

RESSALVA

Atendendo solicitação do(a)
autor(a), o texto completo desta tese
será disponibilizado somente a partir
de 26/01/2017.

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



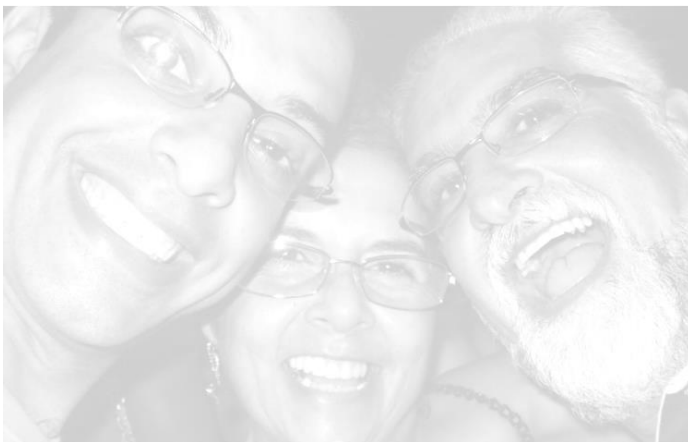
A minha família querida e aos meus amigos, que juntos construíram uma base sólida onde me fortaleci em todos os momentos, encontrando minha paz de espírito e serenidade mental.

*"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 Sebreeck 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;

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.
- Hairton, 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.; Wetthey, 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-Franozo, 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.; Urtizberea, 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.