the ecosystem through resources partition and loss of species. The addition of alien species into food webs may change these ecological processes and cause cascading effects. In a pioneering study, the impact of the introduction of a species of Asian crab on the Atlantic west coast was evaluated by a multidisciplinary perspective. For this, population, ecological, physiological, and behavioral aspects were evaluated in natural environment and in laboratory experimentation. The results revealed that the species of invasive crab *Charybdis hellerii* is established on the coast of São Paulo State. This species is a vigorous competitor, competing for resources with six decapod native species, and an efficient predator with omnivorous habit, which can raise the predatory pressure on four prey groups, three of them considered 'ecosystem engineers'. Behavioral and physiological analysis also showed that invasive species and native *Cronius ruber* are more active, performing more intra and interspecific behavioral interactions. These species tend to dominate the region of the lower intertidal on rocky shores and both compete directly for the same burrow and food when they are in the same environment. Thus, the population growth of invasive species may increase the competitive pressure on *C. ruber*, also increasing the risk of competitive exclusion. If this exclusion occurs and environmental selective pressure is high, it may not have enough time for developing behavioral and physiological mechanisms that allow the adaptation of native species to a new habitat. This occurring, this species can get into a local extinction process. Our data support the hypothesis that the introduction of *C. hellerii* on the São Paulo State coast and the addition in local food webs may raise the predatory and competitive pressure by modifying trophic interactions, community structure and are also potentially harmful to the balance of the ecosystem.

Keywords: Trophic Ecology, mesocosms, competition, predation, addition of species, species substitution.



SUMÁRIO

INTRODUÇÃO.....	10
1 - Bioinvasão e processos ecológicos.....	10
2 - Modelo de estudo.....	14
3 - Objetivos específicos.....	16
MATERIAIS E MÉTODOS.....	17
1 - Ocorrência, abundância e monitoramento das espécies.....	17
2 - Sobreposição de nicho alimentar.....	19
3 - Competição intra e interespecífica.....	20
4 - Análise Estatística.....	26
RESULTADOS.....	29
1 - Ocorrência dos decápodes no litoral paulista.....	29
2 - Disponibilidade das presas em ambiente natural.....	30
3 - Sobreposição de nicho alimentar.....	31
4 - Competição intra e interespecífica.....	34
5 - Delineamento Substitutivo.....	39
6 - Delineamento Aditivo.....	41
DISCUSSÃO.....	43
Implicações para manutenção do monitoramento e dos estudos ecológicos.....	47
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	49

INTRODUÇÃO

1 - *Bioinvasão e processos ecológicos*

Nicho ecológico é definido pelos limites onde determinada espécie ou grupo específico pode viver, crescer e se reproduzir (Begon *et al.*, 2006). Quando há sobreposição de nicho ecológico, as populações apresentam comportamentos ou hábitos semelhantes e partilham um mesmo recurso, seja ele habitat ou alimento (Taniguchi & Nakano, 2000; Marchetti & Moyle, 2001; Simon & Townsend, 2003). A ocorrência de sobreposição de nicho eleva as interações comportamentais entre organismos, aumentando a competição e predação.

A competição, principalmente a interespecífica, tem grande potencial de reduzir a fecundidade, o crescimento e a sobrevivência das espécies envolvidas (Begon *et al.*, 2006), provocando a potencial exclusão de uma das espécies competidoras de seu nicho, de modo que essas não coexistam mais (Connell, 1961; Tilman *et al.*, 1981). Essas exclusões podem levar a substituição de espécies que, em longo prazo, reduzirá a biodiversidade mediada pelo desequilíbrio das populações ligadas troficamente à espécie substituída. Se essa espécie substituída conseguir desenvolver mecanismos, que lhe permitam ocupar novos nichos e habitats, essa provavelmente continuará existindo. Entretanto, se a pressão seletiva for elevada e não houver tempo hábil suficiente para que esses mecanismos se desenvolvam, essa espécie poderá ser extinta, mesmo que localmente.

A predação influencia populações de presas, em muitos casos controlando-as diretamente através da pressão predatória (Underwood, 1980; Menge *et al.*, 1986; Paine, 2002; Halpern *et al.*, 2006). Essa pressão predatória pode limitar o aumento populacional de presas, sendo benéfica em casos onde a presa controlada for extremamente competitiva (Slobodkin, 1964, Lubchenco, 1978; Huston, 1979; Proulx & Mazumder, 1998). O aumento constante de populações de presas com alto poder competitivo, pode gerar redução na riqueza e diversidade de espécies via competição. Por outro lado, uma elevada pressão predatória pode levar a um quadro de redução da população de presas, prejudicando a manutenção da biodiversidade local (Paine, 1966; Micheli *et al.*, 2002).

Dessa forma, a competição e a predação irão exercer influência direta na biodiversidade e no funcionamento do ecossistema, por meio de partilha de recursos e perda de espécies (Dunne *et al.*, 2002; Petchey *et al.*, 2004; Griffin *et al.*, 2008). Esses processos estão diretamente relacionados às interações indiretas denso-dependentes (DMII) ou comportamentais (TMII), resultando em efeitos em cascata trófica (Trussel *et al.*, 2002; Siddon & Witman, 2004). Em teias tróficas simples, a pressão predatória influencia a produtividade primária por meio do controle 'top-down', por exemplo, predadores controlam populações de herbívoros e minimizam a pressão predatória desses sobre os vegetais, mantendo ou elevando a produtividade primária (Byrnes *et al.*, 2006; Snyder *et al.*, 2006). Já em teias tróficas mais

complexas, os efeitos dos consumidores são ainda difíceis de serem estabelecidos (Polis & Strong, 1996; Finke & Denno, 2004), devido à presença de consumidores onívoros, que dificultam a predição das consequências de alterações na teia trófica, em virtude das largas interações que esses organismos apresentam com os demais níveis tróficos (Bruno & O'connor, 2005).

Nos casos onde competidores, predadores e presas mantêm coexistência longínqua, surgem mecanismos que equilibram as forças de predação e 'anti-predação', minimizando os riscos de extinção dessas espécies (Elliott & Mariscal, 2001; Kronfeld-Schor & Dayan, 2003; Edgell & Rochette, 2009). No entanto, a adição de espécies em teias tróficas, principalmente espécies exóticas, provoca o desequilíbrio na relação entre espécies. Isso ocorre devido à ausência de uma coexistência anterior, que conseqüentemente impossibilita a formação de adaptações necessárias para equilibrar as forças de predação e 'anti-predação'. Esse desequilíbrio leva ao aumento de processos ecológicos como a competição e predação, que por sua vez provocarão efeitos em cascata, reduzindo populações de espécies controladoras e permitindo o aumento populacional de espécies que deixaram de ser controladas (Byrnes *et al.*, 2006).

A variação da abundância e da diversidade de organismos na cadeia alimentar pode ocasionar impactos no funcionamento dos ecossistemas (Jamieson *et al.*, 1998; Hillebrand & Cardinale, 2004; Hooper *et al.*, 2005; Griffin *et al.*, 2008; Worsfold *et al.*, 2009; Wong *et al.*, 2010). Quando a adição ocorre em níveis tróficos superiores, há o aumento da pressão predatória sobre os níveis basais, podendo levar à perda de espécies (Lamb *et al.*, 2009). A dimensão dos danos que essa perda de espécie causará à teia trófica estará diretamente relacionada à complexidade do ecossistema, da teia trófica e do número e função das espécies perdidas (Begon *et al.*, 2006). Além do impacto provocado pelo aumento da pressão predatória, a adição em níveis tróficos superiores, também pode elevar a competição entre espécies, provocando alteração na estrutura da comunidade por meio da competição por recursos (Lamb *et al.*, 2009). Quando a adição ocorre em níveis tróficos basais, a competição entre presas também pode levar a um quadro de redução na população de presas, que conseqüentemente gerará impactos aos níveis tróficos superiores, por intermédio do controle "bottom-up" (Power, 1992; Menge, 2000).

Devido a esses motivos, a adição de espécies, comum em eventos de bioinvasão, é um fenômeno bastante preocupante atualmente, constituindo uma das maiores ameaças à biodiversidade no mundo (Moller, 1996; Bax *et al.*, 2003; Geiger *et al.*, 2005, Luque *et al.*, 2014). Apesar de seus danos ao meio ambiente e às atividades econômicas ao redor do mundo terem chamado a atenção de diversos grupos de pesquisa, da opinião pública e de governos nos últimos anos (Pimentel *et al.*, 2000; Gollasch & Nehring, 2006; Kerckhof *et al.*,

2007; Minchin *et al.*, 2013; Katsanevakis *et al.*, 2014; Luque *et al.*, 2014; Soubeyran *et al.*, 2015), ainda é difícil estimar com exatidão os impactos futuros de um evento de bioinvasão. Isso ocorre devido a alguns fatores. Primeiro, a existência de uma defasagem de tempo entre a introdução da espécie e a percepção do seu impacto (Essl *et al.*, 2011). Ainda é difícil identificar de forma simultânea e imediata um evento de introdução e combatê-lo no exato momento em que ocorre. Segundo, cada espécie e população nativa respondem de forma diferente a um evento de bioinvasão, mesmo sendo espécies congêneres (Bovy *et al.*, 2015; Townsend *et al.*, 2015). Por fim, em sua grande maioria, as espécies invasoras são 'R' estrategistas e acabam se alastrando por grandes áreas em um curto período de tempo, o que dificulta seu controle e remoção (Alpert *et al.*, 2000; Perkins & Hatfield, 2014). Normalmente só é possível o controle e remoção de uma espécie exótica se ela permanecer confinada e restrita a apenas uma área, o que normalmente não ocorre (Zaiko *et al.*, 2014).

A compreensão dos mecanismos e da magnitude dos impactos causados pelas espécies invasoras na biodiversidade local e nos ecossistemas são pré-requisitos para a elaboração de ações preventivas e de mitigação. Atualmente os desafios e a urgência de se compreender melhor os processos de bioinvasão são ainda maiores devido a diversos fatores antrópicos. O aumento do tráfego marítimo, com uso de navios cada vez maiores, aumenta o potencial de transporte de organismos via água de lastro (Holland, 2000; Clarke *et al.*, 2004; Minchin & Gollasch, 2003; Hulme, 2009). As crescentes atividades antrópicas de risco, como o cultivo e criação de espécies exóticas, também potencializam a bioinvasão (Drake *et al.*, 2015). A degradação e alteração antrópica do meio ambiente abrem novos nichos, possibilitando e facilitando a migração e o estabelecimento de espécies invasoras (Rodríguez & Suárez, 2001; Holle, 2013; Landschoff *et al.*, 2013). Além disso, o cenário de mudanças climáticas pode proporcionar, por exemplo, que espécies antes limitadas por fatores abióticos como a temperatura da água, possam se expandir para outras regiões (Svensson *et al.*, 2006; Kelley *et al.*, 2013). Por fim, existe o risco do "feedback positivo", onde uma espécie invasora pode facilitar o estabelecimento de outra, caso essas já tenham ligações dentro de uma teia trófica anteriormente ao evento de bioinvasão (Ricciardi, 2001; Bovy *et al.*, 2015).

Considerando esses fatores, os ecossistemas aquáticos estão entre os mais ameaçados pela bioinvasão (Alpert *et al.*, 2000; Simberloff, 2013). Dentre os ecossistemas aquáticos, os costões rochosos merecem destaque por serem constituídos de diversos nichos ecológicos, que são ocupados por muitas espécies ao longo de seu ciclo de vida (Menge *et al.*, 1985; Thompson *et al.*, 1996). Além disso, por se tratar de um ambiente costeiro de transição entre ambientes terrestre, dulcícola e marinho, integrando variáveis biológicas (competição, predação, herbivoria, taxas de assentamento e colonização) e abióticas (exposição a ondas,

temperatura, salinidade, amplitude de maré) desses ambientes, os costões tornam-se importantes modelos de estudo de processos ecológicos (Menge, 2000; Jenkins *et al.*, 2008).

Dentre os grupos de organismos presentes nos ecossistemas aquáticos, os Decapoda, em especial os Portunidae (siris), tem sido particularmente bem sucedidos nos processos de invasão ocorridos em todo mundo (Kathirvel & Gopalakrishnan, 1974; Wee & Ng, 1995; Cohen *et al.*, 1995; Galil, 2000; Mantelatto & Garcia, 2001; Miron *et al.*, 2005; Gust & Inglis, 2006; Özcan *et al.*, 2010; Froggia, 2012; Sant'Anna *et al.*, 2012a; b). Isso se deve às suas características biológicas como capacidade de natação, tamanho elevado e forte quelípodos, que os tornam predadores bastante eficientes (Choy, 1986; Townsend, *et al.*, 2015). Além disso, a presença de uma dieta generalista (Elner, 1981; Wear & Haddon, 1987; Edgar, 1990; Branco & Verani, 1997), a tolerância a ambientes com diferentes condições abióticas como temperatura, salinidade, pressão (Mantelatto & Dias, 1999; Kelley *et al.*, 2013) e os ciclos larvais, em diversos casos longos e com vários estágios, permitem facilmente sua dispersão via água de lastro (Greenwood & Fielder, 1980; Dineen *et al.*, 2001). Devido ao seu alto potencial invasivo e por estarem presentes em ambientes marinhos costeiros, os decápodes são bons modelos de estudo sobre processos relacionados à bioinvasão.

Em decápodes, o aumento da competição, das interações agressivas e dos danos não letais, tem o potencial de gerar estresse nos indivíduos (Huntingford *et al.*, 1995; Matsumasa & Murai, 2005). De forma análoga aos vertebrados (Barreto & Volpato, 2006; Barreto *et al.*, 2009), diante de um estímulo estressor, crustáceos liberam o hormônio hiperglicêmico chamado 'CHH' (Crustacean Hyperglycemic Hormone) (Webster, 1996; Toullec *et al.*, 2002). Esse hormônio é produzido no órgão denominado 'X', localizado no pedúnculo ocular, transportado via axônio até a glândula do seio, onde fica armazenado temporariamente até que ocorra algum estímulo ambiental externo que provoque a sua liberação. Havendo um estímulo ambiental o CHH é liberado, provocando a liberação de glicose armazenada na forma de glicogênio em músculos, brânquias, hepatopâncreas, coração e hemócitos (Fingerman & Nagabhushan, 1992; Fingerman, 1997). O lactato, por sua vez, é produzido a partir da fermentação do glicogênio em situações de elevada demanda de energia, se acumulando na hemolinfa após situações de estresse, anoxia e hipóxia (Bridges & Brand, 1980; Van Aardt, 1988). Dessa forma, os níveis de glicose e lactato na hemolinfa de crustáceos são importantes indicadores de estresse, permitindo avaliar se a presença de uma espécie invasora provoca estresse nas espécies nativas.

A bioinvasão ocorre em etapas, as quais apresentam impactos em diferentes níveis biológicos e em diferentes escalas de espaço e tempo. A primeira etapa é a introdução da espécie no ambiente. Esse primeiro contato da espécie invasora com as nativas gera um impacto inicial, provocado pela adição de espécie no ecossistema e teia trófica (Wong *et al.*,

2010). Após a introdução, havendo o estabelecimento da espécie invasora no ambiente, essa passa a gerar a ameaça de exclusão competitiva, podendo substituir uma espécie nativa na teia trófica (Connell, 1961; Tilman *et al.*, 1981). Ambos os impactos tem o potencial de desequilibrar a teia trófica local, a estrutura das comunidades e o ecossistema, por intermédio do aumento ou diminuição das populações nativas (Hillebrand & Cardinale, 2004; Hooper *et al.*, 2005; Worsfold *et al.*, 2009). Esses dois processos, de adição e substituição de espécies, são duas importantes vias de impacto da bioinvasão às comunidades nativas, entretanto são difíceis de serem estudados em ambiente natural, devido aos inúmeros fatores bióticos e abióticos que precisariam ser controlados.

Nos estudos sobre impactos da bioinvasão e sua influência sobre os processos e níveis de organização, as pesquisas experimentais apresentam o desafio da manipulação nos ambientes naturais. Por outro lado, por permitir o controle de variáveis, precisão e replicação, ao longo das últimas décadas a experimentação em laboratório passou a ter um importante papel em estudos ecológicos (Hairston, 1989; Paine, 1994; Werner, 1998). Uma das técnicas mais utilizadas atualmente é a experimentação em mesocosmo, que consiste em reproduzir um ambiente natural em menor escala (Bokn *et al.*, 2003; Griffin *et al.*, 2008; Bartolini *et al.*, 2009; Stewart *et al.*, 2013).

Essa técnica, aliada aos delineamentos experimentais "Aditivo e Substitutivo", usados em estudos sobre diversidade de predadores e competição, permitem testar em laboratório processos ecológicos que anteriormente só poderiam ser testados em campo (Benedetti-Cecchi, 2004; Siddon & Witman, 2004; Byrnes *et al.*, 2006; Snyder *et al.*, 2006; Griffin *et al.*, 2008). No delineamento Aditivo, animais da mesma ou de outra espécie são adicionados ao grupo pré-existente de espécies, elevando a densidade de animais. Esse delineamento possibilita o estudo do impacto da adição de espécies a teias tróficas, elucidando a etapa de introdução da espécie exótica. Já o delineamento Substitutivo consiste na substituição de alguma espécie por outras em algum grupo pré-existente de espécies, mantendo-se a mesma densidade de animais. Esse delineamento possibilita a avaliação do impacto gerado pela substituição de espécies, elucidando a exclusão competitiva e posterior substituição de uma espécie nativa por uma invasora. O entendimento desses dois processos é fundamental para a compreensão de como a espécie invasora interage com as nativas e quais são os reais e potenciais impactos dessas interações.

2 - Modelo de estudo

Na costa brasileira, o zoobentos corresponde a maior parte das espécies marinhas invasoras, sendo que os crustáceos decápodes se destacam com o maior número de espécies introduzidas (Junqueira *et al.*, 2010). A espécie de crustáceo decápode *Charybdis hellerii*

(Milne-Edwards, 1867) merece destaque pela forma como se alastrou rapidamente, ao longo das últimas duas décadas, em diversos países banhados pelo Oceano Atlântico (Campos & Türkay, 1989; Gómez & Martínez-Iglesias, 1990; Hernández & Bolaños, 1995; Lemaitre, 1995). Essa espécie de siri é originária do Indo-Pacífico Oeste (Lemaitre, 1995; Ferreira *et al.*, 2008) e seu primeiro registro no ocidente ocorreu em Cuba, em 1987 (Gómez & Martínez-Iglesias, 1990). No Brasil seus primeiros registros ocorreram em 1996, nos Estados de Alagoas, Bahia, Rio de Janeiro e São Paulo (Calado, 1996; Carqueija & Gouvêa, 1996; Tavares & Mendonça Jr., 1996; Negreiros-Fransozo, 1996).

Ainda pouco se conhece sobre a história natural de *C. hellerii* e os efeitos de sua introdução na costa oeste do Atlântico. Atualmente essa espécie é encontrada praticamente em todo o litoral brasileiro, do Estado de Santa Catarina à foz do Rio Amazonas no Pará (Mantelatto & Dias, 1999, Tavares & Mendonça Jr., 2004; Boos Junior *et al.*, 2010; Bentes *et al.*, 2013). Esse animal habita regiões de entremarés em costões rochosos, mas também é encontrado em fundos não consolidados, com até 9 metros de profundidade, e em regiões estuarinas (Mantelatto & Garcia, 2001; Reigada *et al.*, 2006; Sant'Anna *et al.*, 2012a). A maturidade sexual morfológica aparentemente tem início em indivíduos com largura de carapaça entre 30 e 35 mm (1 a 2 anos idade), as fêmeas apresentam reprodução contínua ao longo de todo ano, com pico de desova durante o inverno (Mantelatto & Dias, 1999; Mantelatto & Garcia, 2001, Sant'Anna *et al.*, 2012a; Bolaños *et al.*, 2012) e seu ciclo larval longo, durando em torno de 44 dias (Dineen *et al.*, 2001), facilitaria sua dispersão via água de lastro.

No Complexo Baía-Estuário da Santos/São Vicente (SP), *C. hellerii* foi capturado pela primeira vez em 2004 (Reigada *et al.*, 2006), com possível sobreposição de nicho com outras seis espécies de decápodes nativos: *Cronius ruber* (Lamarck, 1818), *Menippe nodifrons* (Stimpson, 1859), *Callinectes danae* (Smith, 1869), *Callinectes sapidus* (Rathbun, 1869), *Callinectes exasperatus* (Gerstaecker, 1856) e *Callinectes ornatus* (Ordway, 1863) (Sant'Anna *et al.*, 2012a). Além disso, estudos realizados na mesma região nas últimas décadas, indicaram uma diminuição na população de espécies nativas ao longo dos anos, principalmente de *C. ruber*, ocorrendo um agravamento desse quadro após o início da ocorrência e posterior aumento populacional de *C. hellerii* (Pita *et al.*, 1985; Moreira *et al.*, 1988; Reigada *et al.*, 2006; Sant'Anna *et al.*, 2012a). Os indícios mostram que aparentemente essas espécies estão competindo por recursos em ambiente de costão rochoso, na costa oeste do Atlântico Sul. Entretanto, não existem estudos ecológicos de sobreposição de nicho e competição, que avaliem a influência de *C. hellerii* sobre as populações nativas.

Baseado no crescente aumento dos eventos de bioinvasão em todo mundo, na sua ameaça ecológica e econômica, no seu potencial danoso e na inexistência de estudos multidisciplinares dessa questão, propomos uma investigação multidisciplinar dos danos

provocados pela bioinvasão às teias tróficas nativas, abordando aspectos populacionais, ecológicos, comportamentais e fisiológicos das espécies nativas, frente à introdução da espécie invasora. Mudanças ambientais, como a chegada de uma nova espécie no ambiente, geram estímulos, que desencadeiam respostas fisiológicas, que modularão respostas comportamentais (Case *et al.*, 2005; Felten *et al.*, 2008). Esses comportamentos tem o potencial de alterar a relação entre espécies, modificando a interação predador/presa (Jenni & Schaub, 2003). Com o objetivo de investigar a relação entre estímulo ambiental, no caso a introdução de uma nova espécie, fisiologia e respostas comportamentais, refletindo na comunidade nativa, investigações em campo e experimentação em laboratório foram realizadas. Nossa hipótese é que, a presença da espécie invasora impacte diretamente as espécies nativas que possuem seu nicho sobreposto, por intermédio de alterações fisiológicas e comportamentais, podendo resultar em uma reestruturação da comunidade e desequilíbrio do ecossistema.

3 - Objetivos específicos

- 1) Avaliar a ocorrência da espécie invasora e das nativas no entremarés de costões rochosos ao longo do litoral paulista;
- 2) Monitorar a abundância dessas espécies, nos meses quentes e frios, pelo período de 2 anos;
- 3) Avaliar a existência de sobreposição de nicho alimentar entre a espécie invasora e as nativas;
- 4) Avaliar as interações agonísticas entre a espécie invasora e as nativas, em mesocosmo;
- 5) Avaliar o impacto da diversidade e densidade de predadores sobre a comunidade de presas nativas, em mesocosmo.
- 6) Avaliar se a espécie invasora induz estresse social nas nativas;

MATERIAIS E MÉTODOS

1 - Ocorrência, abundância e monitoramento das espécies

A espécie invasora *C. hellerii* e as seis espécies nativas, *C. ruber*, *M. nodifrons*, *C. danae*, *C. exasperatus*, *C. ornatus* e *C. sapidus*, foram monitoradas ao longo do litoral paulista pelo período de dois anos, de 2012 a 2014, totalizando quatro períodos de coletas, dois em meses quentes (dezembro a fevereiro) e dois em meses frios (maio a agosto). O litoral paulista foi dividido em três regiões de amostragem, distantes aproximadamente 90 km uma da outra. (1) "Baixada Santista", englobando os municípios de São Vicente, Santos, Guarujá e Bertioga; (2) "São Sebastião", os municípios de São Sebastião e Ilhabela; e (3) "Ubatuba", os municípios de Caraguatatuba e Ubatuba. Para cada uma das regiões, 8 costões rochosos com baixa exposição a ondas foram escolhidos como locais de coleta, totalizando 24 locais (Figura 1).

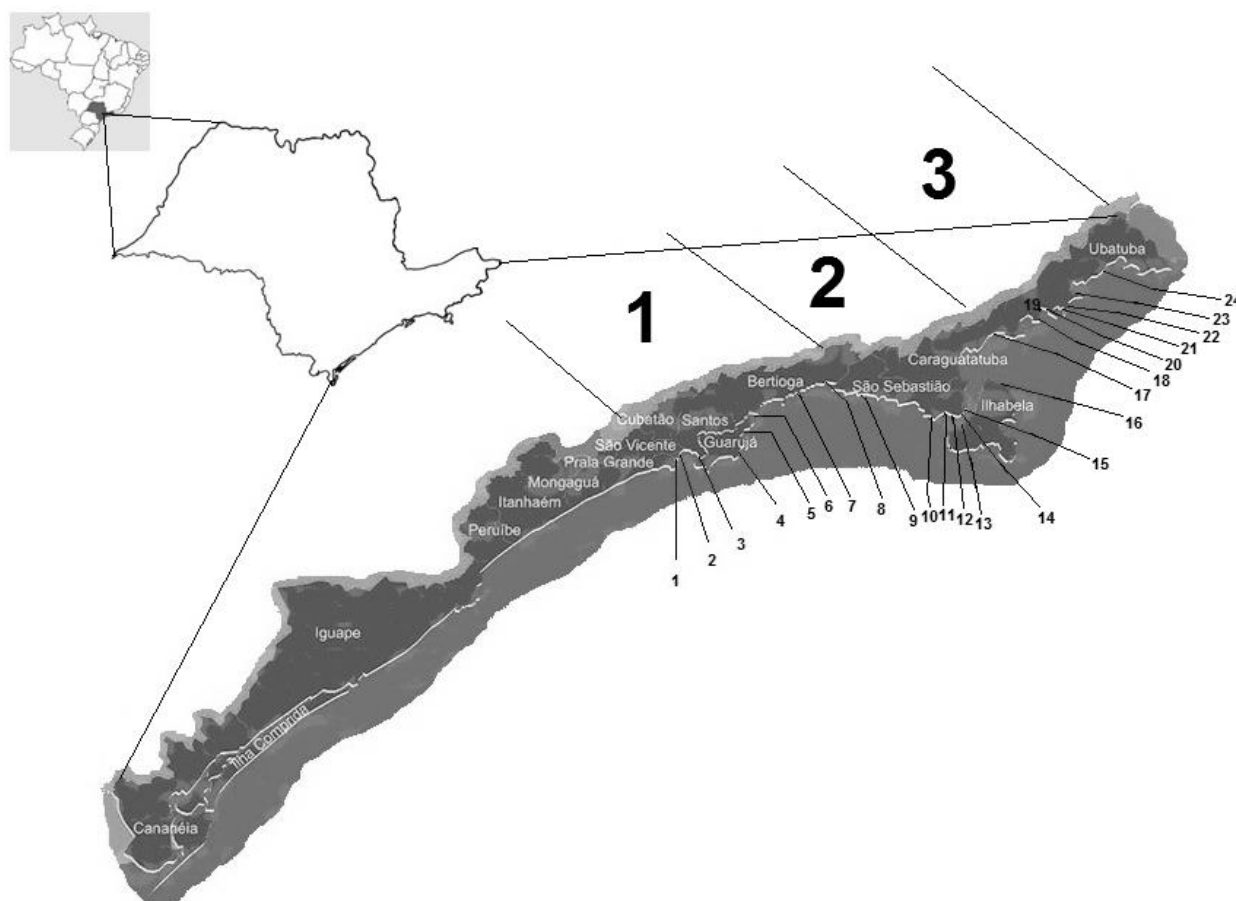


Figura 1. Mapa do litoral do estado de São Paulo com a localização dos 24 costões rochosos utilizados como locais de coleta. (1) Itaquitanduva, (2) Itararé, (3) Píer, (4) Pernambuco, (5) Perequê, (6) Branca, (7) São Lourenço e (8) Itaguá, na região da Baixada Santista, (9) Engenho, (10) Calhetas, (11) Guaecá, (12) Barequeçaba, (13) Feiticeira, (14) Praia Grande, (15) Araçá, e (16) Pacuíba, na região de São Sebastião e (17) Mocóca, (18) Fortaleza, (19) Dura, (20) Lázaro, (21) Enseada, (22) Toninhas, (23) Itaguassú e (24) Félix, na região de Ubatuba.

As coletas foram realizadas sempre por duas pessoas, durante os horários de maré baixa diurna, no entremarés inferior e infralitoral superior. Um total de 12 períodos de maré, com 8 dias cada, foram utilizados para a realização das coletas, sendo seis períodos de marés de sizígia e seis de quadratura. A ordem de coleta nos costões rochosos foi determinada de forma aleatória, por meio de sorteio, em cada período de coleta, minimizando assim a influência do horário e nível da maré na quantidade de animais capturados por costão.

Os animais foram capturados manualmente, junto às rochas do entremarés inferior, e com armadilhas sirizeiras do tipo pulsar, no infralitoral superior. Cinco armadilhas, com carcaças de peixe em seu interior, foram submersas a uma distância de pelo menos 5 metros entre elas. A cada 10 minutos as armadilhas eram verificadas, todos os animais em seu interior recolhidos e colocados em sacos plásticos individuais com água do mar, onde permaneciam até o término do tempo de coleta. As armadilhas eram então submersas novamente, em locais distantes pelo menos 1 metro e meio de onde estavam anteriormente. Dessa forma conseguimos cobrir uma área de até 200 m² em cada costão rochoso, em um período de duas horas de coleta. Ao término do tempo de coleta, todos os animais capturados nos 24 costões rochosos foram devolvidos ao ambiente natural, nos mesmos locais onde foram capturados. Entretanto, antes de serem soltos, todos tiveram sua espécie, sexo e maturidade sexual identificada através da ausência ou presença do abdômen selado, a largura da carapaça medida com um paquímetro e a análise de injúrias realizada, onde a presença de quelípodos e pereiópodos autotomizados ou em regeneração e de fraturas na carapaça foram verificadas. Essas informações fornecem indícios das interações comportamentais dos animais em ambiente natural (Sant'Anna *et al.*, 2012a).

Os animais capturados no primeiro e terceiro período de coletas foram separados para análise de conteúdo estomacal. Após serem capturados, todos foram imediatamente colocados em caixas térmicas com gelo, para redução de seu metabolismo, diminuição da velocidade de digestão e preservação do conteúdo estomacal.

Para avaliar a preferência pelo consumo de determinado item alimentar, quantificamos paralelamente os organismos que constituíam a comunidade de presas sésseis em cada costão rochoso. Para tal, dez transectos de 90 cm², com dez linhas tanto na vertical quanto na horizontal formando cem pontos de intersecção, foram colocados em locais aleatórios do entremarés inferior de cada costão, nas mesmas áreas onde as espécies de decápodes foram capturadas. Cada organismo sob um ponto de intersecção foi identificado, tendo a sua porcentagem de cobertura estimada. A partir desses valores, calculamos o Índice de Eletividade, que é a taxa de consumo de cada item alimentar em relação à sua disponibilidade em ambiente natural (Krebs, 1999). Os valores desse índice variam entre -1,0 e +1,0, sendo os

valores positivos, entre 0,0 e +1,0, indicativos de preferência e os valores negativos, entre -1,0 e 0,0, indicativos de rejeição.

2 - Sobreposição de nicho alimentar

Em laboratório, os animais foram retirados das caixas térmicas, transferidos para sacos plásticos identificados e colocados em freezer à -15°C , onde permaneceram por pelo menos 24 horas antes do início das análises. Esse procedimento garantiu a eutanásia de todos os indivíduos, preservando seus conteúdos estomacais.

Após esse período, os animais foram descongelados em temperatura ambiente e tiveram sua carapaça aberta com uma tesoura cirúrgica pela região dorsal. Os estômagos foram retirados e classificados de acordo com seu grau de repleção estomacal, que corresponde à porcentagem do volume estomacal ocupado por alimento. Dessa forma, foram classificados em: 'vazio' = $0 \leq 25\%$; 'pouco cheio' = $25 \leq 50\%$; 'meio cheio' = $50 \leq 75\%$; 'cheio' = $75 \leq 100\%$ (Mantelatto & Christofolletti, 2001). Apenas os estômagos classificados como 'cheios' e 'meio cheios' foram analisados, evitando assim a influência do tempo de digestão nos itens alimentares. Por ser constituído de diferentes compostos químicos, o tempo de digestão de cada item alimentar também é diferente. Itens alimentares de origem mineral como, por exemplo, conchas calcárias de gastrópodes, precisam de um tempo maior de degradação nos estômagos para serem digeridos, assim como itens de origem vegetal, que devido à celulose, demoram mais para serem digeridos do que os de origem animal (Prop & Vulink, 1992; Greenaway & Linton, 1995). Dessa forma, estômagos classificados como 'pouco cheio' e 'vazio' podem conter apenas itens de digestão lenta, refletindo uma falsa informação sobre a dieta da espécie.

Para a análise, o conteúdo estomacal de cada animal foi homogeneizado com água destilada e colocado em uma placa de Petri com 100 pontos de intersecção. Utilizando-se um estereomicroscópio, identificamos até o menor nível taxonômico possível e quantificamos cada item alimentar (Figura 2) (adaptado da metodologia de Pontos de Intersecção de Benedetti-Cecchi *et al.*, 1996; Cannicci *et al.*, 2002; Christofolletti *et al.*, 2011). Dessa forma, caracterizamos a dieta das espécies foco desse estudo, pelo cálculo da porcentagem de ocorrência de cada item alimentar.

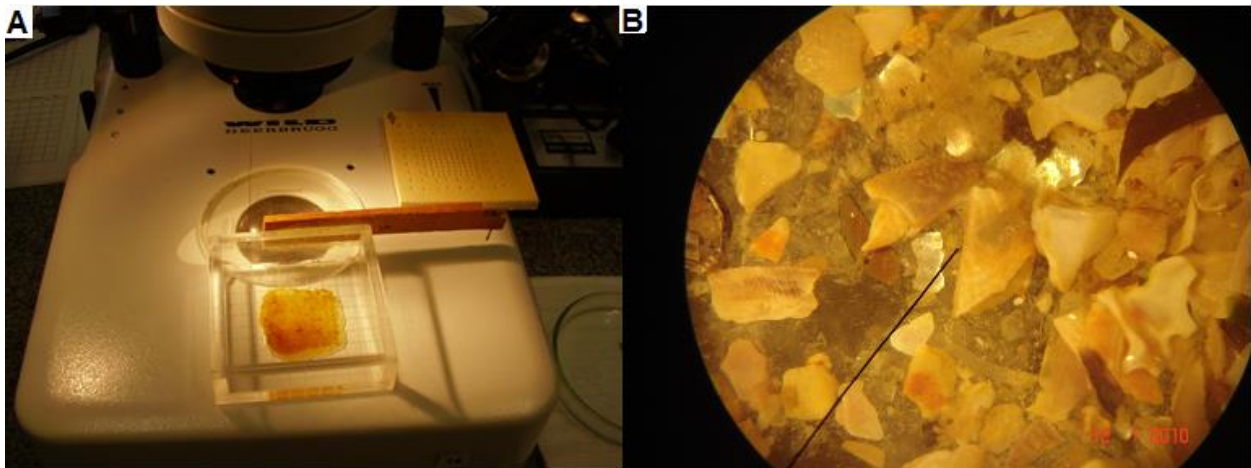


Figura 2. Análise de conteúdo estomacal, utilizando o método de ponto de intersecção.

3 – Competição intra e interespecífica

3.1 - Delineamento experimental

Os impactos da competição intra e interespecífica foram avaliados com delineamentos Aditivo e Substitutivo. O delineamento Aditivo teve como base a adição da espécie invasora em tanques com apenas exemplares de siris nativos, aumentando tanto a densidade quanto a diversidade de predadores. Esse delineamento representou a chegada da espécie invasora no ambiente, possibilitando a avaliação de seu impacto. Já no delineamento Substitutivo, trocamos exemplares de uma espécie por de outra, mantendo-se sempre a mesma densidade de siris por tanque, mas alterando a diversidade de predadores. Esse delineamento por sua vez, representa o estabelecimento da espécie invasora no ambiente e a remoção de uma espécie nativa por 'exclusão competitiva'.

Utilizamos como predadores as duas espécies de siris nativas mais abundantes em campo (*C. ruber* e *C. danae*) e a espécie invasora *C. hellerii*. Os tratamentos corresponderam a uma variação na densidade e na diversidade de predadores. Em relação à diversidade, os tratamentos 'monoespecíficos' corresponderam aqueles onde exemplares de uma única espécie foram colocados em um mesmo tanque. Já os tratamentos 'multiespecíficos' corresponderam aqueles onde exemplares de espécies diferentes foram colocados em um mesmo tanque.

Em relação à densidade de predadores, os tratamentos foram divididos em três níveis, com 1, 2 e 3 siris por tanque. Nos tratamentos monoespecíficos utilizamos exemplares da mesma espécie, em duas densidades diferentes: 1 siri por tanque, que correspondeu ao tratamento 'sem competição' e 3 siris por tanque, que correspondeu ao tratamento de competição intraespecífica (Figura 3).

Nos tratamentos multiespecíficos utilizamos exemplares das três espécies de siris, em duas densidades diferentes. O tratamento com 2 siris por tanque correspondeu ao tratamento de competição interespecífica entre espécies nativas (1 exemplar de *C. ruber* + 1 de *C. danae*). Os tratamentos com 3 siris por tanque corresponderam aos tratamentos de competição interespecífica. Esses tratamentos de competição interespecífica foram subdivididos em três categorias. A primeira, sem a presença da espécie invasora, mas com dominância de *C. ruber* (2 exemplares de *C. ruber* + 1 de *C. danae*), a segunda, sem a presença da espécie invasora, mas com dominância de *C. danae* (1 exemplar de *C. ruber* + 2 de *C. danae*) e a terceira, com a presença da espécie invasora (1 exemplar de *C. ruber* + 1 de *C. danae* + 1 de *C. hellerii*). Dessa forma, a influência das competições intra e interespecífica sobre o consumo de presas e uso de tocas foram avaliadas em um delineamento único, considerando os fatores 'espécie' (3 níveis: *C. ruber*, *C. danae* e *C. hellerii*) e 'competição' (3 níveis: sem competição, competição intraespecífica e competição interespecífica) (Figura 3).

Para avaliarmos o efeito da adição da espécie invasora, utilizamos os tratamentos multiespecíficos com 2 siris e o multiespecífico com a presença da espécie invasora. Já para avaliarmos o efeito de substituição de espécies, utilizamos todos os tratamentos com densidade de 3 siris por tanque, tanto em mono quanto em cultivo multiespecífico (Figura 3). Cada tratamento foi replicado cinco vezes.

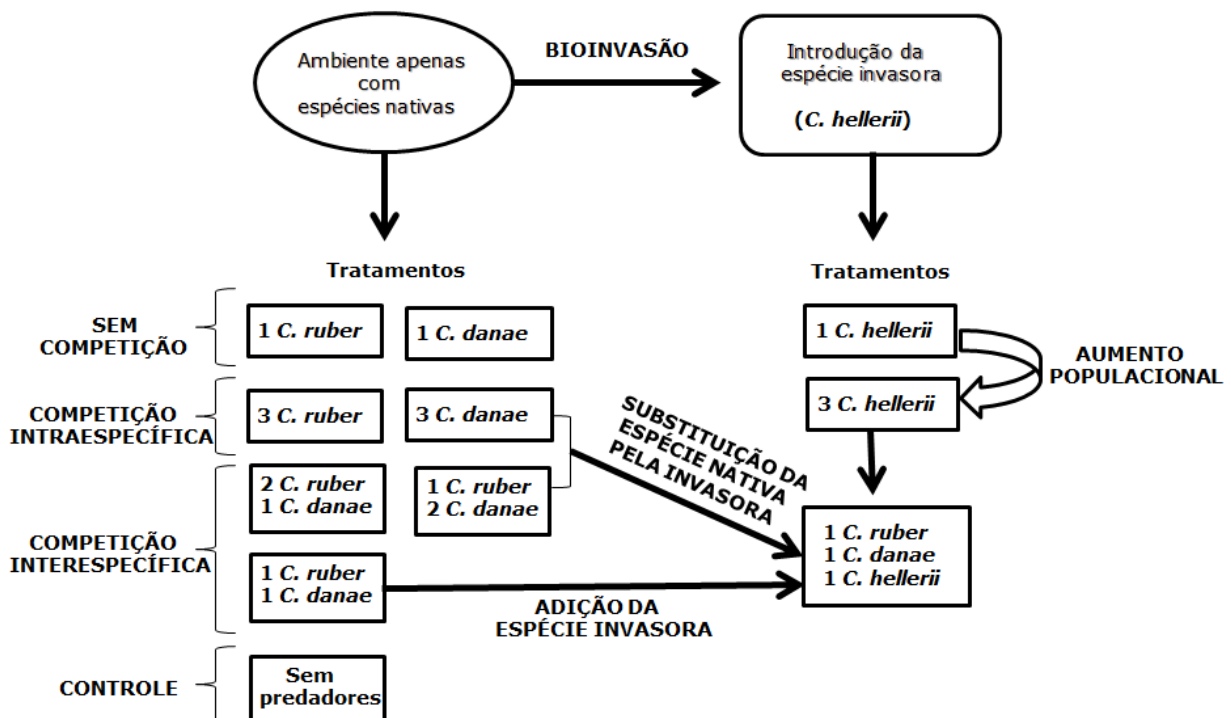


Figura 3. Delineamento experimental para avaliar o efeito aditivo e substitutivo da espécie invasora. (Os números 1, 2 e 3, antes dos nomes das espécies, correspondem à quantidade de exemplares de cada espécie utilizado no tratamento).

3.2 - Variáveis respostas

a) Estresse fisiológico

O estresse social potencialmente provocado pelas interações agressivas intra e interespecífica, foi avaliado pela mensuração da concentração de glicose e lactato na hemolinfa dos siris. Essas amostras (1,0 ml) foram retiradas através dos pereiópodos utilizando-se seringas e agulhas descartáveis com anticoagulante e transferidas para 'ependorfs' individuais identificados. Os ependorfs receberam previamente 0,2 ml de anticoagulante (Heparina) e foram colocados em freezer à -15° C para a conservação das amostras de hemolinfa.

As concentrações de glicose e lactato, nas amostras de hemolinfa, foram analisadas pelo método colorimétrico (Trinder, 1969; Barreto & Volpato, 2006). Para isso, kits reagentes para determinação quantitativa dessas substâncias foram utilizados, o Lactato Enzimático (LABTEST) e a Glucose Liquicolor (Welldone). Uma placa de leitura com cem poços foi preparada com 250 microlitros (µl) do reagente enzimático padrão em cada poço. Uma amostra de 2,5 µl de hemolinfa de cada siri diferente foi colocada em cada poço, e a placa foi então colocada no espectrofotômetro por 5 minutos a 35° C para que ocorresse a reação necessária para a leitura. Após o tempo de incubação foi realizada a leitura da absorbância do líquido de cada poço e esses valores foram então convertidos em miligramas por decilitro (mg/dl), conforme indicado pelos fabricantes dos kits.

b) Interações comportamentais

Todos os tratamentos com densidade de 2 e 3 siris por tanque foram monitorados para a avaliação das interações comportamentais, resultantes das disputas intra e interespecífica por tocas e alimento. Para isso, filmadoras digitais foram posicionadas em frente aos tanques experimentais, de forma que toda a área do tanque pudesse ser filmada. Cada réplica foi monitorada por duas horas e vinte minutos, com filmagens concentradas no primeiro e último dia de experimento.

Para o início das filmagens, caixas individuais com os siris foram colocadas ainda tampadas dentro dos tanques experimentais, de forma que apenas a água do tanque pudesse entrar nas caixas. Após 15 minutos de aclimatação, as filmadoras foram ligadas, as tampas das caixas retiradas e os siris foram soltos ao mesmo tempo dentro do tanque.

A primeira hora de experimento foi filmada integralmente, uma vez que é nesse período que normalmente ocorrem as principais disputas por recursos e a determinação da hierarquia de dominância do grupo (Tokuda & Jensen, 1969). Após a primeira hora de filmagem, a filmagem foi interrompida por uma hora, sendo reiniciada após esse intervalo. Ao término do intervalo, mais três períodos de 20 minutos de filmagem foram realizados em momentos aleatórios do primeiro dia, determinados por sorteio. O quarto período de 20 minutos de

filmagem ocorreu no último dia de experimento, 72 horas após seu início. Esses quatro períodos de 20 minutos de filmagem foram realizados com o objetivo de avaliar a estabilidade da dominância em cada um dos tratamentos, permitindo averiguar se a dominância da primeira hora de filmagem foi mantida, se houve troca de dominância e se houve dominância de uma espécie sobre a outra nos diferentes tratamentos.

Após as filmagens, os vídeos foram analisados e os comportamentos agonísticos classificados em quatro categorias, (1) 'Confronto', correspondendo ao comportamento de agressão física utilizando os quelípodos, (2) 'Display', comportamento que consiste na abertura dos quelípodos para exibição de força, (3) 'Remoção da toca', comportamento de retirar o adversário da toca por meio de força física, puxando ou empurrando o oponente e (4) 'Deslocamento do adversário', que consistiu em afastar o adversário com o quelípodo, sem a realização de agressão. Quantificamos o número de vezes que cada comportamento foi realizado e o animal que exibiu o comportamento, para determinar a hierarquia nos tanques.

As tocas foram classificadas em três categorias, "melhor toca", "segunda melhor toca" e "pior toca". Essas categorias foram estabelecidas através do tamanho das tocas (área em cm²), tamanho da sua entrada (cm) e sua capacidade de proteção, que foi determinada pela área da sua cobertura (cm²). As tocas com maior área, entrada e cobertura foram classificadas como "melhor toca" e as com menor área, entrada e cobertura, "pior toca". O tempo de permanência de cada siri em cada toca foi quantificado em segundos, para auxiliar na identificação do animal dominante. Dessa forma, consideramos com animais dominantes os que permaneceram por mais tempo nas melhores tocas.

c) Comunidade de presas

Os cinco itens alimentares mais abundantes nas análises de conteúdo estomacal, foram escolhidos para constituir a comunidade de presas do mesocosmo: (1) Mexilhões da espécie *Perna perna*, e (2) do gênero *Brachidontes sp.*, (3) cirripédios do gênero *Tetraclita sp.*, (4) macroalgas do gênero *Sargassum sp.* e (5) braquiúros do gênero *Panopeus sp.* e da família Porcellanidae.

As presas foram capturadas em ambiente natural. Mexilhões, cirripédios e algas foram colocados em um mesmo tanque e os braquiúros foram colocados em tanque separado, ambos com água do mar corrente. Antes de serem colocadas nos tanques experimentais, todas as presas animais foram examinadas e as mortas foram descartadas.

O consumo das presas por tratamento foi determinado a partir da diferença na quantidade de cada presa no início e término do experimento. Cirripédios e braquiúros foram quantificados pelo número de indivíduos. Já as presas que se organizam em aglomerações, como mexilhões e algas, foram quantificadas pelo peso úmido. Todas as presas foram

colocadas em quantidades suficientes para que não houvesse o consumo completo de nenhuma delas.

3.3 – Experimento de adição e substituição de espécies

A espécie invasora *C. hellerii* e as duas nativas, *C. ruber* e *C. danae*, foram escolhidas para a realização do experimento baseado em três critérios, pertencerem à mesma família (Portunidae), maior abundância em campo e maior incidência de injúrias nos exemplares capturados em ambiente natural. A abundância em campo foi usada como um indicativo do tamanho da população e as injúrias, quelípodos e pereiópodos autotomizados ou em regeneração e fissuras na carapaça, foram usadas como indicadores de interações comportamentais.

Os exemplares das três espécies foram capturados nos costões rochosos onde sua abundância foi maior, Araçá e Enseada, foram colocados em caixas individuais com tampa e água do mar e foram transportados para o laboratório, onde permaneceram por 48 horas em jejum com aeração constante.

Após o período de jejum, os siris foram colocados simultaneamente nos tanques, de acordo com os tratamentos. O tamanho (largura da carapaça), sexo e maturidade sexual de todos os siris colocados em um mesmo tanque foram padronizados. Além disso, todos estavam em perfeitas condições anatômicas, ou seja, tinham todos os quelípodos e pereiópodos presentes. Dessa forma evitamos a influência das variáveis, tamanho, sexo, maturidade sexual e autotomia, nas interações comportamentais e na competição intra e interespecífica.

A quantidade máxima de siris por tanque foi determinada pela estimativa da quantidade de decápodes por m² em ambiente natural. Para tal, medimos a área (m²) de coleta em cada um dos 24 costões rochosos e depois dividimos o número total de exemplares das sete espécies capturados em cada costão, pela área de coleta desse costão, obtendo o valor de decápodes por m². Esse cálculo permitiu que determinássemos o tamanho dos tanques experimentais, de forma que a densidade máxima de siris por metro quadrado em ambiente natural fosse respeitada e reproduzida em laboratório. Assim, tanques circulares de 500 litros, com área de fundo de aproximadamente 0,90 m² foram utilizados para os tratamentos de abundância de 2 e 3 siris, enquanto caixas menores, com 0,45 m², foram utilizadas para os tratamentos de 1 siri.

Em todos os tanques simulamos um ambiente de costão rochoso em mesocosmo. Para tal, areia e rochas de diversos tamanhos foram coletadas nos mesmos locais que os siris e levadas ao laboratório. Em laboratório, todas as rochas foram lavadas em água doce corrente para a remoção de qualquer organismo que pudesse servir como fonte de alimento durante o experimento. A areia foi peneirada em malha de 3,53 mm, para a remoção da macrofauna

intersticial e passou por choque osmótico, permanecendo 24 horas em tanque com água doce e depois mais 24 horas em tanque com água salgada. Esse procedimento é comum em aquarofilia e em sistemas de cultivo, realizado com o intuito de eliminar eventuais bactérias, fungos e parasitas patogênicos, além de reduzir a meio-fauna que também pode servir como fonte de alimento para os siris.

A montagem dos tanques teve início com a colocação de uma camada de 8 cm de areia. Em seguida as rochas foram colocadas sob a areia, em um dos lados do tanque, formando três tocas com galerias internas ligando-as. As galerias permitiram que o contato visual entre os siris fosse mantido, mesmo nos momentos em que estavam entocados. Essa disposição foi padronizada e mantida para todos os tratamentos com densidade maior que 1 siri por tanque, proporcionando também com que todos os siris tivessem acesso à pelo menos uma toca. Dessa forma, a não utilização da toca por algum dos siris seria motivada apenas pela competição e não pelo número insuficiente de tocas. Após a colocação das rochas, os tanques foram preenchidos com água do mar até a metade (250 litros) e o sistema de aeração foi instalado.

Com os tanques montados, os cinco grupos de presas foram distribuídos de maneira aleatória sobre as rochas, de forma que todos os siris tivessem acesso a todos os grupos de presas (Figura 4). Vinte e quatro horas após a colocação das presas nos tanques, os siris foram inseridos nos tanques, dando início ao experimento. Ao término de cada réplica, os siris e as presas foram retirados dos tanques, a água salgada foi totalmente drenada, as rochas foram novamente lavadas com água doce e a areia permaneceu no tanque, que foi preenchido com água doce. Esses procedimentos foram adotados, com intuito de minimizar a influência de eventuais feromônios liberados pelos animais durante o experimento. Antes do início da montagem da réplica seguinte, a água doce era totalmente drenada do tanque, que era novamente preenchido até a metade (250 litros) com água salgada, as tocas eram remontadas e a nova comunidade de presas era inserida no tanque. Os protocolos de montagem e desmontagem dos tanques foram seguidos até que as 55 réplicas fosse concluídas.

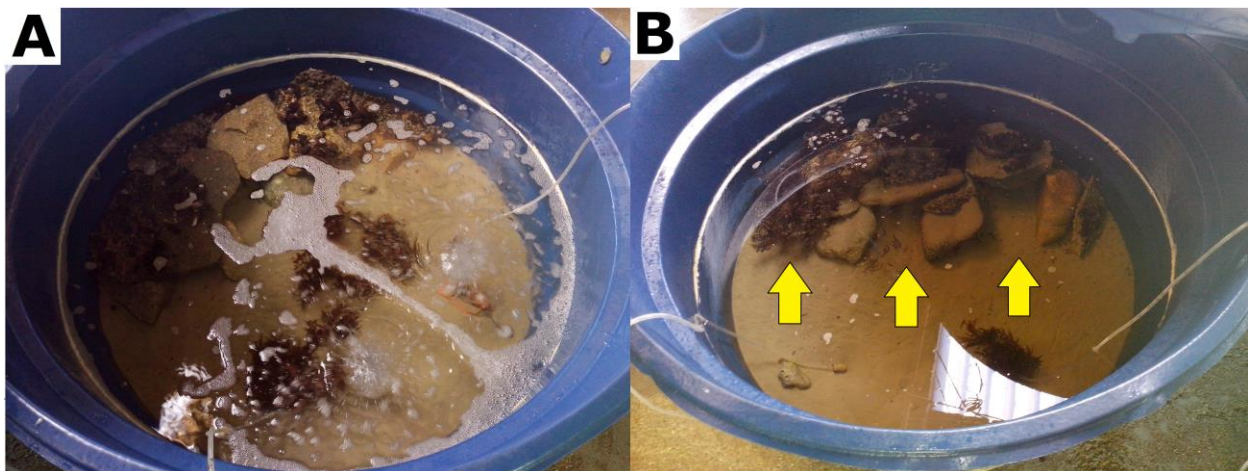


Figura 4. Tanque experimental em mesocosmo. (A) Sistema de aeração em funcionamento, (B) disposição das presas e das três tocas. (As setas indicam a posição das tocas).

4 - Análise Estatística

Dois testes foram usados para analisar a sobreposição de nicho alimentar entre as espécies de decápodes. O Teste de Similaridade de Morisita-Horn foi utilizado para comparar a similaridade da dieta das espécies, comparando as quantidades de cada item alimentar nos conteúdos estomacais. Após o cálculo, um gráfico de escala multidimensional (MDS) foi gerado utilizando-se o programa PRIMER-E 7 (Plymouth Routines In Multivariate Ecological Research), desenvolvido pela Universidade de Plymouth no Reino Unido.

$$C_{MH} = \frac{2 \sum X_{ij} X_{ik}}{[(\sum X_{ij}^2 / N_j^2) + (\sum X_{ik}^2 / N_k^2)] N_j N_k}$$

Onde:

X_{ij} = número de indivíduos da espécie i na amostra j ;

X_{ik} = número de indivíduos da espécie i na amostra k ;

N_j = número total de indivíduos na amostra j ;

N_k = número total de indivíduos na amostra k .

O segundo teste foi o de Eletividade de Krebs, utilizado para comparar a quantidade de cada item alimentar, com a sua disponibilidade em ambiente natural. Permitindo avaliar a preferência alimentar das espécies de decápodes.

$$\hat{w}_i = \hat{o}_i - \hat{p}_i$$

Onde:

W_i = relação de forrageamento para a espécie i ;

o_i = proporção ou porcentagem da espécie i na dieta;

p_i = proporção ou porcentagem da espécie i avaliada em ambiente natural.

A ANOVA foi aplicada nos dados ecológicos, fisiológicos e comportamentais, e o número de fatores e níveis usados variou de acordo com o objetivo dos testes. A homocedasticidade dos dados foi avaliada por meio do teste de Cochran, os dados foram transformados aplicando-se a raiz quadrada quando necessário e o teste *a posteriori* de Tukey foi aplicado quando diferenças estatisticamente significativas foram detectadas entre 'fatores' e 'níveis' (Tabela 1).

Tabela 1. Fatores e níveis das análises de variância dos dados ecológicos, fisiológicos e comportamentais.

Questão	Variável dependente	Teste	Fatores		Níveis	
			Quantidade	Descrição	Quantidade	Descrição
Ocorrência dos decápodes	-	ANOVA	3	1. Espécie	7	7 espécies Decapoda
				2. Região	3	1. Baixada Santista 2. São Sebastião 3. Ubatuba
				3. Coleta	4	Coleta 1, 2, 3 e 4
Competição intra e interespecífica	Concentração de glicose e lactato	ANOVA	2	1. Espécie	3	1. <i>C. danae</i> 2. <i>C. ruber</i> 3. <i>C. hellerii</i>
				2. Tratamento	7	Tratamentos mono e multiespecíficos com densidade maior que 1 siri por tanque
Competição intra e intraespecífica	Consumo de presas	ANOVA	2	1. Espécie	3	1. <i>C. danae</i> 2. <i>C. ruber</i> 3. <i>C. hellerii</i>
				2. Tratamento	7	Tratamentos mono e multiespecíficos com as três densidades de siris por tanque
Competição intra e interespecífica	Uso de tocas e comportamentos agonísticos	ANOVA	2	1. Espécie	3	1. <i>C. danae</i> 2. <i>C. ruber</i> 3. <i>C. hellerii</i>
				2. Tratamento	4	Tratamentos mono e multiespecíficos com 3 siris por tanque
Substituição de espécies nativas pela invasora	Uso de tocas, comportamentos agonísticos e consumo de presas	ANOVA	2	1. Espécie	3	1. <i>C. danae</i> 2. <i>C. ruber</i> 3. <i>C. hellerii</i>
				2. Tratamento	5	Tratamentos mono e multiespecíficos com 3 siris por tanque
Adição da espécie invasora à comunidade nativa	Concentração de glicose e lactato, uso de tocas e comportamentos agonísticos	ANOVA	2	1. Espécie	2	1. <i>C. ruber</i> 2. <i>C. danae</i>
				2. Tratamento	2	Tratamentos com os dois siris nativos e com as três espécies juntas

RESULTADOS

1 – Ocorrência dos decápodes no litoral paulista

Um total de 1296 animais foi coletado, sendo as espécies *M. nodifrons*, *C. hellerii*, *C. danae* e *C. ruber* as mais abundantes, correspondendo juntas a 92,5% do total de animais capturados (Tabela 2). Não houve influência da região de estudo ou do período de coleta na abundância das espécies. *M. nodifrons* foi a espécie significativamente mais abundante nas três regiões de amostragem e em todos os períodos de coleta (Tabela 3). Essa espécie nativa foi capturada em todos os costões rochosos, sendo a mais abundante em 15 dos 24 costões rochosos (Figura 5). Entretanto, essa foi a única espécie de caranguejo de porte médio encontrada no entremarés inferior dos costões, sendo as demais espécies da família Portunidae (sirís), inclusive a espécie invasora.

Tabela 2. Total de exemplares capturados de cada espécie por região de amostragem.

	<i>M.</i> <i>nodifrons</i>	<i>C.</i> <i>hellerii</i>	<i>C.</i> <i>danae</i>	<i>C.</i> <i>ruber</i>	<i>C.</i> <i>exasperatus</i>	<i>C.</i> <i>ornatus</i>	<i>C.</i> <i>sapidus</i>
Baixada Santista	243	84	18	06	38	06	06
São Sebastião	270	45	57	10	0	16	08
Ubatuba	318	29	62	57	12	07	04
Total	831	158	137	73	50	29	18

Tabela 3. Análise de variância da quantidade de exemplares capturados, por espécie, período de coleta e região de amostragem (Cochran = 0,24).

Fonte de variação	Grau de liberdade	MS	F	P
Espécie	6	6990,87	59,63	<0,001
Região	2	87,25	0,74	0,48
Coleta	1	17,19	0,15	0,70
Espécie/Região	12	153,78	1,31	0,25
Espécie/Coleta	6	135,69	1,16	0,35
Região/Coleta	2	197,58	1,68	0,20
Espécie/Região/Coleta	12	156,92	1,34	0,23
Resíduo	42	117,24		

Das seis espécies de sirís encontradas no entremarés inferior, *C. hellerii* foi a mais frequente, sendo a mais abundante em dois costões rochosos (Figura 5). As outras duas espécies mais frequentes foram *C. danae* e *C. ruber* (Tabela 2).

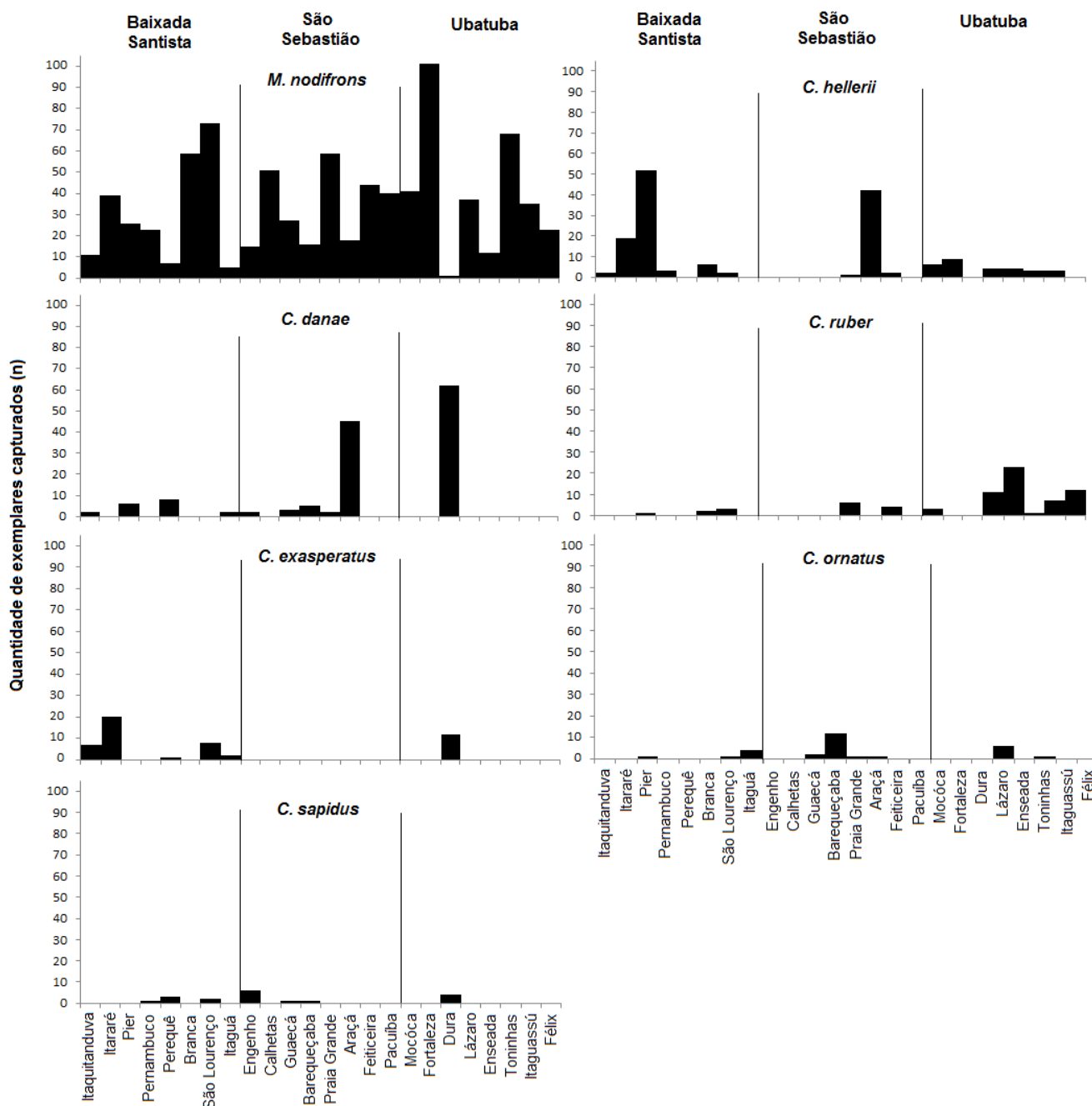


Figura 5. Quantidade total de exemplares capturados das sete espécies de decápodes em cada costão rochoso.

A espécie invasora *C. hellerii* está estabelecida ao longo de todo o litoral paulista. Exemplares machos jovens e maduros, e fêmeas jovens, maduras e ovígeras foram capturados nas três regiões de amostragem, tanto nos meses frios quanto nos quentes (Tabela 4).

2 – Disponibilidade das presas em ambiente natural

Sete grupos funcionais de presas sésseis foram identificados no entremarés inferior dos costões rochosos: poliquetas, algas, cirripédios, bivalves, gastrópodes, ascídias e esponjas.

Esses organismos estavam distribuídos em zonas bastante características, com predomínio de bivalves do gênero *Brachidontes sp.* e cirripédios do gênero *Chthamalus sp.* no limite entre o entremarés inferior e superior, e predomínio de comunidades de algas e de poliquetas do gênero *Phragmatopoma sp.* no limite inferior do entremarés (Figura 6).

Tabela 4. Maturidade sexual dos exemplares de *C. hellerii* capturados nas três regiões de amostragem nos meses frios (F) e quentes (Q).

	C. <i>hellerii</i>	Machos	Machos	Fêmeas	Fêmeas	Fêmeas
		adultos	jovens	adultas	ovígeras	jovens
		F / Q	F / Q	F / Q	F / Q	F / Q
Baixada Santista	84	33 / 12	03 / 01	12 / 0	21 / 01	01 / 0
São Sebastião	45	23 / 09	05 / 01	01 / 01	03 / 01	01 / 0
Ubatuba	29	11 / 06	0 / 01	03 / 04	01 / 0	01 / 02
Total	158	94	11	21	27	05

3 – Sobreposição de nicho alimentar

Foram analisados 138 estômagos entre as sete espécies de decápodes. Os itens alimentares encontrados foram classificados em 13 grupos funcionais, animais (10 no total: poliquetas, cirripédios, bivalves, gastrópodes, ascídias, poríferos, braquiúros, crustáceos, equinodérmos e matéria orgânica), algas, sedimento e plástico.

Bivalves foi o grupo funcional mais consumido por seis das sete espécies de decápodes, inclusive pela espécie invasora. Esse grupo foi majoritariamente constituído por mexilhões da espécie *Perna perna* e do gênero *Brachidontes sp.* A espécie nativa *C. ruber* foi a única que consumiu mais braquiúros, sendo os bivalves o segundo item alimentar mais abundante em seu conteúdo estomacal. Os demais itens alimentares encontrados em maior quantidade nos estômagos das sete espécies foram: algas, em sua grande maioria calcárias, cirripédios do gênero *Tetraclita sp.* e *Chthamalus sp.*, e caranguejos das famílias Porcellanidae e Panopeidae (Figura 7).

■ Limite do entremarés inferior com o entremarés superior

■ Limite do entremarés inferior com o infralitoral

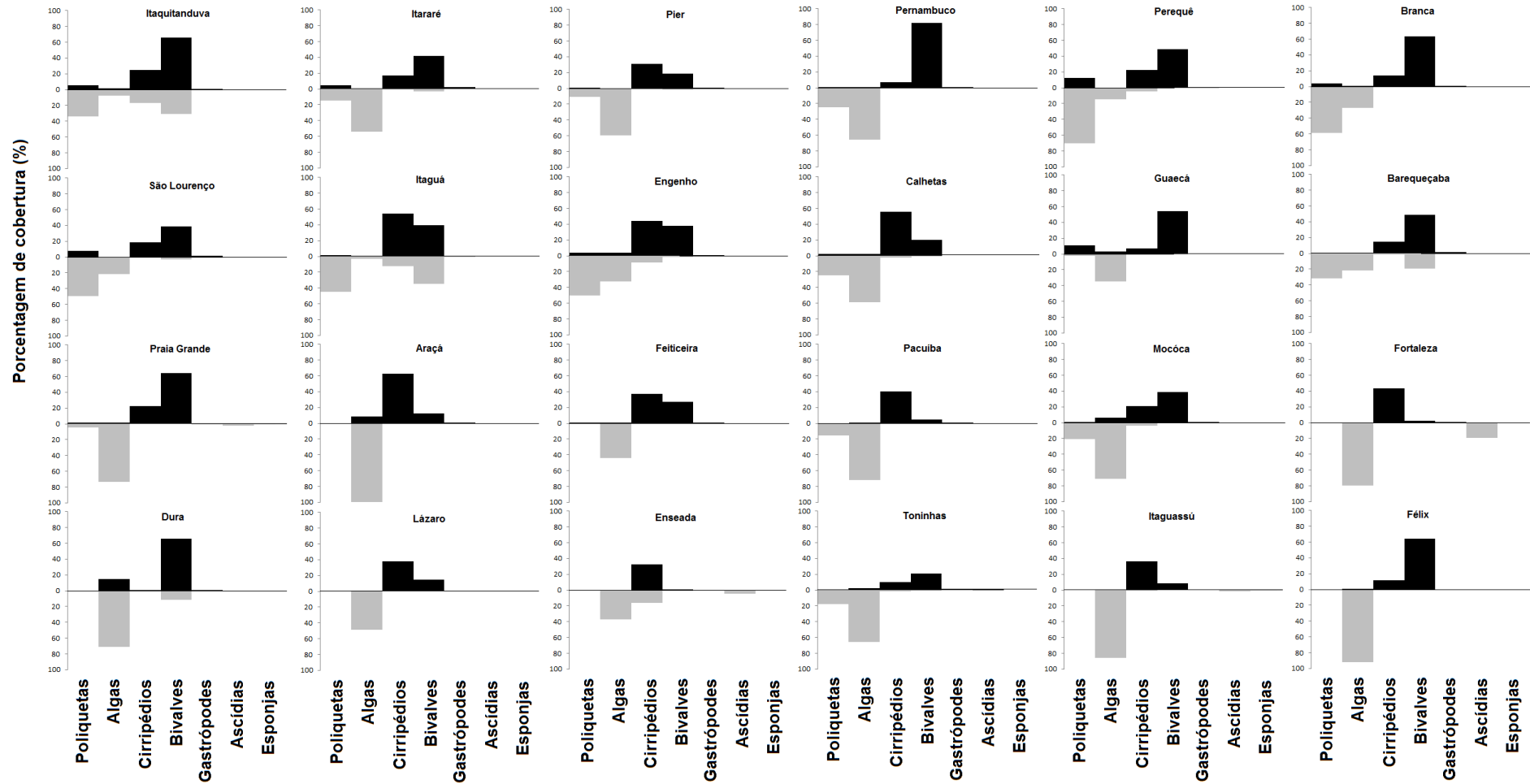


Figura 6. Porcentagem de cobertura das presas sésseis nos 24 costões rochosos de amostragem.

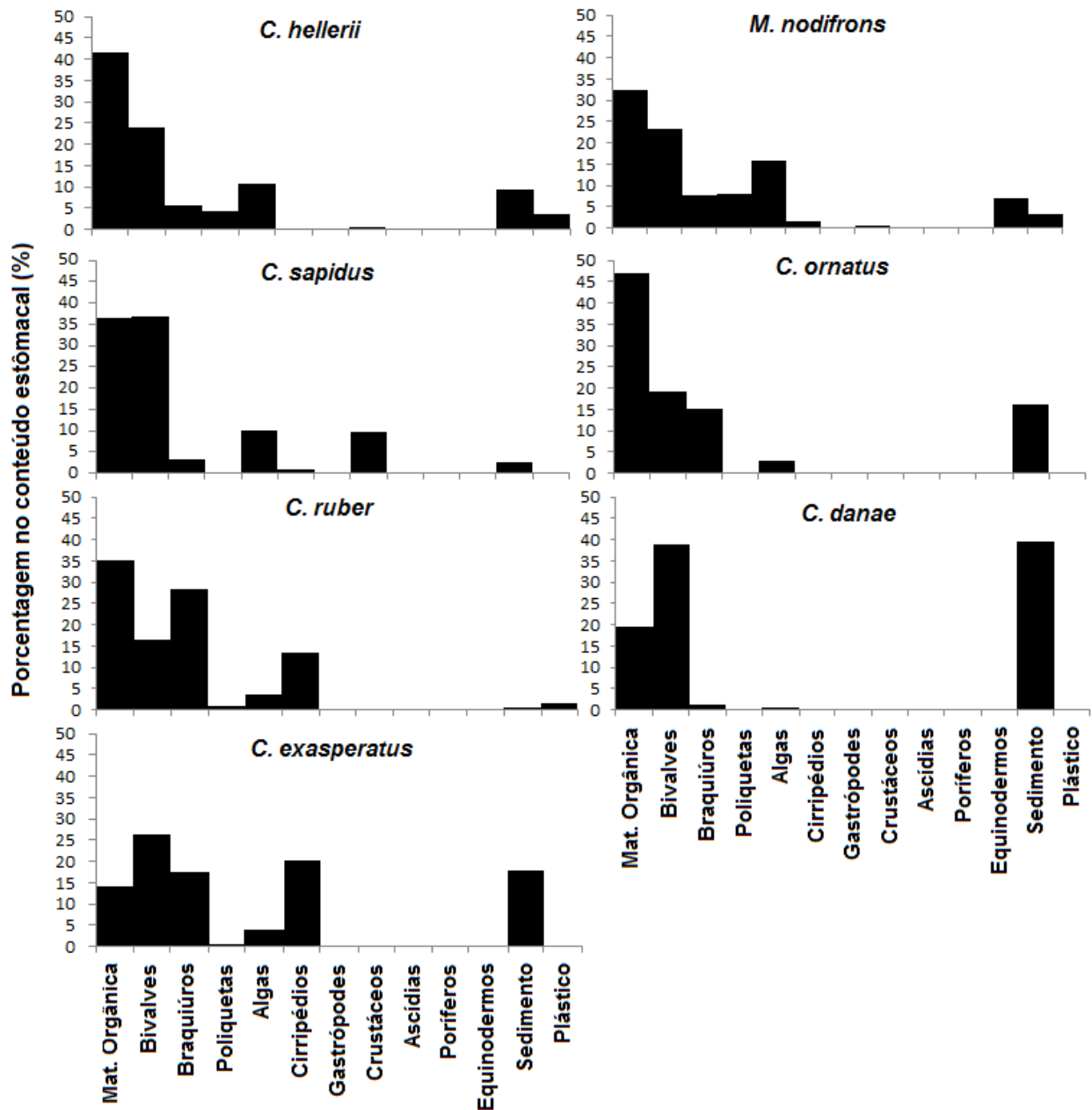


Figura 7. Composição da dieta das sete espécies de decápodes.

A maior similaridade entre dietas ocorreu entre a espécie invasora *C. hellerii* e a nativa *M. nodifrons* (Figura 8), com predominância dos grupos funcionais Matéria Orgânica, Bivalves e Algas (Figura 7). A segunda, terceira e quarta dieta mais similar à dieta da espécie invasora foram, respectivamente, *C. sapidus*, *C. ornatus* e *C. ruber* (Figura 8).

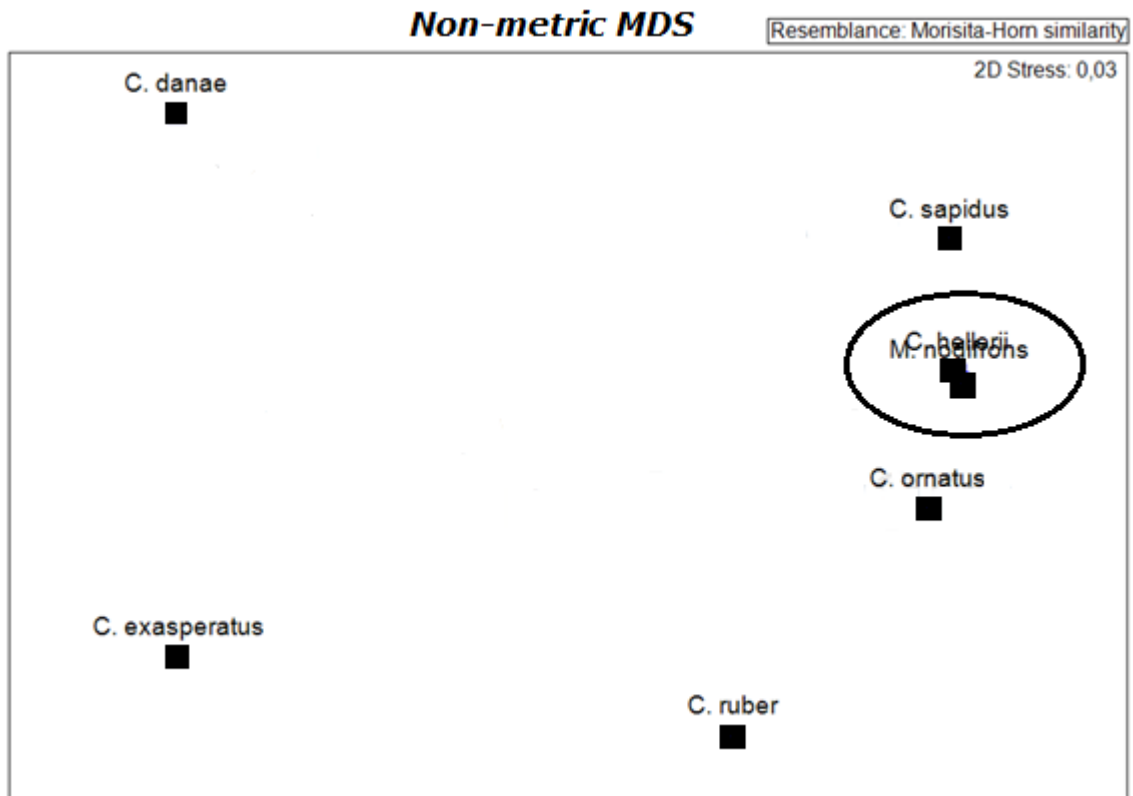


Figura 8. Similaridade entre a dieta de *C. hellerii* e das seis espécies nativas.

Dos sete grupos de presas sésseis encontrados nos costões, Bivalves foi o grupo preferido pelas sete espécies de decápodes em treze dos vinte e quatro costões, sendo que a espécie invasora *C. hellerii* e a nativa *M. nodifrons* competiram por esse recurso em dois costões, e as espécies nativas *C. ornatus*, *C. sapidus* e *M. nodifrons* competiram por esse recurso no costão de Barequeçaba. Poliquetas foi o segundo grupo preferido por 4 espécies em oito costões, e duas espécies nativas, *C. ruber* e *M. nodifrons*, competiram por esse recurso no costão do Félix (Tabela 5).

4 – Competição intra e interespecífica

Em ambiente natural as competições intra e interespecífica desencadearam interações comportamentais que resultaram em quelípodos e pereiópodos autotomizados ou em regeneração e em fraturas na carapaça dos exemplares das sete espécies. As espécies com maior porcentagem de injúrias foram *C. hellerii*, *C. ornatus*, *C. ruber* e *C. danae* (Tabela 6), indicando que essas são as espécies que mais realizam interações comportamentais.

Tabela 5. Índice de Eletividade para os sete grupos funcionais de presas sésseis.

Costão	Espécie	Bivalves	Poliquetas	Gastrópodes	Cirripédios	Algas	Esponjas	Ascídias
Itararé	<i>C. hellerii</i>	0,3*	-1,0	-0,7	-1,0	-1,0	-1,0	-
Itararé	<i>M. nodifrons</i>	0,1*	-0,5	-0,7	-1,0	-1,0	-1,0	-
Fortaleza	<i>C. hellerii</i>	0,7*	1,0*	-1,0	-1,0	-0,8	-	-
Fortaleza	<i>M. nodifrons</i>	0,3*	-	0,6*	-1,0	0,0	-	-
Barequeçaba	<i>C. ornatus</i>	0,2*	-1,0	-1,0	-1,0	-1,0	-1,0	-1,0
Barequeçaba	<i>C. sapidus</i>	0,3*	-1,0	-1,0	-1,0	-0,8	-1,0	-1,0
Barequeçaba	<i>M. nodifrons</i>	0,3*	-1,0	-0,6	-1,0	-0,9	-1,0	-1,0
São Lourenço	<i>C. exasperatus</i>	0,2*	-0,9	-1,0	-1,0	-1,0	-1,0	-
São Lourenço	<i>M. nodifrons</i>	0,4*	-0,3	-0,8	-0,5	-1,0	-1,0	-
Félix	<i>C. ruber</i>	-0,1	1,0*	-1,0	-1,0	-0,8	-1,0	-1,0
Félix	<i>M. nodifrons</i>	-0,8	1,0*	-1,0	0,0	-0,3	-1,0	-1,0
Itaquitanduva	<i>C. hellerii</i>	0,2*	-1,0	-1,0	-1,0	-1,0	-	-
Araçá	<i>C. hellerii</i>	0,5*	-	-1,0	-1,0	-0,4	-1,0	-
Itaguassú	<i>C. hellerii</i>	0,7*	-1,0	-1,0	-1,0	-1,0	-1,0	-1,0
Engenho	<i>M. nodifrons</i>	0,4*	-0,5	-1,0	-1,0	-1,0	-1,0	-
Mocóca	<i>M. nodifrons</i>	0,4*	-0,4	-1,0	-1,0	-1,0	-	-
Toninhas	<i>M. nodifrons</i>	0,2*	-1,0	-1,0	-1,0	-0,7	-1,0	-1,0
Lázaro	<i>C. ruber</i>	0,5*	-1,0	-1,0	0,2*	-0,9	-	-
Enseada	<i>C. ruber</i>	0,8*	-	-	-0,6	-0,8	-1,0	-1,0
Perequê	<i>C. danae</i>	0,4*	-1,0	-1,0	-1,0	-1,0	-	-
Mocóca	<i>C. hellerii</i>	-1,0	0,3*	-1,0	-1,0	-0,6	-	-
Branca	<i>M. nodifrons</i>	-1,0	0,3*	-1,0	-1,0	-1,0	-	-
Itaguá	<i>M. nodifrons</i>	-0,3	0,2*	-1,0	-1,0	-0,6	-1,0	-
Calhetas	<i>M. nodifrons</i>	-0,2	1,0*	-1,0	-1,0	-0,2	-	-
Itaguassú	<i>M. nodifrons</i>	-1,0	1,0*	-1,0	-1,0	-0,8	-1,0	-1,0
Dura	<i>C. danae</i>	-0,1	1,0*	0,8*	-1,0	-0,9	-	-
Lázaro	<i>C. hellerii</i>	-1,0	-1,0	0,7*	-1,0	-0,1	-	-
Feiticeira	<i>M. nodifrons</i>	-0,3	-	0,2*	-1,0	-0,3	-1,0	-1,0
Itararé	<i>C. exasperatus</i>	-0,4	-1,0	-1,0	0,5*	-0,6	-1,0	-
Perequê	<i>C. sapidus</i>	-0,7	-1,0	-1,0	-0,8	0,3*	-	-

* indica preferência pelo consumo; valores em negrito indicam competição entre espécies por um mesmo tipo de presa, no mesmo costão rochoso; valores negativos indicam rejeição ao consumo.

Tabela 6. Porcentagem de injúrias nos exemplares capturados de cada espécie.

Injúrias (%)							
	<i>C. hellerii</i>	<i>C. ruber</i>	<i>C. danae</i>	<i>C. exasperatus</i>	<i>C. ornatus</i>	<i>C. sapidus</i>	<i>M. nodifrons</i>
Machos	26,59	17,81	17,52	0,00	31,03	5,56	8,66
Fêmeas	13,92	8,22	3,65	16,00	3,45	11,11	10,71
Total	40,51	26,03	21,17	16,00	34,48	16,67	19,37

Em laboratório a competição exerceu influência direta sobre a quantidade de presas consumida e no tempo de utilização das tocas. Entretanto, essa influência alterou de forma diferente os níveis de lactato e glicose. A concentração de glicose na hemolinfa dos animais não variou entre tratamentos, mas foram diferentes entre as espécies. A espécie invasora e a nativa *C. ruber* apresentaram uma maior concentração de glicose do que a espécie nativa *C. danae* (Figura 9). Já as concentrações de lactato na hemolinfa dos siris não variaram entre as espécies e os tratamentos (Tabela 7).

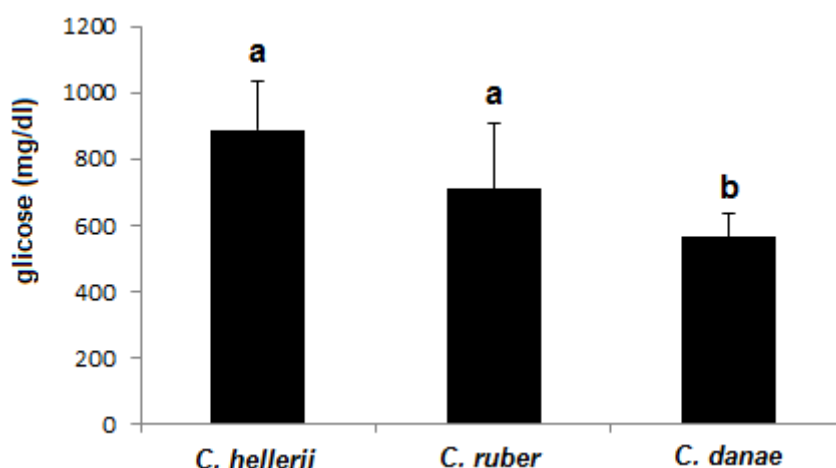


Figura 9. Concentração de glicose (mg/dl) na hemolinfa da espécie invasora (*C. hellerii*) e das duas espécies nativas (*C. ruber* e *C. danae*). (Letras diferentes correspondem a valores significativamente diferentes, $P \leq 0,01$).

Tabela 7. Concentrações de lactato na hemolinfa de *C. hellerii*, *C. ruber* e *C. danae* (Cochran = 0,37).

Fonte de variação	Grau de liberdade	MS	F	p
Espécie	2	55225	1,39	0,26
Tratamento	2	26161	0,66	0,52
Espécie/Tratamento	4	28425	0,72	0,58
Resíduo	36	39651		

O consumo total de presas por tanque foi influenciado diretamente pela competição intraespecífica, variando tanto entre espécies quanto na interação espécie/tratamento.

O consumo total de presas foi maior nos tanques de *C. danae* do que nos tanques de *C. ruber* e *C. hellerii*, indicando que essas duas espécies foram mais influenciadas pela competição intraespecífica do que *C. danae*. Além disso, não houve diferença no consumo total de presas entre os tratamentos sem competição e com competição intraespecífica, tanto para *C. ruber* quanto para *C. hellerii*, o que também indica a ação da competição intraespecífica sobre essas duas espécies (Figura 10).

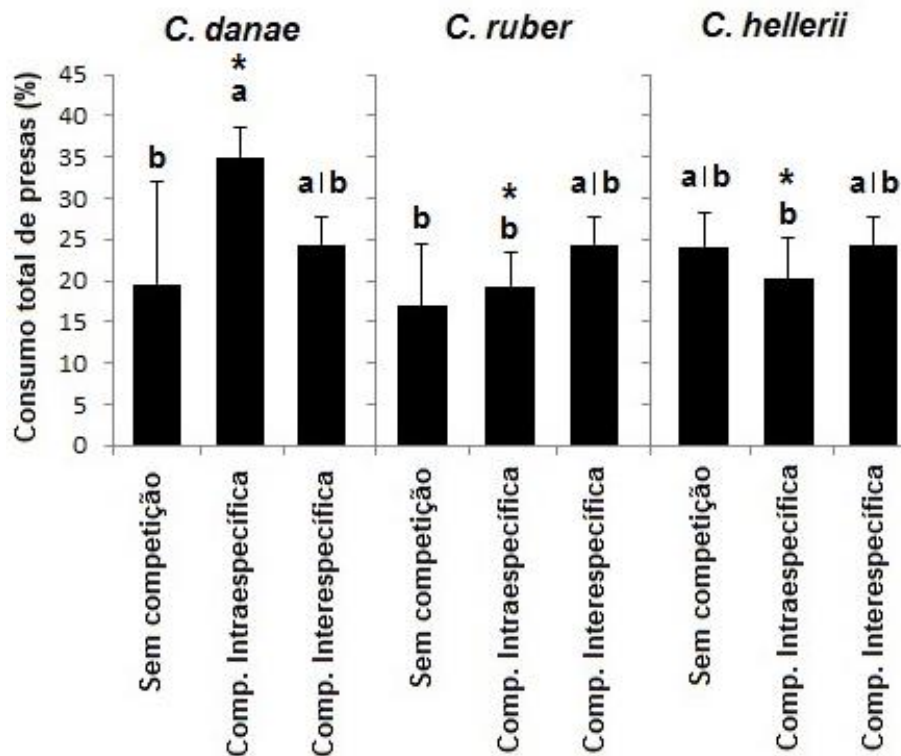


Figura 10. Consumo total de presas nos tratamentos sem competição e com competição intra e interespecífica. (Letras diferentes indicam diferenças estatisticamente significativas, $P \leq 0,01$; * indica valores estatisticamente diferentes entre espécies em um mesmo tratamento).

As presas mais consumidas em todos os tratamentos foram *Brachidontes sp.*, *Perna perna* e *Sargassum sp.* (Figura 11).

O tempo de utilização das tocas também foi influenciado pela competição intra e interespecífica. A competição intraespecífica exerceu maior influência sobre *C. ruber*, que utilizou mais as tocas nos tratamentos de competição interespecífica. Já *C. danae* foi mais influenciado pela competição interespecífica, frequentando mais as tocas nos tratamentos de competição intraespecífica e diminuindo seu uso nos tratamentos com a presença de *C. ruber* e *C. hellerii* (Figura 12).

No tratamento de competição interespecífica, a espécie invasora *C. hellerii* e a espécie nativa *C. ruber* fizeram uso das tocas por tempo semelhante (Figura 12), inclusive da melhor toca (Figura 13), indicando que essas duas espécies competem diretamente por tocas quando estão em um mesmo ambiente.

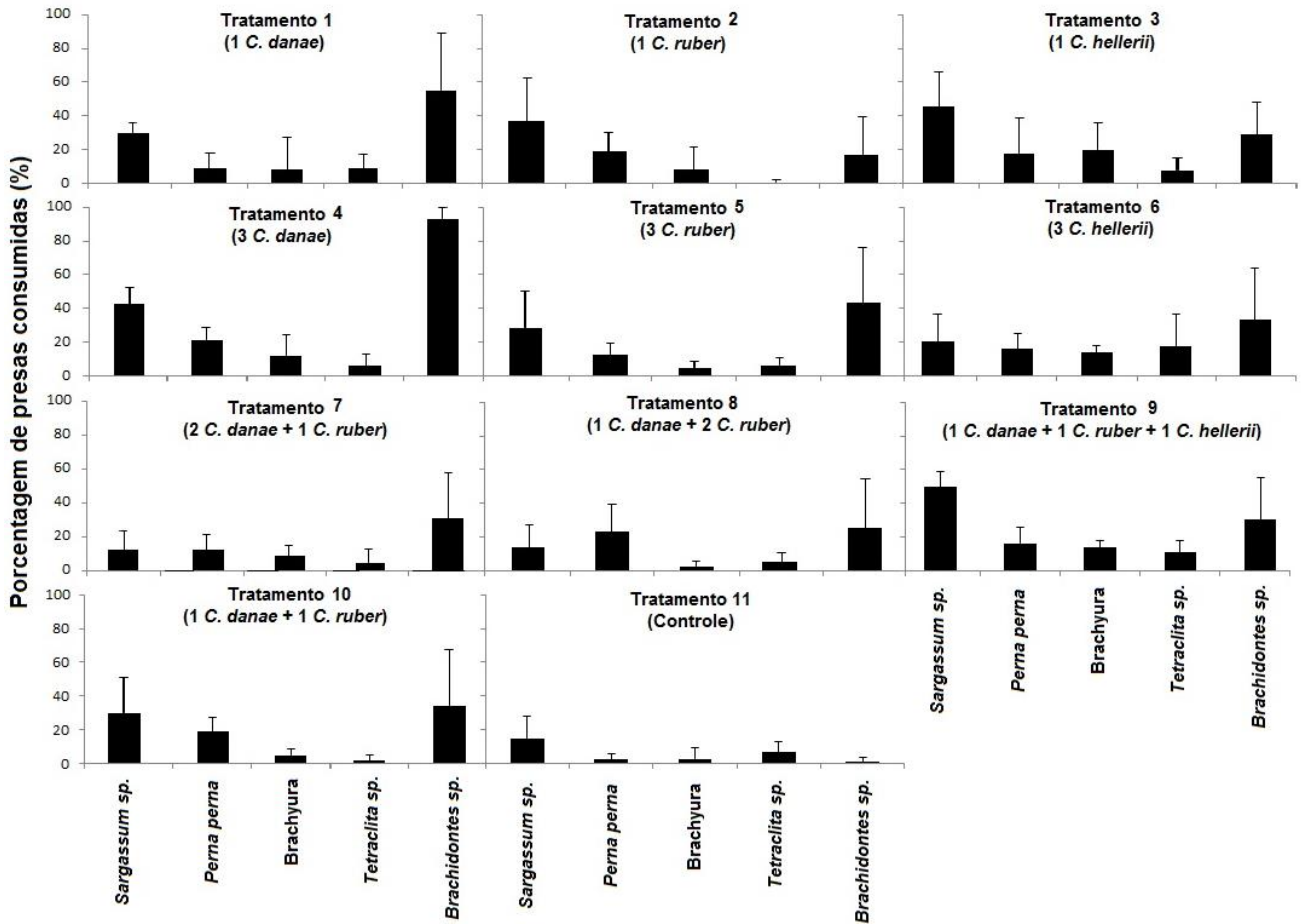


Figura 11. Consumo de presas nos onze tratamentos experimentais.

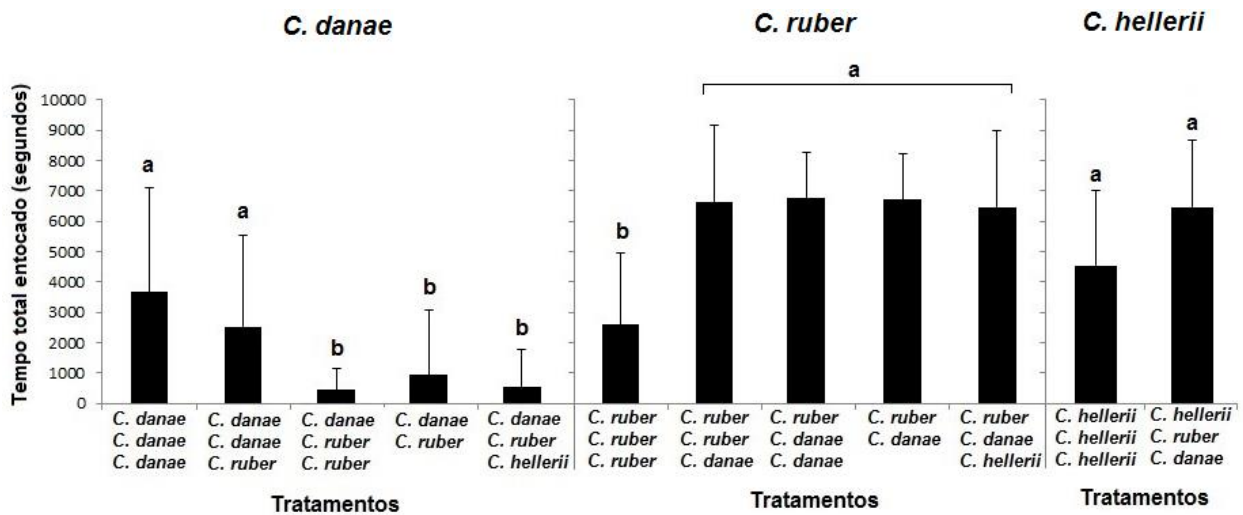


Figura 12. Tempo total de utilização das tocas. (Letras diferentes correspondem a valores diferentes, $P \leq 0,03$).

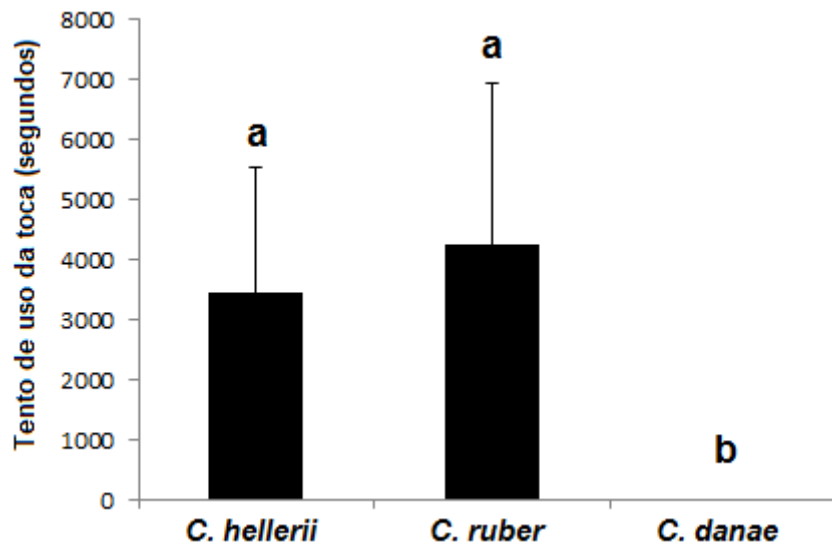


Figura 13. Tempo total de utilização da melhor toca, no tratamento de competição interespecífica. (Letras diferentes correspondem a valores diferentes, $P \leq 0,03$).

As competições intra e interespecífica não influenciaram na quantidade de confrontos, display e no comportamento de remover o adversário da toca, não havendo diferença entre as espécies e os tratamentos (Tabela 7). Entretanto, o comportamento de deslocar o adversário do local, foi maior nos tratamentos de competição intraespecífica de *C. ruber*, do que nos demais tratamentos e espécies (Figura 14), indicando uma maior interação comportamental de exemplares de *C. ruber* com indivíduos da mesma espécie, do que de espécies diferentes.

Tabela 7. Quantidade de comportamentos agonísticos realizados durante o experimento (Cochran = 0,41).

Fonte de variação	Grau de liberdade	MS	F	p
Espécie	2	7,03	2,18	0,13
Tratamento	1	4,03	1,25	0,27
Espécie/Tratamento	2	0,03	0,01	0,99
Resíduo	24	3,22		

5 – Delineamento Substitutivo

A espécie nativa *C. danae* foi a mais influenciada pelo processo de substituição de espécies. O consumo total de presas foi maior no tratamento de competição intraespecífica, com 3 exemplares de *C. danae* no mesmo tanque, do que nos demais tratamentos. Entretanto, esse consumo total de presas diminuiu quando 1 ou 2 exemplares de *C. danae* foram substituídos por exemplares de *C. ruber*. Essa alteração diminuiu a pressão predatória sobre três grupos de presas, *Brachidontes sp.*, braquiúros e algas. O consumo dessas presas foi menor nos tratamentos multiespecíficos com espécies nativas, do que no tratamento monoespecífico de *C. danae* (Figura 15).

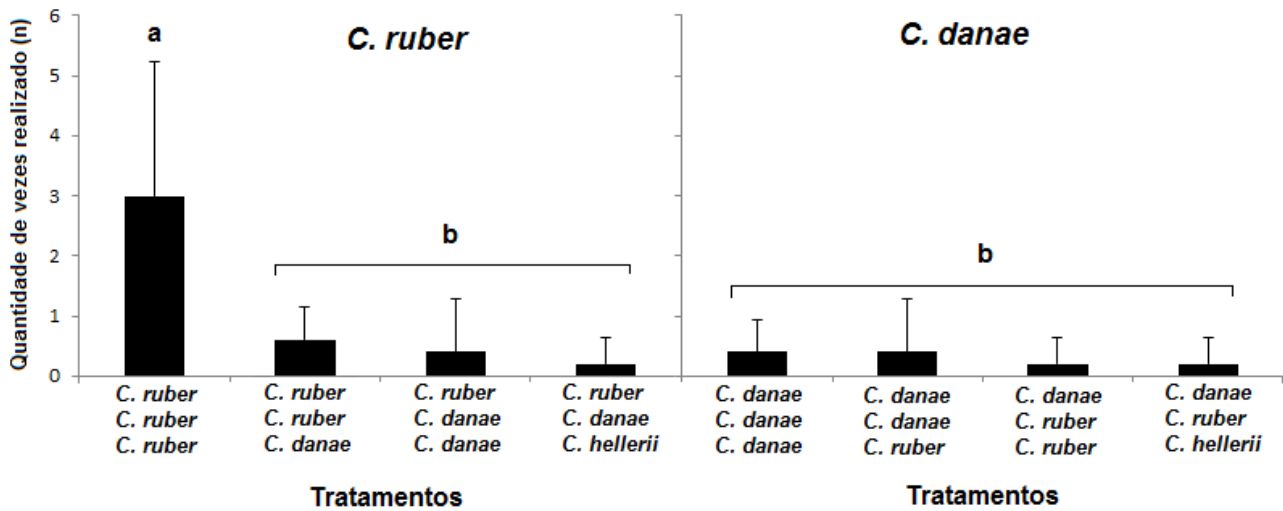


Figura 14. Ocorrência do comportamento de 'deslocar o adversário do local', em relação aos tratamentos. (Letras diferentes correspondem a valores diferentes, $P \leq 0,02$).

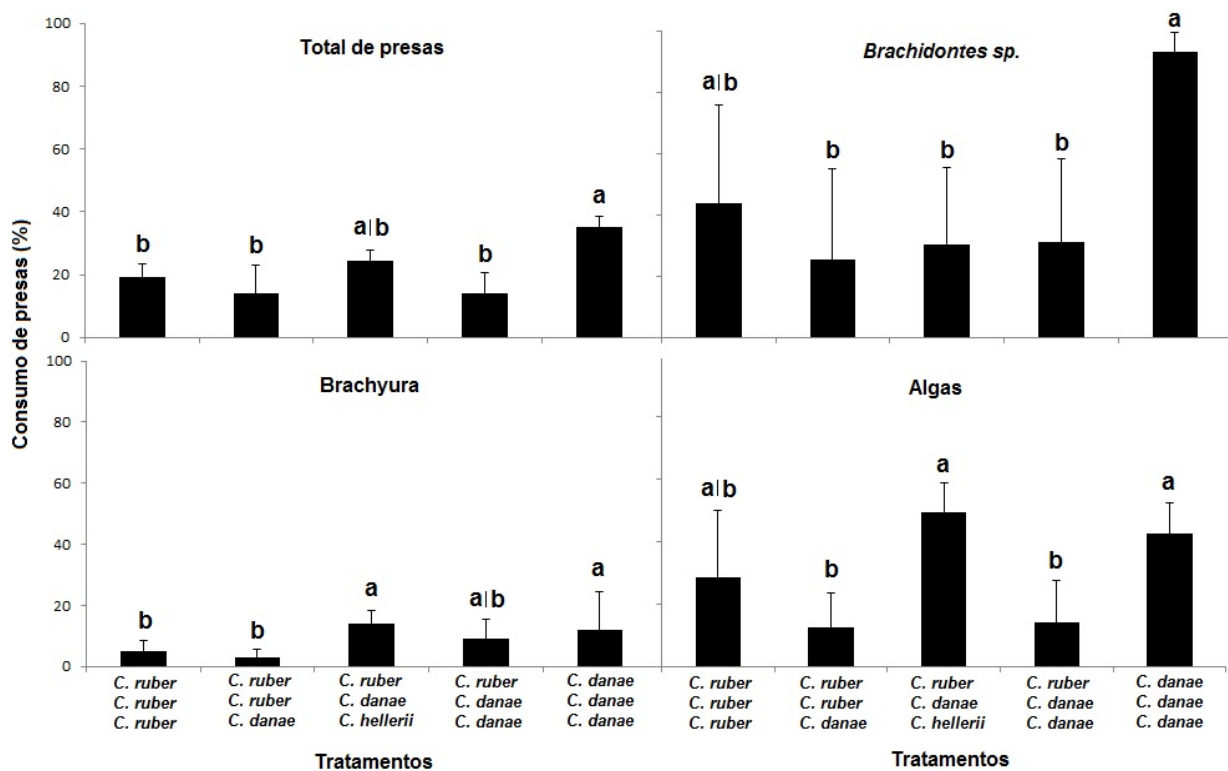


Figura 15. Consumo de presas nos tratamentos com delineamento substitutivo. (Letras diferentes correspondem a valores diferentes, $P \leq 0,03$).

O tempo de utilização das tocas, nos tratamentos com delineamento substitutivo, variou de acordo com a espécie e o tratamento. Tanto *C. ruber* quanto *C. danae* utilizaram mais as tocas nos tratamentos de competição intraespecífica, do que nos tratamentos de competição interespecífica em que não eram as espécies predominantes. Isso revela que, quando há substituição de espécies e a competição interespecífica passa a ocorrer contra a espécie

invasora, ou mesmo contra outra espécie nativa com maior densidade de indivíduos, as duas espécies nativas tendem a utilizar menos as tocas como refúgio. Além disso, nos tratamentos de competição interespecífica com a presença de 2 exemplares de *C. ruber* e 1 exemplar de *C. danae*, *C. ruber* utilizou mais as tocas do que *C. danae*, indicando que *C. ruber* é um competidor por tocas mais eficiente que *C. danae* (Figura 16).

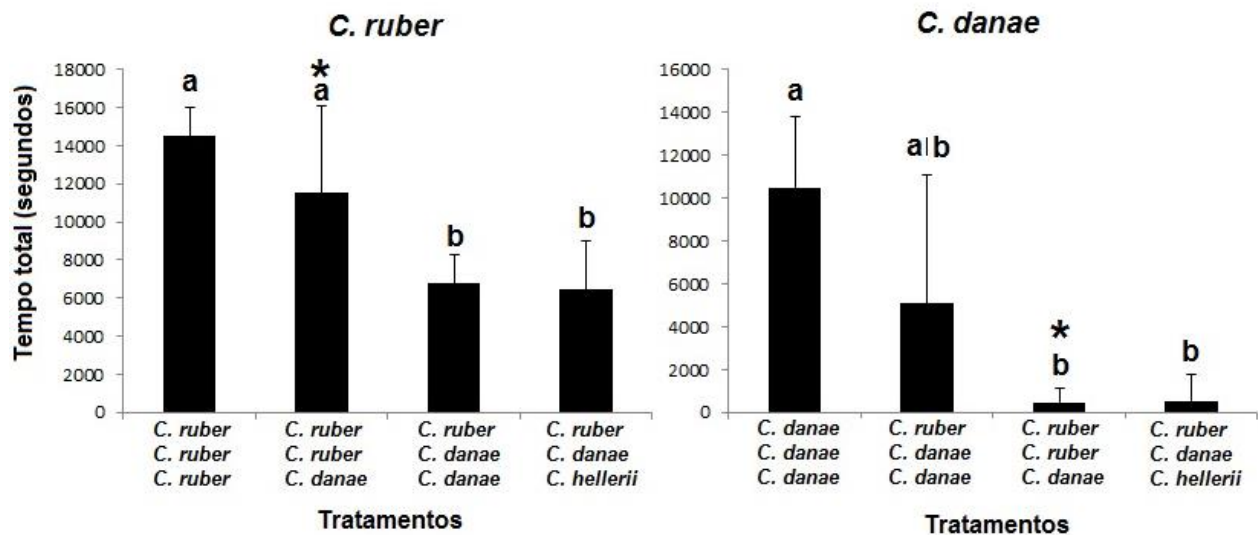


Figura 16. Tempo total de utilização das tocas, nos tratamentos com delineamento substitutivo. (Letras diferentes correspondem a valores diferentes, $P \leq 0,02$; * indica comparação entre espécies dentro de um mesmo tratamento).

6 – Delineamento Aditivo

A adição da espécie invasora no tanque experimental não exerceu influência sobre o estresse nas duas espécies nativas, uma vez que não houve diferença nas concentrações de glicose e lactato, no tempo de utilização de tocas e nem na quantidade de comportamentos agonísticos entre os tratamentos com e sem a espécie invasora. Entretanto, *C. danae* utilizou significativamente menos as tocas do que *C. ruber*, em ambos os tratamentos, indicando que essa espécie sofre influência da competição interespecífica, independente de qual das duas espécies esteja competindo com ela (Figura 17).

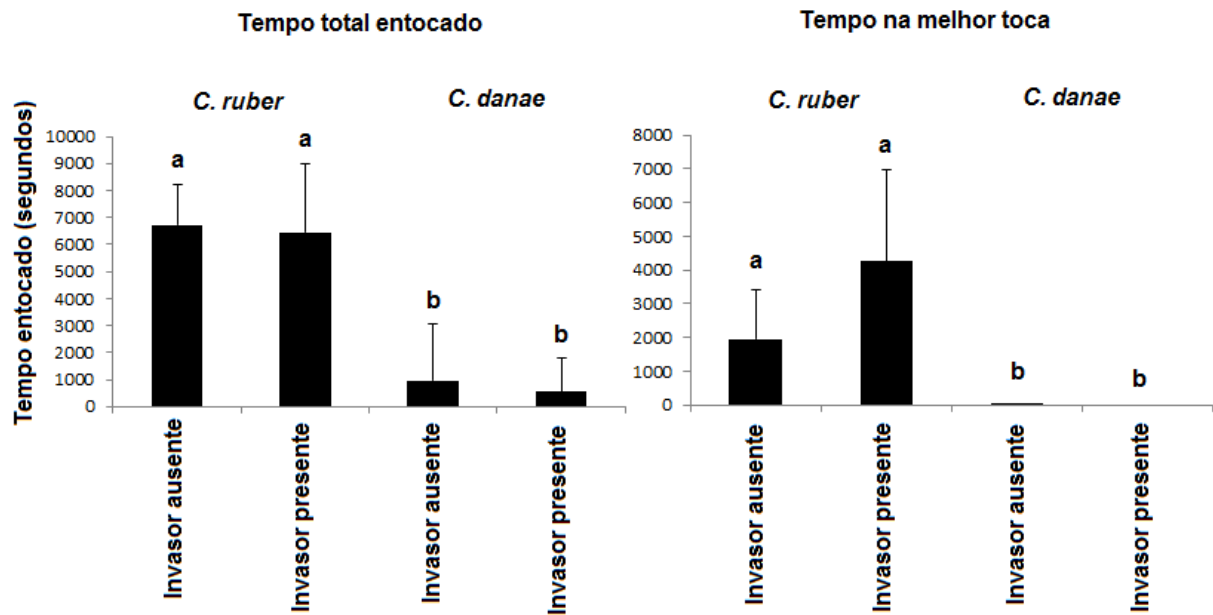


Figura 17. Tempo total de utilização de tocas e tempo de utilização da melhor toca, nos tratamentos com a presença e ausência da espécie invasora. (Letras diferentes correspondem a valores diferentes, $P \leq 0,01$).

Apesar de *C. ruber* não ter sofrido influência de *C. hellerii*, a semelhança no tempo de utilização das tocas por essas duas espécies, indica mais uma vez que ambas competem de forma equivalente pelas tocas (Figura 18), e que a espécie invasora pode representar uma ameaça à espécie nativa, por intermédio da competição por tocas.

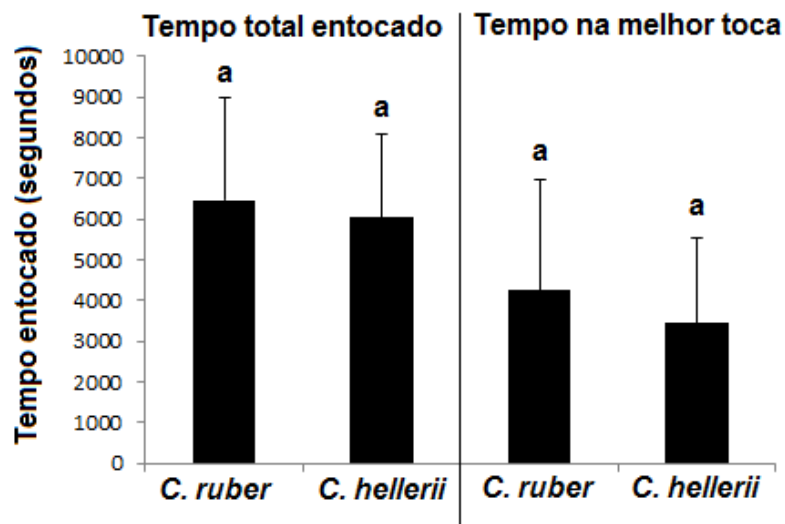


Figura 18. Tempo total de utilização das tocas e da melhor toca, no tratamento de competição interespecífica com a espécie invasora. (Letras iguais correspondem a valores semelhantes).

DISCUSSÃO

A espécie invasora *C. hellerii* está estabelecida no litoral do Estado de São Paulo, compete diretamente por recursos com seis espécies de decápodes nativos, é onívora e tem o potencial de elevar a pressão predatória sobre quatro importantes grupos de presas, bivalves, braquiúras, algas e poliquetas. Desses quatro grupos, três são considerados 'engenheiros do ecossistema' (Borthagaray & Carranza, 2007; Bouma *et al.*, 2009; Cole & McQuaid, 2011), servindo de substrato secundário, abrigo e recurso alimentar para inúmeras espécies ao longo de seus ciclos de vida. Dessa forma, o aumento populacional de *C. hellerii* pode indiretamente provocar o desequilíbrio de toda a teia trófica local, provocando a redução da biodiversidade.

O fato dos mexilhões do gênero *Brachidontes sp.* e da espécie *Perna perna* terem sido as presas preferenciais da espécie invasora e de cinco espécies nativas, tanto em ambiente natural quanto em laboratório, fortalecem a hipótese de impacto sobre esses engenheiros do ecossistema e conseqüentemente sobre toda a comunidade de espécies que fazem uso desse recurso. Outros trabalhos também revelam a preferência de *C. hellerii* e de duas espécies nativas, *C. ornatus* e *M. nodifrons*, pelo consumo de moluscos (Mantelatto & Christofolletti, 2001; Madambashi *et al.*, 2005; Sant'Anna *et al.*, 2015), entretanto nenhum deles avaliaram os efeitos ecológicos desse consumo. Ruiz (1987) mostrou que a pressão predatória exercida por um caranguejo invasor, *Cancer magister*, reduziu significativamente as populações de duas espécies de bivalves (*Transennella confusa* e *Transennella tantilla*) e uma de Tanaidacea (*Leptochelia dubia*), diminuindo conseqüentemente as populações de aves marinhas que faziam uso desse recurso alimentar na baía de Bodega/EUA. Esse trabalho exemplifica o desequilíbrio provocado pela redução das populações de grupos funcionais, reforçando o potencial impacto da introdução de *C. hellerii*.

Outros estudos mostram que bivalves sempre foram uma importante fonte de alimento para decápodes (Elner, 1978; Jamieson *et al.*, 1998; Wong *et al.*, 2010; Calderwood *et al.*, 2016), entretanto, a diversidade e densidade de predadores afetam seu consumo de forma distinta. Griffen (2006) mostrou que o consumo de presas diminui conforme a densidade de predadores aumentou, e que a competição intraespecífica pode ter um efeito inibidor equivalente ou maior que a competição interespecífica, e Tran *et al.* (2014) também mostraram que a competição interespecífica entre ermitões reduziu a taxa de consumo de alimentos em uma das espécies. Já Chakravarti & Cotton (2014) mostraram que a presença da competição intraespecífica altera o tempo de manipulação e consumo de presas, fazendo com que o consumo fique mais rápido e a taxa de ingestão maior, e Griffen *et al.* (2008) demonstraram que

o aumento da diversidade de predadores elevou o consumo de presas, inclusive de mexilhões, revelando que a competição interespecífica também pode elevar a pressão predatória.

Apesar de parecerem resultados contraditórios, todos esses são resultados esperados, principalmente se levarmos em consideração as variáveis comportamentais. Quando a disputa por recursos é baixa, existe a tendência de que o consumo de presas acompanhe o aumento da densidade de predadores (Rosenzweig & MacArthur, 1963; Ruiz, 1987). Isso foi observado em nosso tratamento monoespecífico com *C. danae*, onde o consumo de presas foi maior nos tanques com três exemplares dessa espécie, do que no tanque com apenas um exemplar. Entretanto, quando a competição por recursos é elevada, o tempo despendido com interações comportamentais, ou a inatividade dos animais reprimida por um competidor mais agressivo (Preisser *et al.*, 2005; Kakareko *et al.*, 2013), diminui o tempo gasto com a alimentação, resultando conseqüentemente em um consumo menor de presas. Essas duas relações comportamentais entre predadores foram observadas em nosso experimento.

Nos tratamentos de competição intraespecífica para *C. ruber* e *C. hellerii*, o maior número de interações comportamentais diminuiu o consumo de presas. Já a redução no consumo de *Brachidontes sp.*, braquiúros, algas, e no consumo total de presas, nos tratamentos de competição interespecífica, teve relação com a inatividade de *C. danae*. A espécie invasora e a nativa *C. ruber* reprimiram a atividade de *C. danae*, que passou a evitar o contato com ambas às espécies, permanecendo enterrado na areia. Resultado similar foi observado por Wong *et al.* (2010), onde exemplares do congênera *C. sapidus*, também consumiram menos presas nos tratamentos de competição interespecífica, revelando que as interações comportamentais entre predadores tem um importante papel na relação predador/presa, podendo refletir diretamente na estruturação da comunidade em ambiente natural, por meio da diminuição da pressão predatória.

A ausência de confrontos diretos entre animais, não significa necessariamente que não haja interações comportamentais entre eles. Normalmente, antes de um confronto físico de fato, uma série de sinais químicos, físicos e comportamentais, chamados de 'demonstrações inofensivas de força' (Huntingford & Chellappa, 2007), são usados para demonstrar dominância, sendo tão eficientes quanto à agressão em disputas por recursos (Eibl-Eibesfeldt, 1961; Elwood & Briffa, 2001). Dessa forma, apensar do número de confrontos diretos não ter variado entre nossos tratamentos, o comportamento de 'deslocar o adversário do local' foi significativamente maior nos tanques com três exemplares de *C. ruber* do que nos demais, dando indícios de uma maior interação comportamental por parte dessa espécie nativa.

Mesmo não sendo um comportamento de agressão, esse pode ser considerado como um comportamento de medição de força. De forma geral, os comportamentos de medição de força são exibidos primariamente, reduzindo significativamente a necessidade de um confronto direto

(Clutton-Brock & Albon, 1979; Elwood e Briffa, 2001). Isso explica a não alteração do número de confrontos nesse tratamento e justifica a diminuição do consumo de presas. Já para a espécie invasora, o indicativo de maior interação comportamental foi a quantidade de animais com algum tipo de injúria capturados em ambiente natural, durante o monitoramento das espécies. Resultado similar foi observado por Sant'Anna *et al.* (2012a), onde quase 50 % dos machos da espécie invasora coletados, tinham alguma injúria. Esses dados também auxiliam a entender o menor consumo de presas nos tratamentos com três exemplares de *C. hellerii*.

As análises fisiológicas também indicaram uma maior interação comportamental por parte de *C. ruber* e *C. hellerii*. Apesar de não ter ocorrido alterações nas concentrações de lactato e glicose entre os tratamentos, a concentração de glicose na hemolinfa da espécie invasora e da nativa *C. ruber* foram significativamente maiores que em *C. danae*, indicando que essas duas espécies tiveram um gasto energético maior que *C. danae*. Esse gasto energético está diretamente relacionado à disputa por recursos e foi comprovado por Matsumasa & Murai (2005), que encontraram concentrações maiores de glicose na hemolinfa de caranguejos expostos a interações agonísticas, mesmo que apenas por contato visual. Isso relaciona diretamente nossos resultados de concentração de glicose e uso de tocas. As espécies que mais disputaram e usaram as tocas, *C. hellerii* e *C. ruber*, também foram às que apresentaram maior concentração de glicose na hemolinfa, comprovando a relação dos dados fisiológicos com as interações comportamentais. Outro estudo realizado por Elwood & Briffa (2001) revelou ainda que as concentrações de glicose na hemolinfa de ermitões, além de estarem diretamente associadas aos custos energéticos das demonstrações de força, também foram maiores nos animais dominantes, confirmando que *C. hellerii* e *C. ruber* são as espécies dominantes nas disputas contra *C. danae*.

O fato de *C. danae* ter se afastado das tocas, passando a se abrigar enterrando na areia e não ter disputado recursos nos tratamentos de competição interespecífica, confirmou que essa espécie ocupa um nicho diferente de *C. ruber* e *C. hellerii*, sustentando as observações feitas por Azevedo (2009). Dessa forma, nossos dados suportam que a espécie de siri nativa com maior sobreposição de nicho com a invasora realmente é *C. ruber*, que passa a ser o decápode mais ameaçado pela introdução de *C. hellerii* na costa do Estado de São Paulo.

Em laboratório, a competição por recursos entre *C. ruber* e a espécie invasora foi mais equilibrada, com resultados similares no consumo total de presas e tempo de utilização das tocas. Entretanto, quando levamos em consideração os dados de campo e o aumento populacional da espécie invasora (Sant'Anna *et al.*, 2012a), a pressão competição em ambiente natural pode ser maior. Nossos resultados mostram que essas duas espécies ocupam a mesma zonação, fazem uso e disputam as mesmas tocas e consomem as mesmas presas, no entanto capturamos mais que o dobro de exemplares da espécie invasora no litoral do Estado

de São Paulo, sendo Ubatuba a única região onde a ocorrência da espécie nativa ainda é maior que a invasora.

Esses são dados preocupantes, uma vez que o histórico de estudos sobre levantamento da carcinofauna na região da Baixada Santista (Pita *et al.*, 1985; Moreira *et al.*, 1988; Reigada *et al.*, 2006; Sant'Anna *et al.*, 2012a) mostram que *C. ruber* já apresentava uma redução de sua população nessa região, havendo um agravamento desse quadro após o início da ocorrência (Reigada *et al.*, 2006) e posterior aumento populacional de *C. hellerii* (Sant'Anna *et al.*, 2012a). A ausência de estudos contínuos não nos permite afirmar que a redução da população de *C. ruber*, na região da Baixada Santista, teve relação com o processo de bioinvasão de *C. hellerii*, nem que o impacto será o mesmo caso houver aumento populacional da espécie invasora na região de Ubatuba. Entretanto, trabalhamos com duas hipóteses. A primeira se baseia no conceito de 'ocupação de nicho vago'. O declínio populacional de *C. ruber*, provocado por fatores desconhecidos, poderia ter deixado um habitat 'desocupado', favorecendo a ocupação e o estabelecimento de outra espécie. Por ser uma região portuária a chance de ocupação desse 'nicho vago' por uma espécie invasora acaba sendo maior e teria favorecido o estabelecimento de *C. hellerii*. Fato similar a esse foi observado por Sciberras & Schembri (2007), onde a espécie de caranguejo invasora ocupou um 'nicho vago' e não chegou a competir com a espécie nativa similar.

A segunda hipótese se baseia no conceito de 'exclusão por competição'. A competição por tocas e o tempo de ocupação da melhor toca, mostraram que *C. ruber* e *C. hellerii* competem por abrigos. O aumento populacional da espécie invasora poderia elevar a competição por tocas, excluindo a espécie nativa de seu abrigo natural. Por *C. ruber* não ter a mesma capacidade que *C. danae* de se enterrar na areia, como observado durante o experimento, essa espécie nativa estaria automaticamente mais vulnerável a predação e a captura por pescadores artesanais, o que poderia resultar a médio e longo prazo, na redução de sua população.

No ano de 2012, conversas informais com pescadores artesanais no costão do Araçá, em São Sebastião, revelaram que esses pescadores preferiam capturar a espécie nativa à invasora, alegando que a espécie nativa era menos 'nervosa' e 'ficava nas tocas mais rasas', o que pode ser um indicativo de dominância da espécie invasora sobre as melhores tocas em ambiente natural, por meio de comportamentos agressivos. Além disso, Bahlai *et al.* (2015), em um trabalho ao longo de 24 anos com Coleoptera, demonstrou que o declínio populacional de espécies nativas, tem relação direta com a exploração competitiva, sendo a magnitude desse declínio impulsionada pela relação com a espécie invasora. Esse estudo mostrou ainda, que ao longo dos anos, conforme a população da espécie invasora foi atingindo valores elevados, algumas espécies nativas mudaram o seu padrão de habitat, indicando mais uma vez que *C.*

hellerii, por meio do aumento da pressão competitiva, pode estar impondo com que *C. ruber* desloque o seu habitat.

Essas informações revelam o risco que *C. ruber* corre ao compartilhar o nicho com a espécie invasora e o potencial impacto mediado pelo aumento da pressão competitiva. Se o aumento da pressão competitiva resultar na exclusão competitiva de *C. ruber* e a pressão seletiva for elevada, pode não haver tempo hábil suficiente para que mecanismos comportamentais e fisiológicos se desenvolvam, permitindo a adaptação dessa espécie nativa a um novo habitat. Se isso ocorrer, essa espécie nativa poderá entrar em processo de extinção local.

Além dos impactos causados diretamente pelo aumento da pressão predatória e competitiva, *C. hellerii* pode estar provocando desequilíbrio às populações de siris nativos, antes mesmo de esses tornarem-se adultos. Estudos revelam que indivíduos adultos de decápodes invasores, podem reduzir significativamente a sobrevivência de juvenis de espécies nativas, por intermédio da predação de megalopas, levando conseqüentemente a redução dessas populações nativas (Jamieson *et al.*, 1998; Griffen & Riley, 2015). Apesar de não termos encontrado megalopas nos estômagos dos exemplares adultos de *C. hellerii*, poucos indivíduos jovens foram capturados para refutar essa hipótese. Observações realizadas por Mantelatto & Souza-Carey (1998) nos dão indícios de que indivíduos jovens de *C. hellerii* ocupam nichos diferentes dos adultos. Essa segregação de nicho pela maturidade sexual é uma estratégia comum em muitos grupos animais, tendo como principais objetivos, evitar a predação de indivíduos jovens por adultos da mesma espécie e evitar a concorrência por alimento entre jovens e adultos (Begon *et al.*, 2006). Dessa forma, não podemos descartar a possibilidade de que jovens da espécie invasora estejam competindo e predando jovens de espécies nativas, o que aumentaria mais uma vez o potencial de impacto dessa espécie invasora.

Implicações para manutenção do monitoramento e dos estudos ecológicos

Charybdis hellerii está bem estabelecida na litoral paulista, principalmente na região da Baixada Santista, mostrou-se um predador eficiente, consumindo presas sésseis e móveis, de origem animal e vegetal, e um competidor vigoroso, disputando tocas e presas com seis espécies de decápodes nativas. Nossos resultados suportam a hipótese de que essa espécie invasora tem o potencial de reduzir a biodiversidade local, modificando as estruturas populacionais e as interações tróficas direta e indiretamente. A continuidade do monitoramento dessa espécie e de seus impactos, ao longo do litoral de São Paulo, é imprescindível para que o processo de introdução e estabelecimento de uma espécie, assim como a reestruturação da comunidade após seu estabelecimento, seja compreendido. As três regiões estudadas,

Baixada Santista, São Sebastião e Ubatuba, ainda apresentam abundância e distribuição diferenciada dessa espécie, indicando que possivelmente as três regiões encontram-se em estágios diferentes do processo de bioinvasão, tornando-se uma importante oportunidade de se investigar o processo de introdução e expansão de uma espécie invasora e a construção de suas relações tróficas.

A experimentação em mesocosmo, somada aos delineamentos Aditivo e Substitutivo mostrou-se apropriada e eficaz para a avaliação de processos ecológicos como a competição e predação, principalmente sob a perspectiva de impactos provocados pela adição de espécies em teias tróficas. Esse tipo de delineamento experimental possibilita avaliar interações comportamentais e ecológicas entre 'predador/predador' e 'predador/presa', demonstrando ser também uma importante ferramenta para estudos que investigam o efeito da extinção de espécies no ambiente.

Além disso, a incorporação das análises comportamentais e fisiológicas no estudo foi imprescindível para que fosse compreendido como a espécie invasora se relaciona com as nativas ao chegar no ambiente e quais comportamentos favorecem o processo de estabelecimento e expansão da espécie. Essa análise multidisciplinar é pioneira em estudos sobre o processo de bioinvasão, dessa forma recomendamos que o uso de outras áreas do conhecimento como fisiologia, etologia, genética, química, geologia, biogeografia, entre outras, sejam incorporadas em estudos ecológicos, para que resultados cada vez mais amplos e robustos sejam elaborados, possibilitando uma melhor compreensão dos processos estudados. Com intuito de dar continuidade a essa investigação multidisciplinar do processo de bioinvasão de *C. hellerii*, amostras de tecido dos animais utilizados no estudo foram guardadas para análises moleculares futuras.

Nosso experimento não contemplou a investigação do efeito do aumento populacional de *C. hellerii* nas interações comportamentais com as espécies nativas, entretanto recomendamos veementemente que estudos futuros abordem essa questão, no intuito de entender os impactos causados pela expansão populacional de uma espécie introduzida. O entendimento dessas questões possibilitam a elaboração de planos e medidas preventivas, mitigatórias e compensatórias, visando reduzir os crescentes impactos ecológicos e econômicos da bioinvasão em todo o mundo.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Alpert, P.; Bone, E. & Holzapfel, C. 2000. Invasiveness, invasibility and the role of environmental stress in the spread of non-native plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, v. 3, p. 52-66.
- Azevedo, R.R. 2009. Dinâmica populacional de *Charybdis hellerii* e *Callinectes danae* (Decapoda; Portunidae) em um trecho litorâneo da Praia do Araçagy, São José de Ribamar, MA. *Anais do IX Congresso de Ecologia do Brasil*, v. 1, p. 1-3.
- Bahlai, C.A.; Colunga-Garcia, M.; Gage, S.H. & Landis, D.A. 2015. The role of exotic ladybeetles in the decline of native ladybeetle populations: evidence from long-term monitoring. *Biological Invasions*, v. 17, p. 1005-1024.
- Barreto, R.E. & Volpato, G.L. 2006. Stress responses of the fish Nile tilapia subjected to electroshock and social stressors. *Brazilian Journal of Medical and Biological Research*, v. 39, p. 1605-1612.
- Barreto, R.E.; Volpato, G.L.; Faturi, C.B.; Giaquinto, P.C.; Freitas, E.G. & Castilho, M.F. 2009. Aggressive behaviour traits predict physiological stress responses in Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*). *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology*, v. 42, p. 109-118.
- Bartolini, F.; Penha-Lopes, G.; Limbu, S.; Paula, J. & Cannicci, S. 2009. Behavioural responses of the mangrove fiddler crabs (*Uca annulipes* and *U. inversa*) to urban sewage loadings: Results of a mesocosm approach. *Marine Pollution Bulletin*, v. 58, p. 1860-1867.
- Bax, N.; Williamson, A.; Agüero, M.; Gonzalez, E. & Geeves, W. 2003. Marine invasive alien species: a threat to global biodiversity. *Marine Policy*, v. 27, p. 313-323.
- Begon, M.; Townsend, C.R. & Harper, J.L. 2006. Ecology from Individuals to Ecosystems. *Blackwell Publishing*, Fourth Edition, pp. 759.
- Benedetti-Cecchi, L.; Nuti, S. Cinelli, F. 1996. Analysis of spatial and temporal variability in interactions among algae, limpets and mussels in low-shore habitats on the west coast of Italy. *Marine Ecology Progress Series*, v. 144, p. 87-96.
- Benedetti-Cecchi, L. 2004. Increasing accuracy of causal inference in experimental analyses of biodiversity. *Function Ecology*, v. 18, p. 761-768.
- Bentes, A.B.; Lima, W.G.; Suélly, F.; Paula, J.D.; Silva, K.; Abrunhosa, F. & Bentes, B. 2013. Occurrence of *Charybdis hellerii* (Milne Edwards, 1867) (Crustacea, Decapoda, Portunidae) in an Amazonian Estuary. *Biota Amazônica*, v. 3, p. 181-184.
- Bokn, T.L.; Duarte, C.M.; Pedersen, M.F.; Marba, N.; Moy, F.E.; Barro'n, C.; Bjerkeng, B.; Borum, J.; Christie, H.; Engelbert, S.; Fotel, F.L.; Hoell, E.E.; Karez, R.; Kersting, K.; Kraufvelin, P.; Lindblad, C.; Olsen, M.; Sanderud, K.A.; Sommer, U. & Sørensen, K. 2003.

- The response of experimental rocky shore communities to nutrient additions. *Ecosystems*, v. 6, p. 577-594.
- Bolaños, J.A.; Baeza, J.A.; Hernandez, J.E.; Lira, C. & López, R. 2012. Population dynamics and reproductive output of the non-indigenous crab *Charybdis hellerii* in the south-eastern Caribbean Sea. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, v. 92, p. 469-474.
- Boos Junior, H.; Oliveira, M.M. & Delfim, R. 2010. Novos registros do siri exótico *Charybdis hellerii* (A. Milne-Edwards, 1867) (Crustacea, Portunidae), no litoral do Estado de Santa Catarina, Brasil. *Revista CEPSUL – Biodiversidade e Conservação Marinha*, v. 1, p. 1-7.
- Borthagaray, A.I. & Carranza, A. 2007. Mussels as ecological engineers: their contribution to species richness in a rocky littoral community. *Acta Oecologica*, v. 31, p. 243-250.
- Bouma, T.J.; Olenin, S.; Reise, K. & Ysebaert, T. 2009. Ecosystem engineering and biodiversity in coastal sediments: posing hypotheses. *Helgoland Marine Research*, v. 63, p. 95-106.
- Bovy, H.C.; Barrios-O'Neill, D.; Emmerson, M.C.; Aldridge, D.C. & Dick, J.T.A. 2015. Predicting the predatory impacts of the "demon shrimp" *Dikerogammarus haemobaphes*, on native and previously introduced species. *Biological Invasions*, v. 17, p. 597-607.
- Branco, J.O. & Verani, J.R. 1997. Dinâmica da alimentação natural de *Callinectes danae* Smith (Decapoda, Portunidae) na Lagoa da Conceição, Florianópolis, Santa Catarina, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, v. 14, p. 1003-1018.
- Bridges, C.R. & Brand, A.R. 1980. The effect of hypoxia on oxygen consumption and blood lactate levels of some marine crustácea. *Comparative Biochemistry and Physiology, Part A: Physiology*, v. 65, p. 399-409.
- Bruno, J.F. & O'Connor, M.I. 2005. Cascading effects of predator diversity and omnivory in a marine food web. *Ecology Letters*, v. 8, p. 1048-1056.
- Byrnes, J.; Stachowicz, J.J.; Hultgren, K.M.; Hughes, A.R.; Olyarnik, S.V. & Thornber, C.S. 2006. Predator diversity strengthens trophic cascades in kelp forests by modifying herbivore behaviour. *Ecology Letters*, v. 9, p. 61-71.
- Calado, T.C.S. 1996. Registro de *Charybdis hellerii* (Milne Edwards, 1867) em Águas do Litoral Brasileiro (Decapoda: Portunidae). *Boletim de Estudos de Ciências do Mar*, v. 9, p. 175-180.
- Calderwood, J.; O'Connor, N.E. & Roberts, D. 2016. Breaking and entering: Examining the role of stress and aerial exposure in predator-prey relationships between the common shore crab (*Carcinus maenas*) and cultivated blue mussels (*Mytilus edulis*). *Aquaculture*, v. 452, p. 217-223.
- Campos, N.H. & Türkay, M. 1989. On a record of *Charybdis hellerii* from the Caribbean coast of Colombia. *Senckenbergiana Maritima*, v. 20, p. 119-123.

- Cannicci, S.; Gomei, M.; Boddi, B. & Vannini, M. 2002. Feeding habits and natural diet of the intertidal crab *Pachygrapsus marmoratus*: opportunistic browser or selective feeder? *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, v. 54, p. 983-1001.
- Carqueija, C.R.G. & Gouvêa, E.P. 1996. A ocorrência, na costa brasileira, de um Portunidae (Crustacea, Decapoda), originário do Indo-Pacífico e Mediterrâneo. *Nauplius*, v. 4, p. 105-112.
- Case, B.C.; Lewbarta, G.A. & Doerr, P.D. 2005. The physiological and behavioural impacts of and preference for an enriched environment in the eastern box turtle (*Terrapene carolina carolina*). *Applied Animal Behaviour Science*, v. 92, p. 353-365.
- Chakravarti, L.J. & Cotton, P.A. 2014. The Effects of a Competitor on the Foraging Behaviour of the Shore Crab *Carcinus maenas*. *PLoS ONE*, v. 9, p. 1-5.
- Choy, S.C. 1986. Natural diet and feeding habits of the crabs *Liocarcinus puber* and *L. holsatus* (Decapoda, Brachyura, Portunidae). *Marine Ecology Progress Series*, v. 31, p. 87-99.
- Christofoletti, R.A.; Takahashi, C.K.; Oliveira, D.N. & Flores, A.A.V. 2011. Abundance of sedentary consumers and sessile organisms along the wave exposure gradient of subtropical rocky shores of the south-west Atlantic. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, v. 91, p. 961-967.
- Clarke, C.; Hilliard, R.; Junqueira, A.O.R.; Polglaze, J. & Raaymakers, S. 2004. Ballast water risk assessment, Port of Sepetiba, Federal Republic of Brazil. *Globalast Monographs Series*, v. 14, p. 1-63.
- Clutton-Brock, T.H. & Albon, S.D. 1979. The roaring of red deer and the evolution of honest advertisement. *Behaviour*, v. 69, p. 145-170.
- Cohen, A.N.; Carlton, J.T. & Fountain, M.C. 1995. Introduction, dispersal and potential impacts of the green crab *Carcinus maenas* in San-Francisco Bay, California. *Marine Biology*, v. 122, p. 225-237.
- Cole, V.J. & McQuaid, C.D. 2011. Broad-scale spatial factors outweigh the influence of habitat structure on the fauna associated with a bioengineer. *Marine Ecology Progress Series*, v. 442, p. 101-109.
- Connell, J.H. 1961. The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of the barnacle *Chthamalus stellatus*. *Ecology*, v. 42, p. 710-723.
- Dineen, J.F.; Clark, P.F.; Hines, A.H.; Reed, S.A. & Walton, H.P. 2001. Life history, larval description, and natural history of *Charybdis hellerii* (Decapoda, Brachyura, Portunidae), an invasive crab in the western Atlantic. *Journal of Crustacean Biology*, v. 21, p. 774-805.
- Drake, D.A.R.; Mercader, R.; Dobson, T. & Mandrak, N.E. 2015. Can we predict risky human behavior involving invasive species? A case study of the release of fishes to the wild. *Biological Invasions*, v. 17, p. 309-326.

- Dunne, J.A.; Williams, R.J. & Martinez, N.J. 2002. Network structure and biodiversity loss in food webs: robustness increases with connectance. *Ecology Letters*, v. 5, p. 558-567.
- Edgar, G.J. 1990. Predator-prey interactions in seagrass beds. II. Distribution and diet of the blue manna crab *Portunus pelagicus* Linnaeus at Cliff Head, Western Australia. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, v. 139, p. 23-32.
- Edgell, T.C. & Rochette, R. 2009. Prey-induced changes to a predator's behaviour and morphology: Implications for shell-claw covariance in the northwest Atlantic. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, v. 382, p. 1-7.
- Eibl-Eibesfeldt, I. 1961. The fighting behaviour of animals. *Scientific American*, v. 205, p. 112-121.
- Elliott, J.K. & Mariscal, R.N. 2001. Coexistence of nine anemonefish species: differential host and habitat utilization, size and recruitment. *Marine Biology*, v. 138, p. 23-36.
- Elnor, R.W. 1978. The mechanics of predation by the shore crab, *Carcinus maenas* (L.), on the edible mussel, *Mytilus edulis* L. *Oecologia*, v. 36, p. 333-344.
- Elnor, R.W. 1981. Diet of green crab *Carcinus maenas* (L) from Port Hebert, southwestern Nova Scotia. *Journal of Shellfish Research*, v. 1, p. 89-94.
- Elwood, R.W. & Briffa, M. 2001. Information gathering and communication during agonistic encounters: a case study of hermit crabs. *Advances in the Study of Behavior*, v. 30, p. 53-97.
- Essl, F.; Dullinger, S.; Rabitsch, W., Hulme, P.E.; Huber, K.; Jarosik, V.; Kleinbauer, I. & Krausmann, F. 2011. Socioeconomic legacy yields an invasion debt. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, v. 108, p. 203-207.
- Felten, V.; Charmantier, G.; Mons, R.; Geffard, A.; Rousselle, P.; Coquery, M.; Garric, J. & Geffard, O. 2008. Physiological and behavioural responses of *Gammarus pulex* (Crustacea: Amphipoda) exposed to cadmium. *Aquatic Toxicology*, v. 86, p. 413-425.
- Ferreira, C.E.L.; Junqueira, A.O.R.; Villac, M.C. & Lopes, R.M. 2008. Marine Bioinvasions in the Brazilian Coast: Brief Report on History of Events, Vectors, Ecology, Impacts and Management of Non-indigenous Species. In. *Biological Invasions in Marine Ecosystems*, Eds. G. Rilov & J.A. Crooks, Springer-Verlag, pp. 459-478.
- Fingerman, M. & Nagabhushan, R. 1992. Control of release of crustacean hormones by neuroregulators. *Comparative Biochemistry and Physiology, Part C: Comparative Pharmacology*, v. 102, p. 343-352.
- Fingerman, M. 1997. Crustacean endocrinology: a retrospective, prospective and introspective analysis. *Physiological Zoology*, v. 70, p. 257-269.
- Finke, D.L. & Denno, R.F. 2004. Predator diversity dampens trophic cascades. *Nature*, v. 429, p. 407-410.

- Froggia, C. 2012. First record of *Charybdis japonica* (Crustacea: Decapoda: Portunidae) in the Mediterranean Sea. *Marine Biodiversity Records*, v. 5, p. 1-3.
- Galil, B.S. 2000. A sea under siege-alien species in the Mediterranean. *Biological Invasions*, v. 2, p. 177-186.
- Geiger, W.; Alcorlo, P., Baltanás, A. & Montes, C. 2005. Impacto of an introduced crustacean on the trophic webs of Mediterranean wetlands. *Biological Invasions*, v. 7, p. 49-73.
- Gollasch, S. & Nehring, S. 2006. National checklist for aquatic alien species in Germany. *Aquatic Invasions*, v. 1, p. 245-269.
- Gómez, O. & Martínez-Iglesias, J.C. 1990. Reciente hallazgo de la especie indopacífica *Charybdis hellerii* (A. Milne-Edwards, 1867) (Crustacea: Decapoda: Portunidae) em aguas cubanas. *Caribbean Journal of Science*, v. 26, p. 70-72.
- Greenaway, P. & Linton, S.M. 1995. Dietary Assimilation and Food Retention Time in the Herbivorous Terrestrial Crab *Gecarcoidea natalis*. *Physiological Zoology*, v. 68, p. 1006-1028.
- Greenwood, J.G. & Fielder, D.R. 1980. The zoeal stages and megalopa of *Charybdis callianassa* (Herbst) (Decapoda: Portunidae:), reared in the laboratory. *Proceedings of the Royal Society of Queensland*, v. 91, p. 61-76.
- Griffen, B.D. 2006. Detecting emergent effects of multiple predator species. *Oecologia*, v. 148, p. 702-709.
- Griffen, B.D. & Riley, M.E. 2015. Potential impacts of invasive crabs on one life history strategy of native rock crabs in the Gulf of Maine. *Biological Invasions*, v. 17, p. 2533-2544.
- Griffin, J.N.; Haye, K.L.; Hawkins, S.J.; Thompson, R.C. & Jenkins, S.R. 2008. Predator diversity and ecosystem functioning: density modifies the effect of resource partitioning. *Ecology*, v. 89, p. 298-305.
- Gust, N. & Inglis, G.J. 2006. Adaptive multi-scale sampling to determine an invasive crab's habitat usage and range in New Zealand. *Biological Invasions*, v. 8, p. 339-353.
- Hairston, N. G. 1989. Ecological experiments: purpose, design, and execution. *Cambridge University Press*, Cambridge, United Kingdom, pp. 370.
- Halpern, B.S.; Cottenie, K. & Broitman, B.R. 2006. Strong Top-Down Control in Southern California Kelp Forest Ecosystems. *Science*, v. 312, p. 1230-1232.
- Hernández, G.; Bolaños, J. 1995. Additions to the anomuran and brachyuran fauna of northeastern Venezuela. *In: The Crustacean Society Summer Meeting*, p. 25- 27.
- Hillebrand, H. & Cardinale, B.J. 2004. Consumer effects decline with prey diversity. *Ecology Letters*, v. 7, p. 192-201.
- Holland, B.S. 2000. Genetics of marine bioinvasions. *Hydrobiologia*, v. 420, p. 63-71.

- Holle, B.V. 2013. Environmental stress alters native-nonnative relationships at the community scale. *Biological Invasions*, v. 15, p. 417-427.
- Hooper, D.U.; Chapin III, F.S.; Ewel, J.J.; Hector, A.; Inchausti, P.; Lavorel, S.; Lawton, J.H.; Lodge, D.M.; Loreau, M.; Naeem, S.; Schmid, B.; Setälä, H.; Symstad, A.J.; Vandermeer, J. & Wardle, D.A. 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs*, v. 75, p. 3-35.
- Hulme, P.E. 2009. Trade, transport and trouble: managing invasive species pathway in an era of globalization. *Journal of Applied Ecology*, v. 46, p. 10-18.
- Huntingford, F.A.; Taylor, A.C.; Smith, I.P. & Thorpe, K.E. 1995. Behavioural and physiological studies of aggression in swimming crabs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, v. 193, p. 21-39.
- Huntingford, F.A. & Chellappa, S. 2007. Agressão. In: *Comportamento Animal*. Eds. M.A. Yamamoto & G.L. Volpato, EDUFRN, Natal, pp. 157-173.
- Huston, M. 1979. A general hypothesis of species diversity. *American Naturalist*, v. 113, p. 81-102.
- Jamieson, G.S.; Grosholz, E.D.; Armstrong, D.A. & Elner, R.W. 1998. Potential ecological implications from the introduction of the European green crab, *Carcinus maenas* (Linnaeus), to British Columbia, Canada, and Washington, USA. *Journal of Natural History*, v. 32, p. 1587-1598.
- Jenkins, S.R.; Moore, P.; Burrows, M.T.; Garbary, D.J.; Hawkins, S.J.; Ingolfsson, A.; Sebens, K.P.; Snelgrove, P.V.R.; Wethey, D.S. & Woodin, S.A. 2008. Comparative ecology of North Atlantic shores: do differences in players matter for process? *Ecology*, v. 89, p. S3-S23.
- Jenni, L. & Schaub, M. 2003. Behavioural and Physiological Reactions to Environmental Variation in Bird Migration: a Review. In: *Avian Migration*. Eds. P. Berthold, E. Gwinner & E. Sonnenschein, Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, pp. 155-171.
- Junqueira, A.O.R.; Tavares, M.D.S.; Schaeffer-Novelli, Y.; Radashevsky, V.I.; Cirelli, J.O.; Julio, L.M.; Romagnoli, F.C.; Santos, K.C. & Ferreira-Silva, M.A.G. 2010. Zoobentos. In: *Informe sobre as espécies exóticas invasoras marinhas no Brasil / Ministério do Meio Ambiente (Série Biodiversidade, 33)*, Eds. R.M. Lopes, IO-USP, pp. 440.
- Kakareko, T.; Kobak, J.; Grabowska, J.; Jermacz, L.; Przybylski, M.; Poznan´ska, M.; Pietraszewski, D. & Copp, G.H. 2013. Competitive interactions for food resources between invasive racer goby *Babka gymnotrachelus* and native European bullhead *Cottus gobio*. *Biological Invasions*, v. 15, p. 2519-2530.
- Kathirvel, M. & Gopalakrishnan, K.N. 1974. On the occurrence of *Charybdis* (*Charybdis*) *hellerii* (A. Milne Edwards) (Decapoda : Portunidae) along the west coast of India. *Journal of the Marine Biological Association of India*, v. 16, p. 286-287.

- Katsanevakis, S.; Wallentinus, I.; Zenetos, A.; Leppäkoski, E.; Çinar, M.E.; Oztürk, B.; Grabowski, M.; Golani, D. & Cardoso, A.C. 2014. Impacts of invasive alien marine species on ecosystem services and biodiversity: a pan-European review. *Aquatic Invasions*, v. 9, p. 391-423.
- Kelley, A.L.; Rivera, C.E. & Buckley, B.A. 2013. Cold tolerance of the invasive *Carcinus maenas* in the east Pacific: molecular mechanisms and implications for range expansion in a changing climate. *Biological Invasions*, v. 15, p. 2299-2309.
- Kerckhof, F.; Haelters, J. & Gollasch, S. 2007. Aliens species in the marine and brackish ecosystem: the situation in Belgian waters. *Aquatic Invasions*, v. 2, p. 243-257.
- Krebs, C.J. 1999. Ecological Methodology. Second edition. *Benjamin/Cummings, Menlo Park, California, USA*, pp. 740.
- Kronfeld-Schor, N. & Dayan, T. 2003. Partitioning of time as an ecological resource. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, v. 34, p. 153-181.
- Lamb, E.G.; Kembel, S.W. & Cahill Jr, J.F. 2009. Shoot, but not root, competition reduces community diversity in experimental mesocosms. *Journal of Ecology*, v. 97, p. 155-163.
- Landschoff, J.; Lackschewitz, D.; Keszy, K. & Reise, K. 2013. Globalization pressure and habitat change: Pacific rocky shore crabs invade armored shorelines in the Atlantic Wadden Sea. *Aquatic Invasions*, v. 8, p. 77-87.
- Lemaitre, R. 1995. *Charybdis hellerii* (Milne Edwards, 1867), a nonindigenous portunid crab (Crustacea: Decapoda: Brachyura) discovered in the Indian River lagoon system of Florida. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, v. 108, p. 643-648.
- Lubchenco, J. 1978. Plant species diversity in a marine intertidal community: importance of herbivore food preference and algal competitive abilities. *American Naturalist*, v. 112, p. 23-39.
- Luque, G.M.; Bellard, C.; Bertelsmeier, C.; Bonnaud, E.; Genovesi, P.; Simberloff, D. & Courchamp, F. 2014. The 100th of the world's worst invasive alien species. *Biological Invasions*, v. 16, p. 981-985.
- Madambashi, A.M.; Christofolletti, R.A. & Pinheiro, M.A.A. 2005. Natural diet of the crab *Menippe nodifrons* Stimpson, 1859 (Brachyura, Menippidae) in Paranapua Beach, São Vicente (SP), Brasil. *Nauplius*, v. 13, p. 77-82.
- Mantelatto, F.L.M. & Souza-Carey, M.M. 1998. Brachyura (Crustacea, Decapoda) Associated to *Schizoporella unicornis* (Bryozoa, Gymnolaemata) in Ubatuba Bay (SP), Brazil. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, v. 41, p. 212-217.
- Mantelatto, F.L.M. & Dias, L.L. 1999. Extension of the known distribution of *Charybdis hellerii* (A. Milne-Edwards, 1867) (Decapoda, Portunidae) along the Western Tropical South Atlantic. *Crustaceana*, v. 72, p. 617-620.

- Mantelatto, F.L.M. & Christofolletti, R.A. 2001. Natural feeding activity of the crab *Callinectes ornatus* (Portunidae) in Ubatuba Bay (São Paulo, Brazil): influence of season, sex, size and molt stage. *Marine Biology*, v. 138, p. 585-594.
- Mantelatto, F.L.M. & Garcia, R.B. 2001. Biological Aspects of the Nonindigenous Portunid Crab *Charybdis hellerii* in the Western Tropical South Atlantic. *Bulletin of Marine Science*, 68, p. 469-477.
- Marchetti, M.P. & Moyle, P.B. 2001. Effects of flow regime on fish assemblages in a regulated California stream. *Ecological Applications*, v. 11, p. 530-539.
- Matsumasa, M. & Murai, M. 2005. Changes in blood glucose and lactase levels of male fiddler crabs: effects of aggression and claw waving. *Animal Behaviour*, v. 69, p. 569-577.
- Menge, B.A.; Lubchenco, J. & Ashkenas, L.R. 1985. Diversity, heterogeneity and consumer pressure in a tropical rocky intertidal community. *Oecologia*, v. 65, p. 394-405.
- Menge, B.A.; Lubchenco, J. & Ashkenas, L.R. 1986. Experimental separation of effects of consumers on sessile prey in the low zone of a rocky shore in the Bay of Panama: direct and indirect consequences of food web complexity. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, v. 100, p. 225-269.
- Menge, B.A. 2000. Top-down and bottom-up community regulation in marine rocky intertidal habitats. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, v. 250, p. 257-289.
- Micheli, F.; Peterson, C.H. & Mullineaux, L.S. 2002. Predation structures communities at deep-sea hydrothermal vents. *Ecological Monographs*, v. 72, p. 365-382.
- Minchin, D. & Gollasch, S. 2003. Fouling and ships' hulls: how changing circumstances and spawning events may result in the spread of exotic species. *Biofouling*, v. 19, p. 111-122.
- Minchin, D.; Cook, E.J. & Clark, P.F. 2013. Alien species in British brackish and marine waters. *Aquatic Invasions*, v. 8, p. 3-9.
- Miron, G.; Audet, D.; Landry, T. & Moriyasu, M. 2005. Predation potential of the invasive green crab (*Carcinus maenas*) and other common predators on commercial bivalve species found on Prince Edward Island. *Journal of Shellfish Research*, v. 24, p. 579-586.
- Moller, H. 1996. Lessons for invasion theory from social insects. *Biological Conservation*, v. 78, p. 125-142.
- Moreira, P.S.; Paiva-Filho, A.M.; Okida, C.M.; Shmiegelow, J.M.M. & Giannini, R. 1988. Bioecologia de crustáceos braquiúros, no sistema Baía-Estuário de Santos e São Vicente, SP. 1. Ocorrência e composição. *Boletim do Instituto Oceanográfico*, v. 36, p. 55-62.
- Negreiros-Fransozo, M.L. 1996. The Zoea I of *Charybdis hellerii* (A. Milne-Edwards, 1867) (Decapoda, Portunidae) obtained in laboratory. *Nauplius*, v. 4, p. 165-168.
- Özcan, T.; Katagan, T. & Irmak, E. 2010. An exotic crab, *Charybdis hellerii* (A. Milne-Edwards, 1867) along the Turkish Coasts. *Biharean Biologist*, v. 4, p. 1-5.

- Paine, R.T. 1966. Food web complexity and species diversity. *American Naturalist*, v. 100, p. 65-75.
- Paine, R. T. 1994. Marine rocky shores and community ecology: an experimentalist's perspective. *Ecology Institute*, Oldendorf/Luhe, Germany, pp. 152.
- Paine, R.T. 2002. Trophic control of production in a rocky intertidal community. *Science*, v. 296, p. 736-739.
- Perkins, L.B. & Hatfield, G. 2014. Competition, legacy, and priority and the success of three invasive species. *Biological Invasions*, v. 16, p. 2543-2550.
- Petchey, O.L.; Downing, A.L.; Mittelbach, G.G.; Persson, L.; Steiner, C.F.; Warren, P.H. & Woodward, G. 2004. Species loss and the structure and functioning of multitrophic aquatic systems. *Oikos*, v. 104, p. 467-478.
- Pimentel, D.; Lach, L.; Zuniga, R. & Morrison, D. 2000. Environmental and economic costs of nonindigenous species in the United States. *BioScience*, v. 50, p. 53-65.
- Pita, J.B.; Severino-Rodriguez, E.; Graça-Lopes, R. & Coelho, J.A.P. 1985. Levantamento da família Portunidae (Crustacea, Decapoda, Brachyura) no complexo Baía-Estuário de Santos, São Paulo, Brasil. *Boletim do Instituto de Pesca*, v. 12, p. 153-162.
- Polis, G.A. & Strong, D. 1996. Food web complexity and community dynamics. *American Naturalist*, v. 147, p. 813-846.
- Power, M.E. 1992. Top-down and bottom-up forces in food webs: do plants have primacy? *Ecology*, v. 73, p. 733-746.
- Preisser, E.L.; Bolnick, D.I. & Benard, M.F. 2005. Scared to death? The effects of intimidation and consumption in predator-prey interactions. *Ecology*, v. 85, p. 501-509.
- Prop, J. & Vulink, T. 1992. Digestion by barnacle geese in the annual cycle: the interplay between retention time and food quality. *Functional Ecology*, v. 6, p. 180-189.
- Proulx, M. & Mazumder, A. 1998. Reversal of grazing impact on plant species richness in nutrient-poor vs nutrient-rich ecosystems. *Ecology*, p. 79, v. 2581-2592.
- Reigada, A.L.D.; Sant'Anna, B.S.; Zangrande, C.M. & Costa, R.C. 2006. Macrocrustaceans of non-consolidated sublittoral of the São Vicente Estuarine Bay Complex, São Paulo state, Brazil. *Check List*, v. 2, p. 84-88.
- Ricciardi, A. 2001. Facilitative interactions among aquatic invaders: is an "invasional meltdown" occurring in the Great Lakes? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, v. 58, p. 2513-2525.
- Rodríguez, G. & Suárez, H. 2001. Anthropogenic dispersal of decapod crustaceans in aquatic environments. *Interciencia*, v. 26, p. 282-288.
- Rosenzweig, M.L. & MacArthur, R.H. 1963. Graphical representation and stability conditions of predator-prey interactions. *American Naturalist*, v. 97, p. 209-223.

- Ruiz, G. 1987. Interactions among shorebirds, crab, and their invertebrate prey populations. Dissertation. *University of California*, Berkeley, CA, USA.
- Sant'Anna, B.S.; Watanabe, T.T.; Turra, A. & Zara, F.J. 2012a. Relative abundance and population biology of the non-indigenous crab *Charybdis hellerii* (Crustacea: Brachyura: Portunidae) in a southwestern Atlantic estuary-bay complex. *Aquatic Invasions*, v. 7, 347-356.
- Sant'Anna, B.S.; Watanabe, T.T.; Turra, A. & Zara, F.J. 2012b. First record of the non-indigenous portunid crab *Charybdis variegata* from the western Atlantic coast. *Bioinvasions Records*, v. 1, p. 11-16.
- Sant'Anna, B.S.; Branco, J.O.; Oliveira, M.M.; Boos, H. & Turra, A. 2015. Diet and population biology of the invasive crab *Charybdis hellerii* in southwestern Atlantic waters. *Marine Biology Research*, v. 11, p. 814-823.
- Sciberras, M. & Schembri, P.J. 2007. Interspecific interactions between the grapsid crab *Percnon gibbesi* and *Pachygrapsus marmoratus*: implications of na invader. *Rapport of Committee International of Mer Méditerranée*, v. 38, p. 595.
- Siddon, C.E. & Witman, J.D. 2004. Behavioral indirect interactions: Multiple predator effects and prey switching in the rocky subtidal. *Ecology*, v. 85, p. 2938-2945.
- Simberloff, D. 2013. Invasive species: what everyone needs to know. *Oxford University Press*, New York, pp. 300.
- Simon, K.S. & Townsend, C.R. 2003. Impacts of freshwater invaders at different levels of ecological organisation, with emphasis on salmonids and ecosystem consequences. *Freshwater Biology*, v. 48, p. 982-994.
- Slobodkin, L.B. 1964. Experimental Populations of Hydrida. *Journal of Animal Ecology*, v. 33, p. 131-148.
- Snyder, W.E.; Snyder, G.B.; Finke, D.L. & Straub, C.S. 2006. Predator biodiversity strengthens herbivore suppression. *Ecology Letters*, v. 9, p. 789-796.
- Soubeyran, Y.; Meyer, J.; Lebouvier, M.; Thoisy, B.D.; Lavergne, C.; Urtizbereá, F. & Kirchner, F. 2015. Dealing with invasive alien species in the French overseas territories: results and benefits of a 7-year initiative. *Biological Invasions*, v. 17, p. 545-554.
- Stewart, R.I.A.; Dossena, M.; Bohan, D.A.; Jeppesen, E.; Kordas, R.L.; Ledger, M.E.; Meerhoff, M.; Moss, B.; Mulder, C.; Shurin, J.B.; Suttle, B.; Thompson, R.; Trimmer, M. & Woodward, G. 2013. Mesocosm Experiments as a Tool for Ecological Climate-Change Research. In: *Advances in Ecological Research. Global Change in multispecies systems: part III*. Ed. G. Woodward & E.J. O'Gorman. *Academic Press*, London, United Kingdom, p. 71-117.

- Svensson, C.J.; Johansson, E. & Aberg, P. 2006. Competing species in a changing climate: effects of recruitment disturbances on two interacting barnacle species. *Journal of Animal Ecology*, v. 75, p. 765-776.
- Taniguchi, Y. & Nakano, S. 2000. Condition-specific competition: implications for the altitudinal distribution of stream fishes. *Ecology*, v. 81, p. 2027-2039.
- Tavares, M. & Mendonça Jr., J.B. 1996. *Charybdis hellerii* (A. Milne Edwards, 1867) (Brachyura: Portunidae), eighth nonindigenous marine decapod recorded from Brazil. *Crustacean Research*, v. 25, p. 151-157.
- Tavares, M. & Mendonça Jr., J.B. 2004. Introdução de crustáceos decápodes exóticos no Brasil: uma roleta ecológica. In: *Água de lastro e Bioinvasão*. Eds. Silva & Souza, Editora Interciência, Rio de Janeiro, pp. 59-76.
- Thompson, R.C.; Wilson, B.J.; Tobin, M.L.; Hill, A.S. & Hawkins, S.J. 1996. Biologically generated habitat provision and diversity of rocky shore organisms at a hierarchy of spatial scale. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, v. 202, p. 73-84.
- Tilman, D.; Mattson, M. & Langer, S. 1981. Competition and nutrient kinetics along a temperature gradient: an experimental test of a mechanistic approach to niche theory. *Limnology and Oceanography*, v. 26, p. 1020-1033.
- Tokuda, K. & Jensen, G.D. 1969. Determinants of Dominance Hierarchy in a Captive Group of Pigtailed Monkeys (*Macaca nemestrina*)¹. *Primates*, v. 10, p. 227-236.
- Toullec, J.Y.; Vinh, J.; Le Caer, J.P.; Shillito, B. & Soyez, D. 2002. Structure and phylogeny of the crustacean hyperglycemic hormone and its precursor from a hydrothermal vent crustacean: the crab *Bythograea thermydron*. *Peptides*, v. 23, p. 31-42.
- Townsend, M.; Lohrer, A.M.; Rodil, I.F. & Chiaroni, L.D. 2015. The targeting of large-sized benthic macrofauna by an invasive portunid predator: evidence from a caging study. *Biological Invasions*, v. 17, p. 231-244.
- Tran, M.V.; O'Grady, M.; Colborn, J.; Van Ness, K. & Hill, R.W. 2014. Aggression and Food Resource Competition between Sympatric Hermit Crab Species. *PLoS ONE*, v. 9, p. 1-7.
- Trinder P. 1969. Determination of blood glucose using an oxidase-peroxidase system with a non-carcinogenic chromogen. *Journal of Clinical Pathology*, v. 22, p. 158-161.
- Trussell, G.C.; Ewanchuk, P.J. & Bertness, M.D. 2002. Field evidence of trait-mediated indirect interactions in a rocky intertidal food web. *Ecology Letters*, v. 5, p. 241-245.
- Underwood, A.J. 1980. The effects of grazing by gastropods and physical factors on the upper limits of distribution of intertidal macroalgae. *Oecologia*, v. 46, p. 201-213.
- Van Aardt, W.J. 1988. Lactate metabolism and glucose patterns in the river crab, *Potamonautes warreni* Calman, during anoxia and subsequent recovery. *Comparative Biochemistry and Physiology, Part A: Physiology*, v. 91, p. 299-304.

- Wear, R.G. & Haddon, M. 1987. Natural diet of the crab *Ovalipes catharus* (Crustacea, Portunidae) around central and northern New Zealand. *Marine Ecology Progress Series*, v. 35, p. 39-49.
- Webster, S.G. 1996. Measurement of crustacean hyperglycaemic hormone levels in the edible crab *Cancer irroco* during emersion stress. *Journal of Experimental Biology*, v. 199, p. 1579-1585.
- Wee, D.P.C. & Ng, P.K.L. 1995. Swimming crabs of the genera *Charybdis* de Haan, 1833, and *Thalamita* Latreille, 1829 (Crustacea: Decapoda: Brachyura: Portunidae) from peninsular Malaysia and Singapore. *The Raffles Bulletin of Zoology*, v. 1, pp. 128.
- Werner, E. E. 1998. Ecological experiments and a research program in community ecology. In: *Ecological experiments: issues and perspectives*. Eds. W.J. Resetarits, Jr. & J. Bernardo. Oxford University Press, New York, USA, p. 3-26.
- Wong, M.C.; Peterson, C.H. & Kay, J. 2010. Prey size selection and bottom type influence multiple predator effects in a crab–bivalve system. *Marine Ecology Progress Series*, v. 409, p. 143-156.
- Worsfold, N.T.; Warren, P.H. & Petchey, O.L. 2009. Context-dependent effects of predator removal from experimental *icrocosmo* communities. *Oikos*, v. 118, p. 1319-1326.
- Zaiko, A.; Minchin, D. & Olenin, S. 2014. "The day after tomorrow": anatomy of na 'r' strategist aquatic invasion. *Aquatic Invasions*, v. 9, p. 145-155.