



UNIVERSIDADE FEDERAL DO CEARÁ

INSTITUTO DE CIÊNCIAS DO MAR

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS MARINHAS TROPICAIS

**ECOLOGIA POPULACIONAL DO BIVALVE *Isognomon bicolor* (C.B. ADAMS, 1945) NO  
LITORAL DO SEMIÁRIDO BRASILEIRO**

LUYSA MARIA DE SOUZA NUNES

FORTALEZA-CE

2022

LUYSA MARIA DE SOUZA NUNES

**ECOLOGIA POPULACIONAL DA INVASÃO DO BIVALVE *Isognomon bicolor* (C.B.  
ADAMS, 1945) NO LITORAL DO SEMIÁRIDO BRASILEIRO**

Tese submetida ao programa de Pós-graduação  
em Ciências Marinhas Tropicais, da Universidade  
Federal do Ceará, como requisito para obtenção  
do título de Doutor(a).

Orientadora: Cristina de Almeida Rocha Barreira

FORTALEZA

2022

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação  
Universidade Federal do Ceará  
Sistema de Bibliotecas

Gerada automaticamente pelo módulo Catalog, mediante os dados fornecidos pelo(a) autor(a)

---

- N826e Nunes, Luysa Maria de Souza.  
ECOLOGIA POULACIONAL DO BIVALVE *Isognomon bicolor* (C.B. ADAMS, 1945) NO  
LITORAL DO SEMIÁRIDO BRASILEIRO / Luysa Maria de Souza Nunes. – 2023.  
101 f. : il. color.
- Tese (doutorado) – Universidade Federal do Ceará, Instituto de Ciências do Mar,  
Programa de Pós-Graduação em Ciências Marinhas Tropicais, Fortaleza, 2023.  
Orientação: Profa. Dra. Cristina de Almeida Rocha Barreira.
1. bioinvasão marinha. 2. "boom-bust". 3. ambientes marinhos. 4. espécies invasoras. I.  
Título.

CDD 551.46

---

LUYSA MARIA DE SOUZA NUNES

**ECOLOGIA POPULACIONAL DA INVASÃO DO BIVALVE *Isognomon bicolor* (C.B. ADAMS, 1945) NO LITORAL DO SEMIÁRIDO BRASILEIRO**

Tese submetida ao programa de Pós-graduação em Ciências Marinhas Tropicais, da Universidade Federal do Ceará, como requisito para obtenção do título de Doutor(a).

Orientadora: Cristina de Almeida Rocha Barreira

Aprovada em: 29/08/2023

BANCA EXAMINADORA

---

Prof. Dra. Cristina de Almeida Rocha Barreira (Orientadora)  
Universidade Federal do Ceará (UFC)

---

Prof. Dra. Emanuelle Fontenele Rabelo

---

Dra. Cristiane Xerez Barroso

---

Dr. Alisson de Souza Matos

---

Dra. Paula Spotorno de Oliveira

FORTALEZA-CE

2022

Aos meus pais, que sempre fizeram o impossível para que eu realizasse todos os meus sonhos. As minhas irmãs pelo apoio durante essa longa trajetória acadêmica. Ao meu noivo por acreditar nos meus sonhos.

## AGRADECIMENTOS

Primeiramente gostaria de agradecer a Deus por todo amor e cuidado e por sempre me surpreender com sonhos maiores que os meus.

À minha orientadora Cristina de Almeida Rocha Barreira, uma das mulheres mais fortes e admiráveis que já conheci. Obrigada por aceitar me orientar e por todos os puxões de orelhas necessários. A senhora é um grande exemplo de profissional que eu gostaria de ser.

Ao admirável “super Wilson”, por trazer tanta leveza e soluções para o Zoobentos. Nem imagino como seria essa jornada sem a sua gargalhada e bom humor. Obrigada por tudo.

À minha família, que mesmo não compreendendo muito bem os caminhos percorridos até aqui, me deram todo apoio. As minhas irmãs (Maysa e Laysa) pelo apoio moral e financeiro para que eu desse o máximo de mim até aqui. A minha mãe (Francisca), que mesmo não tendo a oportunidade de estudar, sempre acreditou que este é o caminho mais correto para seguir. Ao meu pai (Heronides Neto), por ser um participante ativo em todas as minhas coletas enquanto pode. O senhor é a minha maior inspiração da vida.

Ao meu noivo Alex Bruno, que acompanhou toda a minha trajetória acadêmica e que sempre acreditou em mim, mesmo quando eu mesma queria desacreditar. Sem o seu apoio tudo teria sido muito mais difícil. Obrigada por tudo.

Aos irmãos que ganhei nessa jornada: Natália, Itala e Ellano. Nem imagino como teria sido viver em Fortaleza sem vocês. O que vivemos juntos ficará para sempre em meu coração. Muito obrigada por tudo, especialmente por aturarem meus “pitis”. Sou grata a Deus pela vida de cada um de vocês.

Aos meus colegas de laboratório: Kcrishna, Jadson, Magaline, Heleny, Mariuza pelas conversas durante o trabalho de bancada. Aos estagiários que deram o máximo de si, para que eu conseguisse chegar até aqui: Stefanny e Jéssica Gomes.

A turma de Ciências Ambientais na qual realizei meu estágio de docência: obrigada pela troca. Com vocês eu me apaixonei ainda mais pela docência. Gostaria também de agradecer as alunas Beatriz, Emily e Rafa pelo apoio e dedicação na biometria.

Não poderia também deixar de agradecer aos integrantes do meu eterno laboratório EcoMar-UFERSA, especialmente a Prof. Dra. Emanuele Fontenelle, a Rafael Hemetério, Dan, Débora e a todos os alunos da Ecologia que ajudaram nos meus campos. Sem vocês esse trabalho não existiria.

Ao meu amigo Thiago Carvalho, pela ajuda imensurável que me deu para que a biometria fosse finalizada. Foram semanas de trabalho intensas, mas com sua companhia ficou tudo mais fácil. Não tenho palavras para agradecer.

Ao amigo Dr. Jonas pela disponibilidade e ajuda nas análises estatísticas. Você foi imprescindível para realização desse trabalho. Muito obrigada por tudo.

A minha filha pet Belinha, por escrever esta tese junto comigo.

Enfim, um doutor é a soma do carinho e dedicação de muitas pessoas. Sou eternamente grata a deus por ter colocado em meu caminho tantas pessoas boas que me ajudaram a realizar este sonho. Obrigada a cada um de vocês.

*“O período de maior ganho em  
conhecimento e experiência é o período  
mais difícil da vida de alguém.”*

*Dalai Lama*

**ECOLOGIA POULACIONAL DO BIVALVE *Isognomon bicolor* (C.B. ADAMS, 1945) NO LITORAL DO SEMIÁRIDO BRASILEIRO.** Tese de doutorado. Autora: Luysa Maria de Souza Nunes. Orientadora: Cristina de Almeida Rocha Barreira.

### **RESUMO DA TESE**

Dentre ecossistemas marinhos, os ambientes costeiros estão entre os mais susceptíveis a invasão biológica. Quando os bivalves sésseis invadem esses ecossistemas, geralmente formam bancos densos e extensos que atingem uma ampla escala espacial e podem causar sérios impactos na saúde dos ecossistemas. Um exemplo de bivalve sésil que se espalhou por toda costa brasileira é *Isognomon bicolor*. Nativo do Caribe, este bivalve teve o seu primeiro registo em 2002. Ao logo destas duas décadas, vários estudos populacionais foram desenvolvidos em toda costa, contudo, nenhum destes estudos conseguiram observar essas populações em momentos distintos da invasão. Assim, para compreender os processos envolvidos nas invasões biológicas, foram monitoradas duas populações de *I. bicolor* em diferentes estágios de invasão entre os meses de julho de 2018 e julho de 2019. No primeiro capítulo, foi analisado a distribuição espacial e temporal destas populações. No capítulo II, a estrutura e a dinâmica populacional destas populações foram comparadas. Os resultados do capítulo I revelaram que as populações do bivalve invasor apresentam densidades populacionais significativamente diferentes. A distribuição espacial e temporal do bivalve invasor também se deram de forma distintas entre as populações estudadas, confirmando a nossa hipótese que as populações do bivalve invasor variam de acordo com o tempo de invasão. Essa variação populacional é descrita na literatura como um fenômeno chamado “boom-bust”, onde as populações de espécies invasoras passam por um período de expansão populacional - que geralmente ocorre no início da invasão-, seguido de um declínio populacional acentuado. No capítulo II, a estrutura e a dinâmica das populações de *Isognomon bicolor* confirmam que as populações mais antigas deste bivalve invasor são compostas por indivíduos maiores e são mantidas pela longevidade dos adultos. Já populações recentes tem indivíduos menores em sua composição e são sustentadas pelo recrutamento intensivo, superando as altas taxas de mortalidade presentes na população. Sabendo que o processo

de invasão é bastante dinâmico, destaca-se a importância dos monitoramentos contínuos e a longo prazo destas populações afim de elucidar os processos envolvidos nas invasões biológicas como o “boom-bust”. Assim, a prevenção e mitigação dos impactos gerados pelas espécies invasoras podem minimizar prejuízos que estas espécies podem causar a biodiversidade e aos serviços ecossistêmicos.

**Palavras-chave:** bioinvasão marinha, “*boom-bust*”, ambientes marinhos, espécies invasoras.

## ABSTRACT

Among marine ecosystems, coastal environments are one of the most susceptible to biological invasion. When sessile bivalves invade these ecosystems, they often form dense and extensive banks that reach a wide spatial scale and can have serious impacts on ecosystem health. An example of a sessile bivalve that has spread along the entire Brazilian coast is *Isognomon bicolor*. In Brazil, this Caribbean bivalve was first recorded in 2002. Over these two decades, several population studies were carried out along the entire coast; however, none of these studies were able to observe these populations at different times of the invasion. Thus, to understand the processes involved in biological invasions, two populations of *I. bicolor* at different stages of invasion were monitored between July 2018 and July 2019. In chapter I, the spatial and temporal distribution of these populations was analyzed. In chapter II, the population structure and dynamics of these populations were compared. The results of Chapter I revealed that the populations of the invasive bivalve have significantly different population densities. The spatial and temporal distribution of the invasive bivalve also occurred differently between the populations studied, confirming our hypothesis that the populations of the invasive bivalve vary according to the time of invasion. This population variation is described in the literature as a phenomenon called “boom-bust”, where populations of invasive species go through a period of population expansion, which usually occurs at the beginning of the invasion, followed by a marked population decline. In Chapter II, the structure and dynamics of populations of *I. bicolor* confirm that the oldest populations of this invasive bivalve are composed of larger individuals and are maintained by the longevity of adults. Recent populations have smaller individuals in their composition and are supported by intensive recruitment that overcomes the high mortality rates present in the population. Knowing that the invasion process is highly dynamic, continuous and long-term monitoring of these populations is important in order to elucidate the processes involved in biological invasions such as the boom-bust. Thus, the prevention and mitigation of impacts generated by invasive species can minimize the damage that these species can cause to biodiversity and ecosystem services.

**Keywords:** marine bioinvasion, boom-bust, marine environments, invasive species.

## LISTA DE FIGURAS

- Figura 1. Mapa da área de estudo em Canoa Quebrada-CE.....41
- Figura 2. Mapa da área de estudo em Baixa Grande-RN .....41
- Figura 3. Imagens do procedimento de campo na praia de Baixa Grande-RN. A) Vista geral do recife de arenito na praia de Baixa Grande-RN. B) Uso do quadrado de 100cm<sup>2</sup> para delimitar a área de raspagem do substrato.....43
- Figura 4. A) Representação esquemática do perfil topográfico de Canoa Quebrada(A.I) e Baixa Grande (A.II). B) Transecção delimitada para elaboração do perfil topográfico, onde os quadrados com a numeração 0 e 8 representam os pontos de amostragem.....43
- Figura 5. Aspectos morfológicos internos da valva do *Isognomon bicolor*. Em vermelho, destacamos a charneira, usada como parâmetro de crescimento.....44
- Figura 6. Número de indivíduos coletados nas praias de Baixa Grande-RN e Canoa Quebrada-CE entre os meses de julho de 2018 e julho de 2019.....47
- Figura 7. Distribuição temporal de *Isognomon bicolor* no recife de arenito da praia de Baixa Grande-RN. Barras cinzas indicam a densidade dos organismos em 100cm<sup>2</sup> entre os meses de julho de 2018 e julho de 2019.....47
- Figura 8. Distribuição temporal de *Isognomon bicolor* no recife de arenito da praia de Canoa Quebrada-CE Barras cinzas indicam a densidade dos organismos em 100cm<sup>2</sup> entre os meses de julho de 2018 e julho de 2019.....48
- Figura 9. *Heatmap* demonstrando a porcentagem de organismos capturados entre o período de julho de 2018 e julho de 2019 no recife de arenito da praia de Baixa Grande-RN. A escala de cores em degradê representa a porcentagem

de ocorrência dos indivíduos de *I. bicolor*, onde as cores mais claras representam as baixas porcentagens e as cores mais fortes as porcentagens mais

altas.....49

Figura 10. *Heatmap* demonstrando a porcentagem de organismos capturados entre o período de julho de 2018 e julho de 2019 no recife de arenito da praia de Canoa Quebrada-CE. A escala de cores em degradê representa a porcentagem de ocorrência dos indivíduos de *I. bicolor*, onde as cores mais claras representam as baixas porcentagens e as cores mais fortes as porcentagens

altas.....49

Figura 11. Distribuição temporal de *Isognomon bicolor* no recife de arenito da praia de Baixa Grande-RN. Barras cinzas indicam a densidade dos organismos em 100cm<sup>2</sup> entre os meses de julho de 2018 e julho de 2019. A linha preta representa os valores de temperatura (°C) e a linha vermelha os valores de salinidade.....51

Figura 12. Distribuição temporal de *Isognomon bicolor* no recife de arenito da praia de Canoa Quebrada-CE. Barras cinzas indicam a densidade dos organismos em 100cm<sup>2</sup> entre os meses de julho de 2018 e julho de 2019. A linha preta representa os valores de temperatura (°C) e a linha vermelha os valores de salinidade.....52

Figura 13. Precipitação pluviométrica acumulada entres os meses de julho de 2018 e julho de 2019 em Baixa Grande-RN e Canoa Quebrada-CE. Fonte: Empresa de Pesquisa e Agropecuária (EMPARN) e Fundação Cearense de Meteorologia e Recursos Hídricos (FUNCEME).....53

Figura 14. Perfil topográfico de Baixa Grande-RN. As linhas coloridas representam os transectos amostrados. A linha pontilhada na parte inferior da imagem sinaliza a área da influência da maré. Já a seta aponta em direção a terra.....53

Figura 15. Perfil topográfico de Canoa Quebrada-CE. As linhas coloridas representam os transectos amostrados. A linha pontilhada na parte inferior da imagem sinaliza a área da influência da maré. Já a seta aponta em direção a terra.....55

Figura 16. Perfil topográfico do recife de arenito em Baixa Grande-RN. No eixo x, a abundância relativa do *Isognomon bicolor* ao longo do transecto.....56

Figura 17. Perfil topográfico do recife de arenito em Canoa Quebrada-CE. No eixo x, a abundância do *Isognomon bicolor* ao longo do transecto.....56

Figura 18. Curva de crescimento com a estimativa da idade em relação ao comprimento da população de *Isognomon bicolor* em Baixa Grande-RN.....84

Figura 19. Curva de crescimento com a estimativa da idade em relação ao comprimento da população de *Isognomon bicolor* em Canoa Quebrada-CE....84

Figura 20. Histogramas mensais com a frequência nas classes de tamanho do bivalve invasor *I. bicolor* entre os meses de julho de 2018 e junho de 2019 na praia de Baixa Grande-RN.....86

Figura 21. Histogramas mensais com a frequência nas classes de tamanho do bivalve invasor *I. bicolor* entre os meses de julho de 2018 e junho de 2019 na praia de Canoa Quebrada-CE.....86

## LISTA DE TABELAS

Tabela1. Tabela com valores de correlação de *Sperman* mostrando a relação entre a densidade de *Isognomon bicolor* e os dados abióticos das áreas estudadas.....53

Tabela 2 – Parâmetros das populações de *Isognomon bicolor* nas praias de Baixa Grande-RN e Canoa Quebrada-CE.  $L_{\infty}$  indica o comprimento assintótico, K o parâmetro de curvatura do crescimento,  $R_n$  indica o ajuste do método computacional,  $\phi$  índice de performance de crescimento, Z taxa instantânea de mortalidade total e  $t_{max}$  idade máxima.....83

## SUMÁRIO

1. RESUMO DA TESE .....	9
2. INTRODUÇÃO GERAL.....	18
3. HIPOTESE GERAL DA TESE .....	25
4. OBJETIVO GERAL DA TESE .....	26
5. OBJETIVOS ESPECÍFICOS DA TESE.....	27
6. REFERÊNCIAS.....	28
7. CAPÍTULO I- Distribuição espaço-temporal do bivalve invasor <i>Isognomon bicolor</i> (C.B. Adams, 1945) no litoral tropical semiárido .....	35
8. RESUMO.....	35
9. ABSTRACT.....	37
10. INTRODUÇÃO .....	38
11. HIPÓTESE .....	41
12. OBJETIVOS .....	41
12.1. Objetivo geral .....	41
12.2. Objetivos específicos .....	41
13. MATERIAIS E MÉTODOS .....	42
13.1. Área de estudo.....	42
13.2. Canoa Quebrada.....	42
13.3. Baixa Grande .....	42
13.4. Procedimentos de campo .....	44
13.4. Procedimentos de laboratório .....	45
13.5. Análise de dados.....	46
14. RESULTADOS.....	48
14.1. Distribuição temporal .....	48
14.2. Distribuição espacial .....	50
14.3. Dados Abióticos .....	52
14.4. Temperatura do substrato recifes de arenito .....	52
14.5. Salinidade .....	52
14.6. Precipitação pluviométrica acumulada .....	54
14.7. Perfil topográfico .....	56
15. DISCUSSÃO .....	59
16. REFERÊNCIAS.....	68

<b>17. CAPÍTULO II- Estrutura populacional do bivalve invasor <i>Isognomon bicolor</i> (C.B. Adams,1945) no litoral tropical semiárido.....</b>	<b>76</b>
<b>18. RESUMO .....</b>	<b>76</b>
<b>19. ABSTRACT .....</b>	<b>77</b>
<b>20. INTRODUÇÃO .....</b>	<b>78</b>
<b>21. HIPÓTESE .....</b>	<b>80</b>
<b>22. OBJETIVOS .....</b>	<b>80</b>
22.1. Objetivo geral .....	80
22.1. Objetivos específicos .....	80
<b>23. MATERIAIS E MÉTODOS .....</b>	<b>81</b>
Caracterização da área de estudo, procedimentos de campo e laboratório .	81
Análise dos dados.....	81
<b>24. RESULTADOS .....</b>	<b>83</b>
<b>25. DISCUSSÃO .....</b>	<b>89</b>
<b>26. REFERÊNCIAS.....</b>	<b>95</b>
<b>27. CONSIDERAÇÕES FINAIS .....</b>	<b>101</b>

## INTRODUÇÃO GERAL

A invasão biológica se caracteriza por uma sequência de etapas e se inicia por uma introdução deliberada ou acidental de espécies em áreas onde não ocorrem historicamente. A segunda etapa trata do estabelecimento, onde a espécie exótica consegue se reproduzir e gerar descendentes férteis com alta probabilidade de sobreviver no novo local. Por fim, a invasão se dá quando a espécie introduzida consegue expandir sua distribuição afetando negativamente a biota nativa (WILLIAMSON & FITTER 1996, BLACKBURN *et al.* 2001, LEÃO *et al.* 2011). O sucesso da invasão tem sido fortemente relacionado a pressão de propágulos (WILLIAMSON & FITTER, 1996) e com alguns fatores chave como a abundância e a distribuição espacial da espécie invasora.

Atualmente, a bioinvasão tornou-se amplamente reconhecida como um componente importante da mudança global que pode alterar o funcionamento do ecossistema e a biogeografia em amplas escalas (MURPHY & ROMANUK, 2014; CAPINHA *et al.* 2015; MOLLOT *et al.*, 2017). Estudos sobre as invasões biológicas cresceram exponencialmente nas últimas décadas (SIMBERLOFF & VITULE, 2014), com isso a quantidade de conceitos, teorias e hipóteses criaram um emaranhado teórico que muitas vezes são complementares, redundantes ou antagonistas (BLACKBURN *et al.*, 2011; DICK *et al.*, 2017; ENDERS *et al.*, 2018).

Uma das primeiras teorias sobre a bioinvasão postula sobre regulação de uma invasão biológica pelas comunidades receptoras (ELTON, 1958). A partir dessa, diversas outras teorias surgiram na tentativa de elucidação sobre a bioinvasão. A teoria da '*Libertação do inimigo*' atribui a expansão populacional das espécies invasoras à ausência de predadores, patógenos e competidores potenciais em sua nova área de ocorrência (WILLIAMSON, 1996).

Outras teorias sobre a bioinvasão, englobam as interações ecológicas como a da '*Evolução da capacidade competitiva aumentada*' que sugere um *trad-off* para que a alocação de energia voltada para aprimorar suas estratégias

competitivas frente as espécies nativas (BLOSSEY & NOTZOLD 1995). Muitas espécies invasoras conseguem alta plasticidade fenotípica, sendo importante ressaltar que esta plasticidade envolve mudanças na morfologia, fisiologia, comportamento e história de vida das espécies introduzidas (ENGEL *et al.* 2011), e que forneceram subsídios fundamentais para o desenvolvimento das teorias supracitadas.

Já a '*Fusão invasiva*' ou '*Efeito fusão*' (SIMBERLOFF & VON HOLLE 1999) também postula sobre as modificações que um invasor pode causar em uma comunidade que pode facilitar novas invasões, gerando um efeito cascata. De modo geral, grande parte das teorias tentam explicar como os mecanismos ecológicos dão suporte ao destino de uma invasão a grande parte dessas hipóteses busca retratar como as comunidades reagem à invasão.

A maioria dos estudos sobre bioinvasão relata novos registros de ocorrência do invasor ou retrata uma população em expansão populacional que ocorre geralmente no início da invasão. Além disso, grande parte desses estudos busca reconhecer modelos de "um bom invasor" ou de "invasão bem sucedida" (FACON *et al.*, 2006; KUEFFER *et al.*, 2013) e geralmente engloba as respostas da comunidade nativa (KIMBRO, *et al.* 2013, CHABRERIE *et al.* 2019). Contudo, os estudos que retratem uma invasão mal sucedida são escassos na literatura.

É importante destacar que a invasão biológica se caracteriza por uma sequência de etapas, e se inicia por uma introdução deliberada ou acidental de espécies em áreas onde não ocorrem historicamente. A segunda etapa trata do estabelecimento, onde a espécie exótica consegue se reproduzir e gerar descendentes férteis com alta probabilidade de sobreviver no novo local. Por fim, a invasão se dá quando a espécie introduzida consegue expandir sua distribuição afetando negativamente a biota nativa (WILLIAMSOM & FITTER 1996, BLACKBURN *et al.* 2001, LEÃO *et al.* 2011).

Já a caracterização de uma espécie invasora é feita basicamente através da sua história de vida e do seu comportamento reprodutivo (VITULE & PRODOCIMO, 2012). Dentre os aspectos da história de vida que são fundamentais para sobrevivência das espécies, estão: a quantidade da prole, o

tamanho dos juvenis, a distribuição etária do esforço reprodutivo e a interação do esforço reprodutivo com a mortalidade adulta (ODUM, 2008).

As espécies invasoras apresentam uma série de características singulares (ELTON, 1958). Devido ao curto ciclo de vida, estas espécies apresentam maturidade sexual precoce e alta fecundidade com grande produção de gametas. Apresentam ampla variabilidade genética e plasticidade filogenética. Geralmente, são dióicos, mas também podem apresentar hermafroditismo. Quando se tratam de bivalves, dispõem no ambiente com distribuição agregada, especialmente aqueles que se fixam pelo bisso (PENCHASZADEH, 2005). Além disso, são espécies oportunistas e r-estrategistas (PIANKA, 1970).

Assim como as espécies invasoras apresentam atributos em comum, os ambientes invadidos podem ser caracterizados por propriedades semelhantes. A teoria da resistência biótica diz que comunidades que apresentam riqueza de espécies elevada são proporcionalmente mais resistentes (ELTON, 1958). Já os ambientes com baixa riqueza, apresentam maiores oportunidades de nichos vagos e, portanto, são mais acessíveis ao estabelecimento de espécies com potencial invasor. Em estudos sobre a ecologia das invasões biológicas, a teoria da resistência biótica pode ser complementada pela teoria do distúrbio intermediário proposta por Wilkinson (1999). As áreas com alto ou baixo grau de distúrbio apresentam baixa diversidade, e, por sua vez, se tornam a porta de entrada para o estabelecimento de uma espécie com potencial invasor.

Dentre as principais facilidades para o estabelecimento de um invasor, a semelhança entre as características ambientais como o clima, nichos ecológicos e até mesmo eventos climáticos entre os ambientes de onde são nativos e o ambiente invadido (HUFBAUER *et al.* 2012). Essas semelhanças entre habitats se tornaram ainda mais frequentes com a intensificação das mudanças climáticas facilitando a ampliação de distribuição de muitas espécies (BELLARD *et al.* 2013; HULME 2017; KUCZYNSKI *et al.* 2018).

Uma nova discussão sobre o conceito da bioinvasão está sendo sugerida, uma vez que as mudanças climáticas são mediadas pelas atividades antrópicas (ROBINSON, *et al.* 2020) e devem ser consideradas como uma interferência para essa ampliação de distribuição. No ambiente marinho

consolidado, já é possível observar a ampliação da distribuição de algumas espécies frente as mudanças climáticas (MOLINOS *et al.* 2015). Inclusive na costa nordestina, onde nos últimos anos foi possível observar numerosos bancos recifais de *Phragmatopoma caudata* indicando um rearranjo da sua distribuição (FIRTH *et al.* 2015).

O ambiente marinho consolidado tem abrigado diversos táxons invasores (SOARES *et al.* 2021), não obstante, a introdução de bivalves é facilmente percebida através da sua alta capacidade de formar extensos e densos bancos. Muitas destas espécies são consideradas engenheiras do ecossistema e podem contribuir para o aumento da heterogeneidade e complexidade do habitat (SOUSA *et al.* 2009, PEREYRA *et al.* 2017). Assim, o espaço pode se tornar escasso, aumentando as competições intra e interespecíficas (SUCHANEK 1986, NAVARRETE & CASTILLA 1990).

Desta forma, a bioinvasão por bivalves marinhos nestes ambientes pode influenciar relações ecológicas entre as espécies nativas e modificar a estruturação e o desenvolvimento das comunidades receptoras (TEIXEIRA *et al.* 2010). Além disso, quando duas espécies estão disputando por recursos, pode haver uma drástica redução na fecundidade, crescimento ou sobrevivência das espécies envolvidas (BEGON *et al.* 2006), que leva a alterações na dinâmica populacional e na distribuição das espécies envolvidas.

Nos ecossistemas marinhos, a introdução de espécies pode trazer reflexos negativos para a comunidade nativa, dentre os aspectos negativos, podemos mencionar competição por alimento e espaço, o que pode acarretar na extinção local de algumas espécies. A exclusão competitiva, ocorre especialmente quando espécies nativas e não nativas ocupam nichos semelhantes (DAVIS 2009, LI *et al.* 2015). Quando há divergências de nichos, e de aspectos da história de vida, espécies nativas e invasoras caminham para coexistência no ambiente invadido (SAX *et al.* 2005, CHASE & LEIBOLD 2003; CALCAGNO *et al.* 2006; LI *et al.* 2015). Além disso, populações nativas que estão sujeitas a invasão biológica acabam sofrendo modificações ao longo do tempo, que as possibilitam escapar das interações negativas com invasores (STRAUSS *et al.* 2006; SAX *et al.* 2007; WESTLEY 2011).

Um exemplo recente de introdução bem sucedida na costa brasileira, e frequentemente atribuída à água de lastro, é o aparecimento de populações de bivalves do gênero *Isognomon* (Lightfoot, 1786) (MARTINS, 2000; ROBLES, 2003, SILVA & BARROS 2011). Nativa do Caribe, *Isognomon bicolor* (C.B. Adams, 1945) ocorre Bermudas; E.U.A., entre a Flórida, Texas e Bahamas; no México; Cuba; Jamaica; Porto Rico; Panamá; Colômbia; e na Venezuela. No Brasil, foi registrada por Matthews e Kempf (1970) no Atol das Rocas. Posteriormente, foi encontrado em costões rochosos na costa brasileira por Domaneschi e Martins (2002), e em seguida vários autores confirmaram a presença dessa espécie no litoral brasileiro, com registros do Ceará até Santa Catarina (FERNANDES *et al.*, 2004; MATTHEWS-CASCON & LOTUFO, 2006; LOPEZ, 2008; OLIVEIRA & CREED, 2008; BREVES-RAMOS *et al.*, 2010; ZAMPROGNO *et al.*, 2010; DIAS *et al.*, 2013, NUNES, 2014).

*Isognomon bicolor* é um bivalve sésil, suspensívoro, com tamanho médio que varia entre 1,3mm e 36mm (DOMANESCHI & MARTINS, 2002; ROCHA, 2002). A espécie fixa-se através do bisso em substratos consolidados, incluindo estrutura artificiais (AGOSTINI & OZORIO, 2016). Encontra-se frequentemente ocupando fendas, rachaduras ou poças de maré. Embora possa ser observado em profundidades de até 7 metros, esse molusco ocorre preferencialmente na região entremarés, ou mediolitoral, de costões rochosos e recifes de arenito (DOMANESCHI & MARTINS, 2002; BREVES-RAMOS *et al.*, 2004, DIAS *et al* 2013, NUNES, 2014).

Embora a presença de *I. bicolor* na costa brasileira esteja bem documentada e sua ocorrência tem sido observada em densas populações na faixa entre marés antes ocupada pelo bivalve *Perna perna* e pelo cirripédio *Tetraclita stalactifera* (ROCHA, 2002). Estudos recentes destacam que este bivalve invasor se tornou um dos principais consumidores na teia alimentar de zonas intertidais (VINAGRE *et al.* 2018) gerando um impacto negativo sobre o ecossistema. Outros estudos também relatam predação do *Isognomon bicolor* por *Stramonita haemastoma* indicando a percepção da invasão pela comunidade nativa (LÓPEZ *et al.* 2010).

Embora tenham sido realizados levantamentos populacionais do *Isognomon bicolor* em toda extensão do litoral brasileiro no ápice da sua

invasão, estudos sobre a distribuição espacial e dinâmica de populações a longo prazo são de extrema relevância para elucidar o destino dessas populações do invasor e como elas podem refletir a resposta das comunidades nativas na tentativa de supressão da invasão como propõe a teoria da resistência biótica (autor).

Além disso, o levantamento de dados ecológicos pode contribuir para futuras políticas públicas, ações de manejo e definição de estratégias para o controle da espécie não nativa e para a conservação do equilíbrio do ecossistema em substratos consolidados

No entanto, os estudos que apresentem uma visão demográfica e dinâmica espaço-temporal, tanto do organismo invasor como das espécies nativas afetadas, são importantes e podem refletir a resposta da comunidade à invasão à longo prazo (GRAFITH *et al.* 2021).



## HIPOTESE GERAL DA TESE

Populações do bivalve *Isognomon bicolor* apresentam características populacionais como distribuição espacial e temporal, tamanho corporal, períodos de recrutamento e longevidade diferem em função do tempo de invasão em substratos consolidados intermareais.

## OBJETIVO GERAL DA TESE

Avaliar como atributos populacionais do bivalve invasor *Isognomon bicolor* podem variar em ambientes consolidados intermareais que tiveram o início da invasão em momentos distintos.

## OBJETIVOS ESPECÍFICOS DA TESE

- Analisar a distribuição espaço-temporal do bivalve invasor *Isognomon bicolor* em duas praias rochosas que foram invadidas em momentos distintos.
- Verificar a possível relação de variáveis ambientais como salinidade, temperatura e pluviosidade com a densidade e distribuição do bivalve invasor *Isognomon bicolor*.
- Avaliar a dinâmica populacional do *I. bicolor* considerando, especialmente, os aspectos sobre crescimento, mortalidade, recrutamento e estimativa de vida.

## REFERÊNCIAS

- BEGON, M., TOWNSEND, C. R., & HARPER, J. L. (2007). **Ecologia de indivíduos a ecossistemas**. Artmed.
- BELLARD, C., THUILLER, W., LEROY, B., GENOVESI, P., BAKKENES, M., & COURCHAMP, F. (31 de julho de 2013). **Will climate change promote future invasions?** *Global Change Biology*.
- BLACKBURN, T. M., LOCKWOOD, J. L., & CASSEY, P. (13 de janeiro de 2015). **Molecular Ecology. Invasion Genetics: The Baker and Stebbins Legacy**, pp. 1942-1953.
- BLACKBURN, T. M., PYSEK, P., BACHER, S., CARLTON, J. T., DUNCAN, R. P., JAROSIK, V., . RICHARDSON, D. M. (Julho de 2011). **A proposed unified framework** for. *Trends in Ecology and Evolution*, pp. 333-339.
- BLOSSEY, B., & NOTZOLD, R. (outubro de 1995). **Evolution of Increased Competitive Ability in Invasive Nonindigenous Plants: A Hypothesis**. *Journal of Ecology*, pp. 887-889.
- BLOSSEY, B., & NOTZOLD, R. (outubro de 1995). **Evolution of Increased Competitive Ability in Invasive Nonindigenous Plants: A Hypothesis**. *Journal of Ecology*, pp. 887-889.
- BREVES-RAMOS, A., JUNQUEIRA, A. D., LAVRADO, H., & SILVA, S. (May de 2010). **Population structure of the invasive bivalve *Isognomon bicolor* on rocky shores of Rio de Janeiro State (Brazil)**. *Journal of the Marine Biological Association of the UK* 90.
- CALCAGNO, V., MOUQUET, P., JARNE, P., & DAVID, P. (01 de June de 2006). **Coexistence in a metacommunity: the competition–colonization trade-off is not dead**. *Ecology Letters*, p. 2006.
- CAPINHA, C., ESSL, F., SEEBENS, H., MOSER, D., & PEREIRA, H. M. (12 de Junho de 2015). **The dispersal of alien species redefines biogeography in the Anthropocene**. *Science*, pp. 1248-1250.

CHABRERIE, O., MASSOL, F., FACON, B., THEVENOUX, R., MANON, H., ULMER, R., . . . RENAULT, D. (2019). **Biological Invasion Theories: Merging Perspectives from Population**, Community and Ecosystem Scales. Preprints.

CHASE, J. M., & LEIBOLD, M. A. (2003). **Ecological Niches: Linking Classical and Contemporary Approaches**. Chicago: University of Chicago Press, IL.

DAVIS, A. M. (2009). **Invasion Biology**. Oxford: Oxford University Press.

DAVIS, J. L., GREEN, J. D., & REED, A. (2009). **Interdependence with the environment: commitment, interconnectedness, and environmental behavior**. *Journal of Environmental Psychology*, 173-180.

DIAS, T. P., MOTA, E. S., GONDIM, A., OLIVEIRA, J. M., RABELO, E. F., ALMEIDA, S. M., & CHRISTOFFERSEN, M. L. (2013). **Isognomon bicolor (C. B. Adams, 1845) (Mollusca: Bivalvia): First record of this invasive species for the States of Paraíba and Alagoas and new records for other localities of Northeastern Brazil**. *Check List*, pp. 157-161.

DICK, J. T., LAVERTY, C., LENNON, J. J., O'NEILL, D. B., MENSINK, P. J., BRITTON, J. R., . . . CAFFREY, J. (2016). **Invader Relative Impact Potential: a new metric to understand and predict the ecological impacts of existing, emerging and future invasive alien species**. *Journal Applied Ecology*, pp. 1259-1267.

DOMANESCHI, O., & MARTINS, C. M. (2002). **Isognomon bicolor(C.B. Adams) (Bivalvia, Isognomonidae): primeiro registro para o Brasil, redescrição da espécie e considerações sobre a ocorrência e distribuição de Isognomon na costa brasileira**. *Revista Brasileira de Zoologia*, pp. 611-627.

ELTON, C. S. (1958). **Ecology of invasions by animals and plants**.

ENDERS, M., HUTT, M. T., & JESCHKE, J. M. (25 de março de 2018). **Drawing a map of invasion biology based on a network of hypotheses**. *Ecosphere*.

ENGEL, K., TOLLRIAN, R., & JESCHKE, J. M. (05 de maio de 2011). **Integrating biological invasions, climate change and phenotypic plasticity.** *Communicative & Integrative Biology*, pp. 247-250.

FACON, B., GENTON, B. J., SHYKOFF, J., JARNE, P., ESTOUP, A., & DAVID, P. (26 de março de 2006). **A general eco-evolutionary framework for understanding bioinvasions.** *Trends in Ecology e evolution*.

FERNANDES, F. C., RAPAGNÃ, L. C., & BUENO, L. C. (2004). **Estudo da população do bivalve exótico *Isognomon bicolor* (C.B. Adams, 1845)(*Bivalvia, Isognomoniadae*) na Ponta do Fortaleza em Arraial do Cabo-RJ.** Em J. S. Silva, & R. C. Souza, *Água de lastro e bioinvasão* (pp. 133-141). Editora Interciência.

FIRTH, J., COTTER, J., ELLIOTT, R., FRENCH, P., & YUNG, A. (04 de fevereiro de 2015). **A systematic review and meta-analysis of exercise interventions in schizophrenia patients.** *Psychological Medicine*.

HAUFBAUER, R. A., FACON, B., RAVIGNÉ, V., TURGEON, J., FOUCAUD, J., LEE, C. L., . . . ESTOUP, A. (02 de novembro de 2011). **Anthropogenically induced adaptation to invade (AIAI): contemporary adaptation to human-altered habitats within the native range can promote invasions.** *Evolutionary Applications*, pp. 89-101.

HULME, P. E. (maio de 31 de 2016). **Climate change and biological invasions: evidence, expectations, and response options.** *Biological Reviews*, pp. 1297-1313.

KIMBRO, D. L., CHENG, B. S., & GROSHOLZ, E. D. (2013). **Biotic resistance in marine environments.** *Ecology Letters*, pp. 821-833.

KUCZYNSKI, L., COTE, J., TOUSSAINT, A., BROSSE, S., BUISSON, L., & GRENOUILLET, G. (2018). **Spatial mismatch in morphological, ecological and phylogenetic diversity, in historical and contemporary European freshwater fish faunas.** *Ecography*, pp. 1665-1674.

KUEFFER, C., PYSEK, P., & RICHARDSON, D. M. (25 de julho de 2013). **Integrative invasion science: model systems, multi-site studies, focused meta-analysis and invasion syndromes.** *New Phytologist*, pp. 615-633.

LEÃO, T. C., ALMEIDA, W. R., DECHOUM, M. D., & ZILLER, S. R. (2011). **Espécies Exóticas Invasoras no Nordeste do Brasil**. Recife: Capan.

LI, S.-P., CADOTTE, M. W., MEINERS, S. J., HUA, Z.-S., SHU, H.-Y., LI, J.-T., & SHU, W.-S. (06 de outubro de 2015). **The effects of phylogenetic relatedness on invasion success and impact: deconstructing Darwin's naturalisation conundrum**. *Ecology Letters*, pp. 1285-1292.

MARTINS, C. B. (2000). **Isognomon bicolor (C.B. Adams, 1845) (Bivalvia, Isognomonidae): Ocorrência nova, redescrição e anatomia descritiva e funcional**. Tese de Doutorado, Instituto de Biociências, USP.

MATTHEWS, H. R., & KEMPF, M. (junho de 1970). **Moluscos marinhos do norte e nordeste do Brasil. II- Moluscos do arquipélago de Fernando de Noronha (com algumas referências ao atol das rocas)**. *Arquivo de Ciências do Mar*, pp. 1-53.

MATTHEWS-CASCON, H., & LOTUFO, T. M. (2006). **Biota Marinha da Costa Oeste do Ceará. Em Biota Marinha da Costa Oeste do Ceará**. Secretaria de Biodiversidade.

MOLINOS, J. G., HALPERN, B., SHOEMAN, D. S., & BROWN, C. (2015). **Climate velocity and the future global redistribution of marine**. *Nature Climate Change*, pp. 1-15.

MOLLOT, G., PANTEL, J., & ROMANUK, T. (2017). **The Effects of Invasive Species on the Decline in Species Richness: A Global Meta-Analysis**. *Advances in Ecological Research*, pp. 61-83.

MURPHY, G. E., & ROMANUK, T. (janeiro de 2014). **A meta-analysis of declines in local species richness from human disturbances**. *Ecology and Evolution*, pp. 91-103.

MURPHY, G. E., & ROMANUK, T. (janeiro de 2014). **A meta-analysis of declines in local species richness from human disturbances**. *Ecology and Evolution*, pp. 91-103.

NAVARRETE, S. A., & CASTILLA, J. C. (30 de outubro de 1990). **Resource partitioning between intertidal predatory crabs: interference and refuge utilization.** Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, pp. 101-129.

NUNES, L. M. (2014). **Dinâmica populacional do bivalve não-nativo Isognomon bicolor (C.B. ADAMS, 1845) na praia de baixa grande, RN.** Mossoró: Universidade Federal Rural do Semiárido.

ODUM, E. P. (2008). **Fundamentos de Ecologia.** Cengage.

OLIVEIRA, A. E., & CREED, J. C. (S.D.). **Mollusca, Bivalvia, Isognomon bicolor (C. B. Adams 1845): distribution extension.** Check List, pp. 286-388.

PENCHASZADEH, P. E. (2005). **Invasores: invertebrados exóticos en el rio de La Plata y región marina de aledana.** Buenos Aires: Eudeba.

PEREYRA, P. J., BARRA, P. D., GASTALDI, M., SAAD, J. F., FIRSTATER, F. N., & NARVARTE, M. A. (2017). **When the tiny help the mighty: facilitation between two introduced species, a solitary ascidian and a macroalga in northern Patagonia, Argentina.** Marine Biology, pp. 1-7.

PIANKA, E. R. (nov-dez de 1970). **On r- and K-Selection.** The American Naturalist, pp. 592-597.

ROBINSON, S. A., KLEKOCIUK, A. R., KING, D. H., ROJAS, M. P., ZÚNIGA, G. E., & BERGSTROM, D. M. (26 de junho de 2020). **The 2019/2020 summer of Antarctic heatwaves.** Global Change Biology.

ROBLES, F. R. (2003). **O banco de Isognomon bicolor Adams 1845: Estrutura da comunidade e processo sucessional inicial.** Tese de doutorado, Universidade de São Paulo.

ROCHA, F. M. (2002). **Recrutamento e sucessão de uma comunidade bentônica de mesolitoral dominada pela espécie invasora Isognomon bicolor (Bivalvia: Isognomonidae) C.B. Adams, 1748 em dois costões rochosos submetidos a diferentes condições de batimento de ondas.** Rio de Janeiro: Universidade Federal do Rio de Janeiro.

SAX, D. F., & RICE, W. R. (September de 2007). **Ecological and evolutionary insights from species invasions.** Trends in Ecology & Evolution, pp. 465-471.

SILVA, E. C., & BARROS, F. (Junho de 2011). **MACROFAUNA BENTÔNICA INTRODUZIDA NO BRASIL: LISTA DE ESPÉCIES**. *Oecologia Australis*.

SIMBERLOFF, D., & VITULE, J. R. (2013). **A call for an end to calls for the end of invasion biology**. *Oikos*, pp. 408-413.

SIMBERLOFF, D., & VON HOLLE, B. (março de 1999). **Positive Interactions of Nonindigenous Species: Invasional Meltdown?** *Biological Invasions*, pp. 21-32.

SOARES, M. O., ROSSI, S., GURGEL, A., & LUCAS, C. C. (S.D.). **Impacts of a changing environment on marginal coral reefs in the Tropical Southwestern Atlantic**. *Ocean e Coastal Management*.

SOUSA, L., SOUSA, A. I., ALVES, F. L., & LILLEBO, A. I. (2016). **Ecosystem services provided by a complex coastal region: Challenges of classification and mapping**. *Scientific Reports*.

STRAUSS, S. Y., WEBB, C. O., & SALAMIN, N. (April de 2006). **Exotic taxa less related to native species are more invasive**. *PNAS*, pp. 5841-5845.

SUCHANEK. (1986). **Mussels and their role in structuring rocky shore communities**. Em R. S. P.G. Moore, *The Ecology of Rocky Coasts* (pp. 70-96). California: Columbia University Press.

TEIXEIRA, R. M., BARBOSA, J. D., LÓPEZ, M. S., FERREIRA-SILVA, M. G., COUTINHO, R., & VILLAÇA, R. C. (Junho de 2010). **Bioinvasão marinha: os bivalves exóticos de substrato consolidado e suas interações com a comunidade receptora**. *Oecologia Australis*, pp. 381-402.

VINAGRE, C., MENDONÇA, V., FLORES, A. A., BAETA, A., & MARQUES, J. C. (2018). **Complex food webs of tropical intertidal rocky shores (SE Brazil) – An isotopic perspective**. *Ecological Indicators*, pp. 485-491.

VITULE, J. R., & PRODOCIMO, V. (2012). **Introdução de espécies não nativas e invasões biológicas**. *Estudos de Biologia: Ambiente e Diversidade*, pp. 225-237.

WALKER, B., & WESTLEY, F. (June de 2011). **Perspectives on Resilience to Disasters across Sectors and Cultures**. *Ecology and society*.

WILLIAMSON, M. (1996). **Biological Invasions**. London: Chapman & Hall.

WILLIAMSON, M., & FITTER, A. (1996). **The Varying Success of Invaders**. **Ecological Society of America**, pp. 1661-1666.

ZAMPROGNO, G. C., FERNANDES, L. L., & FERNANDES, F. D. (2009). **Spatial variability in the population of *Isognomon bicolor* (C.B. ADAMS, 1845) (Mollusca, Bivalvia) on rocky shores in Espírito Santo, Brazil** . *Brazilian Journal of Oceanography*, pp. 23-29.

## **CAPÍTULO I- Distribuição espaço-temporal do bivalve invasor *Isognomon bicolor* (C.B. Adams, 1945) no litoral tropical semiárido**

### **RESUMO**

A populações de espécies invasoras apresentam flutuações ao longo do tempo por interferência de diversos fatores de origem biótica, abiótica e até mesmo antrópica. Apesar de existirem diversos estudos populacionais com o *Isognomon bicolor* na costa brasileira, é possível que a maioria destes tenham sido realizados durante o período de expansão populacional. Assim o presente capítulo busca comparar a distribuição espaço temporal do *Isognomon bicolor* em diferentes estágios de invasão em ambientes intermareais na costa do Atlântico Ocidental. As coletas de material biológico, bem como dos fatores abióticos como temperatura e salinidade foram realizadas mensalmente entre os meses de julho de 2018 e julho de 2019 nos recifes de arenito das praias de Baixa Grande e Canoa Quebrada. Os dados de precipitação pluviométrica acumulada foram obtidos “*online*” junto a Empresa de Pesquisa Agropecuária do Rio grande do Norte (EMPARN) e da Fundação Cearense de Meteorologia e Recursos Hídricos (FUNCEME). Para análise do perfil topográfico foi utilizado o método do nivelamento, com auxílio de um teodolito e régua. As análises estatísticas foram desenvolvidas no “*software*” PAST e R. Os resultados revelaram que existe diferença significativa entre as densidades de *Isognomon bicolor* entre as áreas de estudo, que possivelmente se dão em função do tempo de invasão. A distribuição espacial também ocorreu de forma diferente entre os ambientes analisados. Na praia de Baixa Grande-RN onde a invasão se deu primeiro, a ocorrência do bivalve invasor está mais concentrada na porção no mesolitoral inferior, onde há maior incidência do impacto das ondas. Já em Canoa Quebrada-CE, onde a invasão do bivalve é recente, observou-se uma formação de bancos densos por toda a extensão do recife. Além do tempo de invasão ser uma das causas das diferenças entre as populações, o perfil topográfico também pode explicar como as variáveis ambientais diferiram entre as áreas de estudo, favorecendo a ocorrência do bivalve invasor em determinadas áreas. Apesar da invasão do *Isognomon bicolor* ter ocorrido à duas décadas e alguns autores considerarem a espécie como naturalizada, o

presente estudo mostra que é extremamente necessário um monitoramento contínuo das espécies invasoras.

**Palavras-chave:** Distribuição espaço temporal, monitoramento de espécies invasoras, invasões biológicas.

## ABSTRACT

The populations of invasive species fluctuate over time due to the interference of several factors of biotic, abiotic and even anthropic origin. Although there are several population studies of *Isognomon bicolor* on the Brazilian coast, it is possible that most of them were carried out during the period of population expansion. Thus, the present chapter compares the spatiotemporal distribution of *I. bicolor* in different stages of invasion in intertidal environments on the coast of the Western Atlantic. The sampling of organisms and the measurement of abiotic factors (e.g. temperature and salinity) were carried out monthly between July 2018 and July 2019 on the sandstone reefs of the Baixa Grande and Canoa Quebrada beaches. The accumulated rainfall data were obtained online from the Agricultural Research Corporation of Rio Grande do Norte (EMPARN) and the Ceará Foundation for Meteorology and Water Resources (FUNCEME). To analyze the topographic profile, the leveling method was used, with the aid of a theodolite and a ruler. The statistical analyzes were carried out in the software PAST and R. The results revealed that there is a significant difference in the densities of *I. bicolor* between the two areas, which is possibly due to the difference between the time of establishment of the populations analyzed. The spatial distribution also occurred differently between the analyzed environments. On the beach of Baixa Grande, where the invasion took place first, the occurrence of the invasive bivalve is more concentrated in the lower mesolittoral portion, where there is a higher incidence of wave impact. In Canoa Quebrada, where the invasion of the bivalve is recent, a formation of dense banks was observed along the entire extension of the reef. In addition to the invasion time being one of the causes of the differences between the populations, the topographic profile can also explain how the environmental variables differed between the study areas, favoring the occurrence of the invasive bivalve in certain areas. Although the invasion of *I. bicolor* took place two decades ago and some authors consider the species as naturalized, the present study shows that continuous monitoring of invasive species is extremely necessary.

## INTRODUÇÃO

Os ambientes costeiros estão entre os mais susceptíveis à bioinvasão no planeta (HAVEL *et al.*, 2015, PAPACOSTAS *et al.*, 2017, OJAVEER *et al.*, 2018). No ambiente marinho, a introdução de espécies invasoras ocorre principalmente através da água de lastro de navios cargueiros, das incrustações e das importações de espécies para cultivo e aquarofilia (AMARAL & JABLONSKI, 2005, SEEBENS *et al.*, 2013). Os impactos gerados pelas espécies exóticas invasoras já atingem escalas alarmantes e é considerada a segunda principal perda de biodiversidade.

Os processos bióticos e abióticos são determinantes para o sucesso da invasão, pois o estabelecimento da espécie pode ser influenciado não só pela disponibilidade de recursos, como também pelas interações biológicas (ALLINGTON *et al.* 2013). Grande parte das espécies invasoras iniciam o processo de invasão com explosão populacional, com densidades elevadas que podem comprometer o funcionamento dos ecossistemas, causando sérios impactos não só ecológicos. Um exemplo disso é o bivalve sésil popularmente conhecido como mexilhão dourado (*Limnoperna fortunei*) (DARRIGAN & DAMBORENEA, 2011, BOLTOVSKY *et al.*, 2015).

Em contra partida, outras espécies iniciam seu processo de invasão em baixas densidades e anos após o início da invasão, apresentam densidades alarmantes, como o caso da *Cassostrea gigas* na Argentina. A espécie foi introduzida no país em 1982 e após 15 anos o início da invasão, apresentou um aumento explosivo na densidade populacional (ORENSANZ *et al.*, 2020). Outro exemplo de espécie invasora marinha que apresentou grandes variações em sua distribuição temporal foi o anelídeo *Boccardia proboscídea*. Neste caso o “boom” populacional foi propiciada por uma descarga de efluentes que aumentou a disponibilidade dos recursos que resultou em um grande aumento na densidade deste invasor no Atlântico Sudoeste (LLANOS *et al.*, 2021).

A retração populacional que pode anteceder a expansão populacional, ou não, consiste na diminuição acentuada da densidade populacional da espécie invasora. Esta fase geralmente ocorre quando a relação de coexistência do invasor com as espécies nativas é estabelecida (LLANOS *et*

*al.*, 2021). Essa dinâmica de explosão e retração populacional é um fenômeno observado inicialmente por Elton (1958) e também é mencionada por vários autores nos últimos tempos (WILLIAMSON & FITTER, 1996, SIMBERLOFF & GIBBONS, 2004, LOCKWOOD *et al.* 2013). Este fenômeno de explosão e retração é descrito na literatura como “*boom-bust*” e pode ser uma ferramenta fundamental para entender, interpretar e manejar as invasões biológicas.

A dinâmica de “*boom-bust*” é um fenômeno transitório. Contudo existem milhares de fatores que podem influenciar as fases de retardo como também de explosão populacional. Como por exemplo, a interação com a comunidade receptora, a influência dos fatores ambientais e até mesmo eventos sazonais de poluição como mencionados anteriormente (STRAYER *et al.*, 2017, LLANOS, 2019).

A zona entre marés de ambientes rochosos é influenciada por uma grande variedade de fatores abióticos e bióticos, como o regime das marés, exposição ao ar, ação das ondas, impactos antropogênicos, variações na temperatura e regime de chuvas, predação e competição (THOMPSON *et al.*, 2002; MURRAY *et al.*, 2006). Além desses fatores naturais, as ações antrópicas, dentre elas a introdução de espécies, podendo ocorrer de forma intencional ou não (SINCLAIR *et al.*, 2020), representa um grande risco para as comunidades biológicas destes ecossistemas.

As alterações causadas por introdução de bivalves em ambientes rochosos têm sido amplamente investigadas (LIMA *et al.*, 2021, LEAL *et al.*, 2021), uma vez que, por serem capazes de formar extensos e densos bancos, o espaço pode se tornar escasso, aumentando as competições intra e interespecíficas (CRESPO *et al.*, 2021). Desta forma, a bioinvasão por bivalves marinhos nestes ambientes pode influenciar relações ecológicas entre as espécies nativas e modificar a estruturação e o desenvolvimento das comunidades receptoras (TEXEIRA *et al.*, 2010).

Sabe-se que bivalves invasores apresentam altas densidades e uma ampla distribuição espacial intensificando a competição por espaço (SOUSA & GUTIÉRREZ, 2009). Um exemplo de bivalve invasor que apresenta uma ampla distribuição espacial e que possivelmente causa impactos negativos a

comunidade receptora no litoral brasileiro (MARTINEZ, 2012) é o *Isognomon bicolor* (C.B. Adams, 1958). Nativo do caribe, *I. bicolor* bem estudado no litoral brasileiro nos últimos 20 anos (FERNANDES *et al.*, 2004; OLIVEIRA & CREED 2008; BREVES-RAMOS *et al.*, 2010; IGNACIO *et al.*, 2010; ZAMPROGNO *et al.*, 2010; LÓPEZ & COUTINHO 2010, MARTINEZ 2012; DIAS *et al.*, 2013; LOPEZ *et al.*, 2014, BEZERRA *et al.*, 2022 (in press)) e que pode gerar alto impacto nas comunidades receptoras (JUNQUEIRA *et al.*, 2009). Além disso, populações de *Isognomon bicolor* podem apresentar uma grande variabilidade espacial, bem como densidades populacionais distintas que precisam ser investigadas (LOPEZ *et al.*, 2014).

Apesar de terem sido reportadas populações de *Isognomon bicolor* em grande parte do território brasileiro, monitoramentos realizados em praias rochosas do Ceará não reportavam a presença do bivalve invasor nos recifes de arenito em Canoa Quebrada (FRANKLIN JR. *et al.*, 2005) indicam que a invasão de *I. bicolor* na praia de Canoa Quebrada parece ser recente, uma vez que não foi constatada a presença do bivalve invasor anteriormente. Já no Rio Grande do Norte a ocorrência do invasor foi registrada por Dias *et al.*, (2013) com populações densas no recife de arenito na praia de Baixa Grande (NUNES, 2014).

## HIPÓTESE

A distribuição espacial e temporal do *Isognomon bicolor* ocorrem em função do tempo de invasão em recifes de arenito intermareais.

## OBJETIVOS

### *Objetivo geral*

Compreender como a distribuição espaço-temporal do bivalve não nativo *Isognomon bicolor* pode variar de acordo com o tempo de invasão em recifes de arenito intermareais.

### *Objetivos específicos*

Comparar densidade de *Isognomon bicolor* em dois recifes de arenito em que a invasão do bivalve ocorreu em momentos temporalmente distintos;

Observar os padrões de distribuição espaço temporal de *I. bicolor* em cada recife de arenito;

Analisar a influência de fatores ambientais sobre os parâmetros populacionais do bivalve invasor;

## MATERIAIS E MÉTODOS

### *Área de estudo*

#### *Canoa Quebrada*

A praia de Canoa Quebrada pertence ao município de Aracati (04° 33' 42" S, 37° 46' 11" W) e está situada na porção noroeste do estado do Ceará. Em 20 de março de 1998, foi denominada como Unidade de Conservação inserida na Categoria de Área de Proteção Ambiental (APA) pela Lei Estadual nº 40/98. A área é composta por diversos elementos da paisagem, entre eles estão as dunas, falésias, picos, rio, manguezal, praias e recifes de arenito (SEMACE,2017).

Uma franja de recife de arenito aflora na praia de Canoa Quebrada a uma extensão aproximada de 3 km, e estende-se em direção a plataforma interna até cerca de 1 m de profundidade (SEMACE, 2017). Estas formações ficam completamente submersas durante a maré alta e parcialmente expostas durante a maré baixa de sizígia. Em sua superfície e dentro das poças formadas pela saliência do substrato, existem ricas comunidades compostas por diversas espécies marinhas nativas como macroalgas, cnidários, crustáceos, poliquetas, esponjas, ascídias, moluscos bivalves e gastrópodes (CHAVES, 2013).

#### *Baixa Grande*

A praia de Baixa Grande pertence ao município de Areia Branca (04°57'21"S, 37°08'13"W) e está situada no litoral Oeste do Rio Grande do Norte. Apresenta aproximadamente 3 km de recife de arenito acessível somente na maré baixa. Nesse período, poças de diversos tamanhos e profundidades, formadas pelo acúmulo de água do mar nas reentrâncias do recife ficam visíveis, e são facilmente acessíveis. Nessas poças se desenvolvem naturalmente comunidades ricas, compostas por espécies marinhas nativas como macroalgas, cnidários, moluscos bivalves e gastrópodes. Os recifes de arenito da praia de Baixa Grande, se assemelham em muitos aspectos aos de Canoa

Quebrada, tanto em relação a composição da fauna, como também em sua posição em relação ao mar.

Figura 1. Mapa da área de estudo em Canoa Quebrada-CE

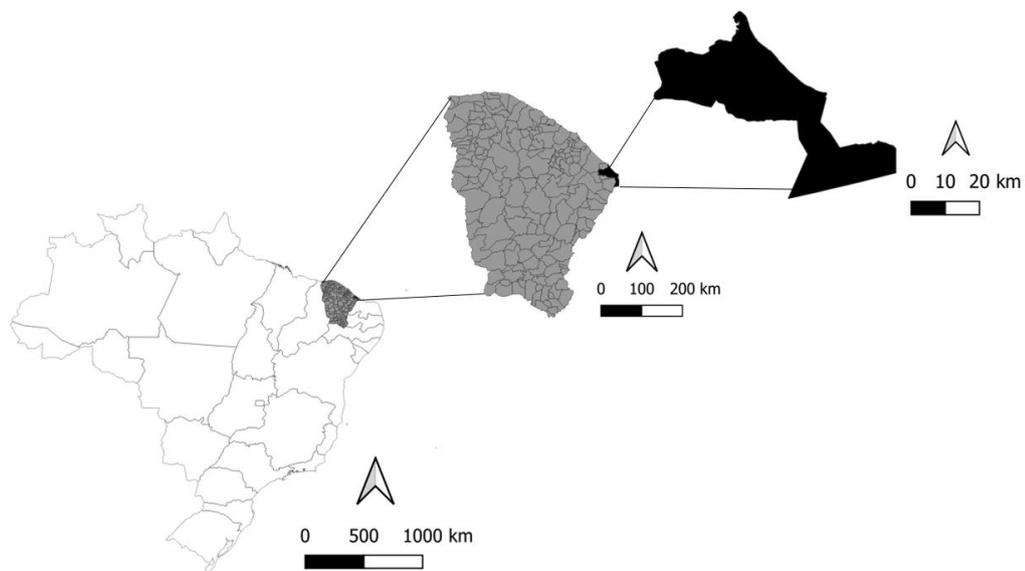
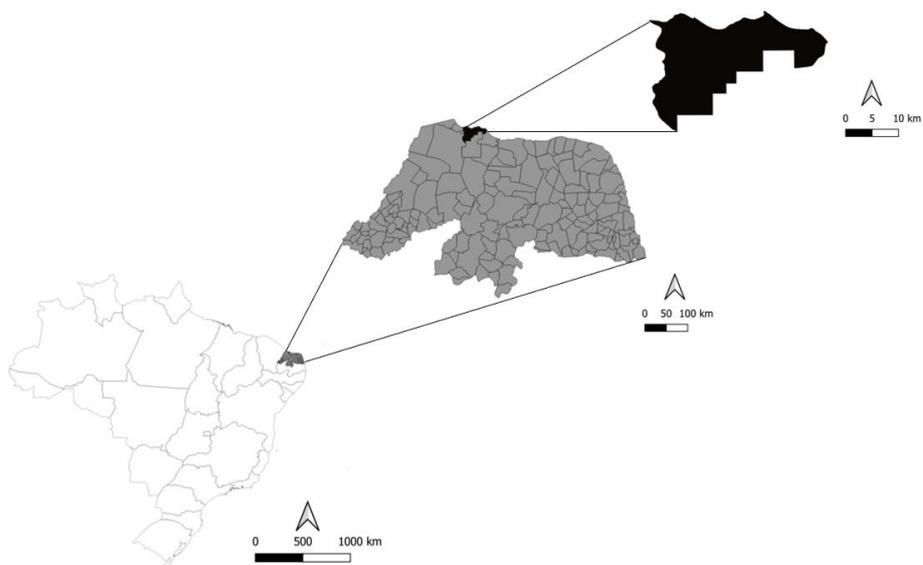


Figura 2. Mapa da área de estudo em Baixa Grande-RN



### *Procedimentos de campo*

A coleta de amostras biológicas foi realizada de julho de 2018 a julho de 2019, totalizando 13 meses de amostragem. Foram demarcados 30 transectos lineares que distam entre si em 3m transversalmente sobre os recifes de arenito da praia de Baixa Grande/RN e Canoa Quebrada/CE (Figuras 1 e 2). Para a obtenção das amostras de material biológico, foram sorteadas mensalmente 4 transecções, nas quais foram demarcados 7 pontos de amostragem equidistantes. Em cada ponto, os organismos foram recolhidos com auxílio de uma espátula em uma área demarcada por um quadrado de 100cm<sup>2</sup> (Figura 3). Posteriormente, o material recolhido foi acondicionado em sacos plásticos, preservado em gelo e levado ao laboratório para posterior triagem e contagem dos indivíduos.

Os valores de temperatura da superfície da rocha foram obtidos por meio de um termômetro infravermelho em todos os pontos de amostragem. Já a salinidade foi obtida através da água das poças do local de amostragem ou das adjacências, para mensuração deste parâmetro, utilizou-se um refratômetro.

Para realização do perfil topográfico foram selecionados 5 dos 30 transectos preestabelecidos no presente estudo. A realização do perfil ocorreu em fevereiro de 2021 em ambas áreas estudadas durante a maré baixa de sizígia. As medições ocorreram na zona entre marés, onde foram iniciadas após a linha d'água, antes da elevação do recife e finalizadas após 3m do último ponto de amostragem do material biológico. Em cada transecção, as medições foram tomadas em 8 pontos que distavam entre si em 3m (Figura 4). Para a mensuração do perfil, foi realizado o método de nivelamento utilizando um aparelho de leitura topográfica (teodolito) e régua de leitura.

Figura 3. Imagens do procedimento de campo na praia de Baixa Grande-RN.

A) Vista geral do recife de arenito na praia de Baixa Grande-RN. B) Uso do quadrado de 100cm<sup>2</sup> para delimitar a área de raspagem do substrato.

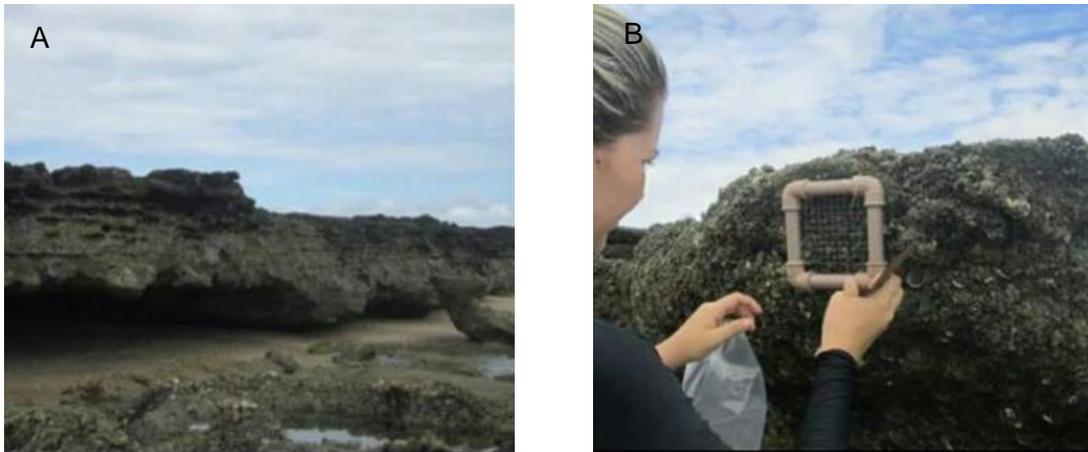
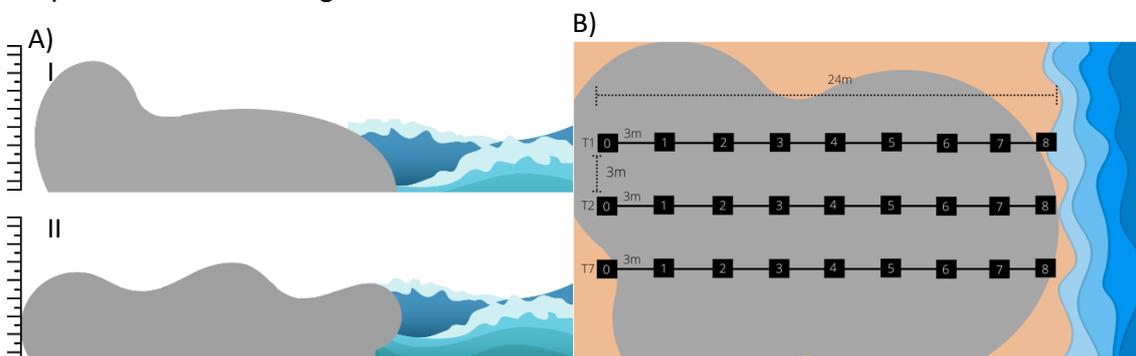


Figura 4. A) Representação esquemática do perfil topográfico de Canoa Quebrada(A.I) e Baixa Grande (A.II). B) Transecção delimitada para elaboração do perfil topográfico, onde os quadrados com a numeração 0 e 8 representam os pontos de amostragem.



#### *Procedimentos de laboratório*

As amostras de material biológico foram levadas ao laboratório, onde foram congeladas e posteriormente triadas. Com o auxílio de um paquímetro digital, os espécimes de *Isognomon bicolor* foram medidos individualmente, levando-se em consideração apenas a medida da charneira. Segundo Breves-Ramos *et al.*, (2010), a charneira possui uma correlação significativa com outras medidas de tamanho, não sendo necessário medir as outras partes da concha que servem como parâmetro de crescimento (Figura 5). As conchas

encontradas sem as partes moles, quebradas ou com as valvas separadas foram excluídas da contagem e biometria.

Figura 5. Aspectos morfológicos internos da valva do *Isognomon bicolor*. Em vermelho, destacamos a charneira, usada como parâmetro de crescimento.



#### *Análise de dados*

A análise dos dados iniciou-se pela verificação da normalidade dos dados por meio do teste de Shapiro-Wilk. Uma vez que a distribuição dos dados não atendeu ao pressuposto da normalidade, foi utilizado o teste de Mann Whitney para determinar a existência de diferenças entre as densidades médias e dos tamanhos médios do *Isognomon bicolor* entre as praias de Canoa Quebrada-CE e Baixa Grande-RN.

Em relação a distribuição espacial, comparamos a densidade de *Isognomon bicolor* entre os transectos e pontos por meio da Análise de Variância Permutacional (PERMANOVA).

Para verificar as relações entre os fatores bióticos e abióticos (salinidade, temperatura, precipitação pluviométrica acumulada e perfil topográfico), foi realizada uma correlação de Spearman. Para verificar se existe diferença significativa de temperatura do substrato durante o período de amostragem, foi realizado o teste T, uma vez que os valores de temperatura atenderam os pressupostos da normalidade. Já para comparar as médias de salinidade das áreas empoçadas entre os meses de estudo foi realizado o teste de Wilcoxon.

Os dados pluviométricos da praia de Canoa Quebrada-CE foram obtidos através do site da Fundação Cearense de Meteorologia e Recursos Hídricos (FUNCEME), enquanto os de Baixa Grande-RN também foram obtidos *online* junto a Empresa de Pesquisa Agropecuária do Rio Grande do Norte (EMPARN). Para verificar se existe diferença marcada entre período seco e chuvoso foi realizado um teste de T. Todos os testes mencionados anteriormente foram realizados utilizando o software Past 4.0 (HAMMER, 1999).

## RESULTADOS

### *Distribuição temporal*

Entre os meses de julho de 2018 e julho de 2019, foram capturados 4.141 espécimes no recife de arenito de Baixa Grande e 24.247 em Canoa Quebrada-CE, totalizando 28.389 indivíduos de *I. bicolor*. As densidades médias encontradas nas duas áreas de estudo foram, respectivamente, de 318,5 ind./100cm<sup>2</sup> e 1865,2 ind./100cm<sup>2</sup> em Baixa Grande-RN e Canoa Quebrada-CE. Quando analisadas, as densidades médias entre as duas áreas de estudo foram significativamente diferentes ( $p=0,0004509$ ) (Figura 6).

As maiores densidades médias encontradas em Baixa Grande-RN foram nos meses de julho de 2019 com 1085 ind./100cm<sup>2</sup> e julho de 2019 com 779 ind./100cm<sup>2</sup>. Em outubro de 2018, observou-se a menor densidade durante o período de amostragem nesta área de estudo, contabilizando apenas 2 ind./100cm<sup>2</sup>. Nos meses de janeiro e março de 2019, não foram capturados espécimes de *I. bicolor* (Figura 7). Apesar da variação da densidade de organismos ao longo dos meses, não foi possível observar diferença significativa da densidade entre os meses de amostragem ( $p=0,1019$ ) nessa praia.

Em Canoa Quebrada-CE, foi possível observar a presença de *Isognomon bicolor* durante todo o período de amostragem. As maiores densidades estiveram concentradas entre os meses de abril e maio de 2019, onde foram observadas densidades médias de 5321 ind./100cm<sup>2</sup>, seguida de 5180 ind./100cm<sup>2</sup>, respectivamente. A menor densidade média encontrada para esse local de estudo ocorreu no mês de junho com 232 ind./100cm<sup>2</sup> (Figura 8). As diferenças de densidade de *I. bicolor*, na praia de Canoa Quebrada, ao longo do período estudado foram significativas estatisticamente ( $p= 0,0025$ ).

Figura 6. Número de indivíduos coletados nas praias de Baixa Grande-RN e Canoa Quebrada-CE entre os meses de julho de 2018 e julho de 2019.

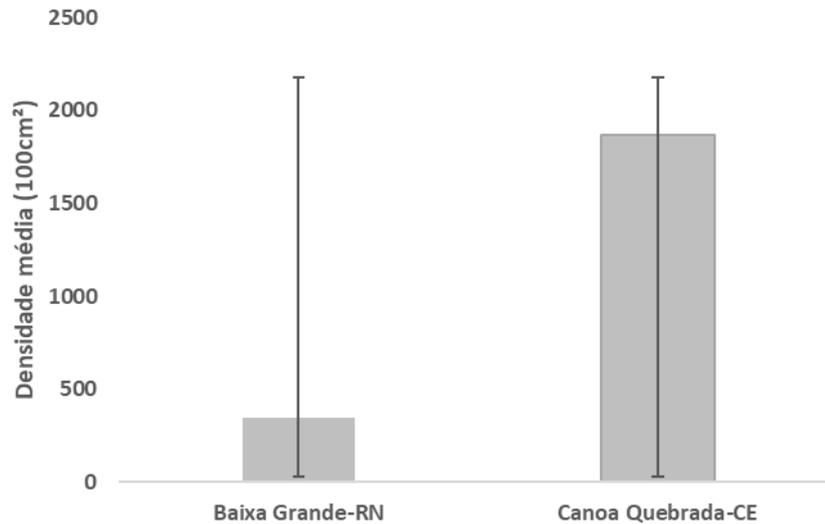


Figura 7. Distribuição temporal de *Isognomon bicolor* no recife de arenito da praia de Baixa Grande-RN. Barras cinzas indicam a densidade dos organismos em 100cm² entre os meses de julho de 2018 e julho de 2019.

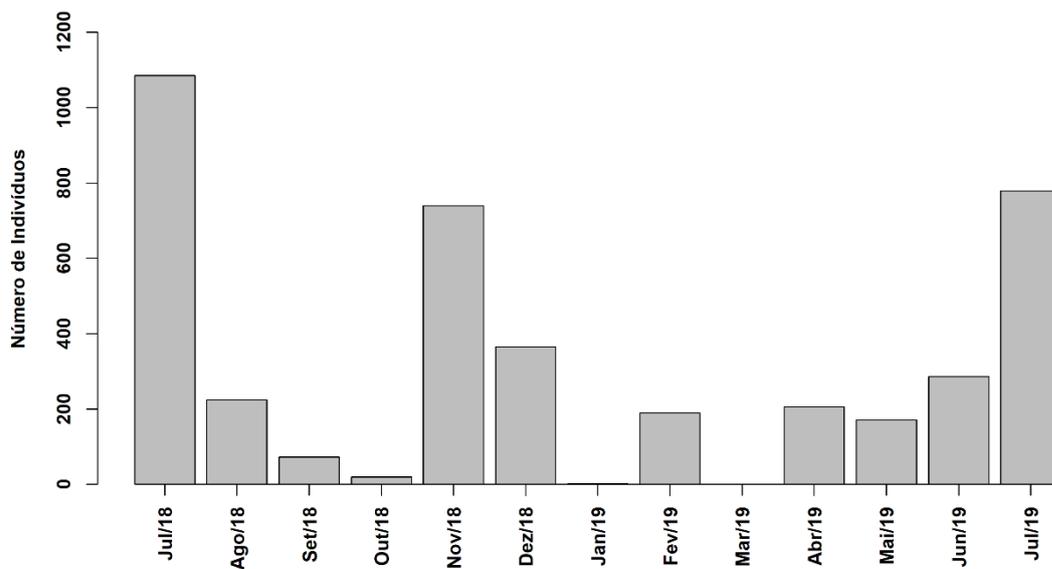
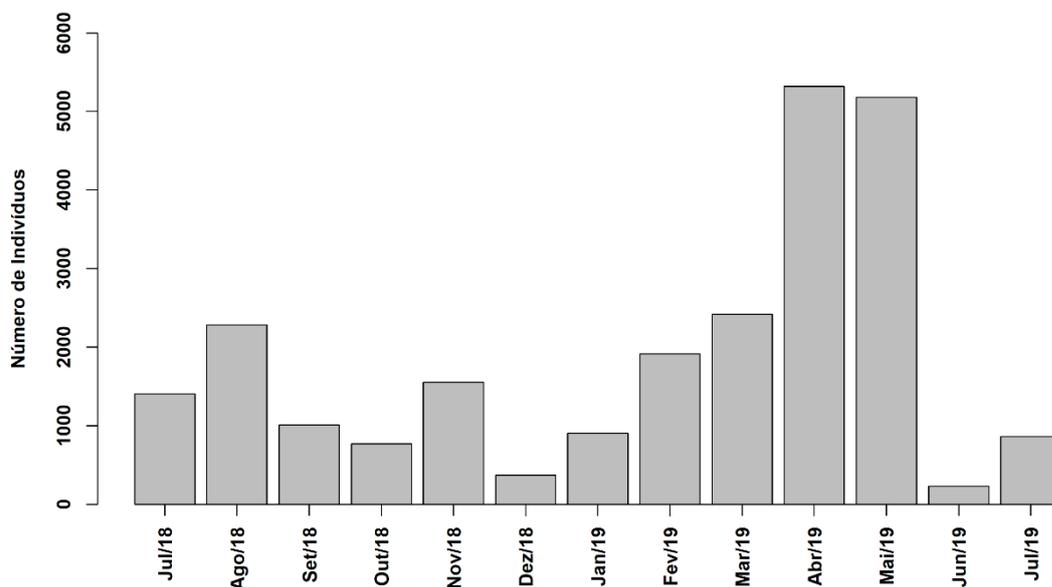


Figura 8. Distribuição temporal de *Isognomon bicolor* no recife de arenito da praia de Canoa Quebrada-CE Barras cinzas indicam a densidade dos organismos em 100cm<sup>2</sup> entre os meses de julho de 2018 e julho de 2019.



### Distribuição espacial

Em Baixa Grande-RN, a distribuição espacial de *Isognomon bicolor* ocorreu por todo o recife de arenito, embora nos pontos mais distantes da linha d'água essa ocorrência tenha sido menor. A maior concentração dos organismos pode ser observada nos transectos de 1 a 15 entre os 3 primeiros pontos destas transecções. Já a maior porcentagem de organismos capturados ocorreu na decima oitava transecção, correspondendo a um total de 18% de todos os indivíduos amostrados. Nas transecções 7, 10, 19 e 29 não foi registrada a ocorrência de *I. bicolor* (Figura 9). Em Canoa Quebrada, a porcentagem de ocorrência na distribuição espacial se deu de forma homogênea, com organismos ocorrendo em toda a extensão do recife de arenito (Figura 10).

A densidade de *I. bicolor* não apresentou diferença significativa entre os transectos ao longo do recife de Baixa Grande-RN (PERMANOVA, valor,

$p=0,06$ ), contudo o teste revelou que a densidade entre os pontos foi significativamente distinta ( $p=0,001$ ) (Figura 9). Já em Canoa Quebrada-CE, houve diferença significativa da densidade tanto entre os transectos ( $p=0,0002$ ) e como também entre pontos ( $p=0,0128$ ) (Figura 10).

Figura 9. *Heatmap* demonstrando a porcentagem de organismos capturados entre o período de julho de 2018 e julho de 2019 no recife de arenito da praia de Baixa Grande-RN. A escala de cores em degradê representa a porcentagem de ocorrência dos indivíduos de *I. bicolor*, onde as cores mais claras representam as baixas porcentagens e as cores mais fortes as porcentagens mais altas.

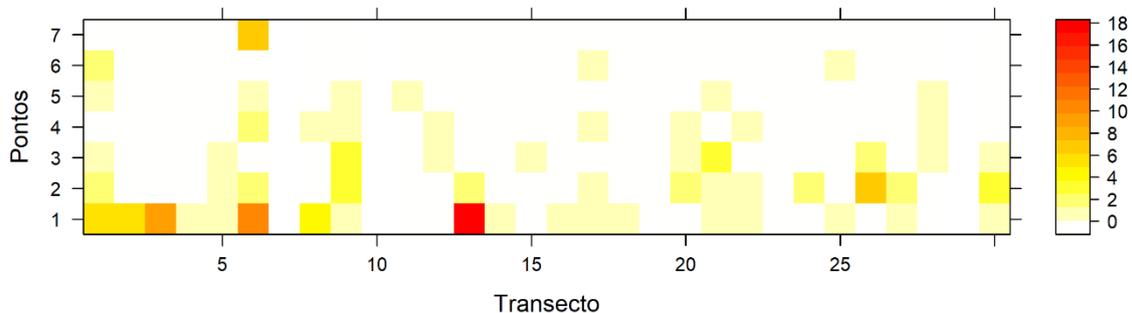
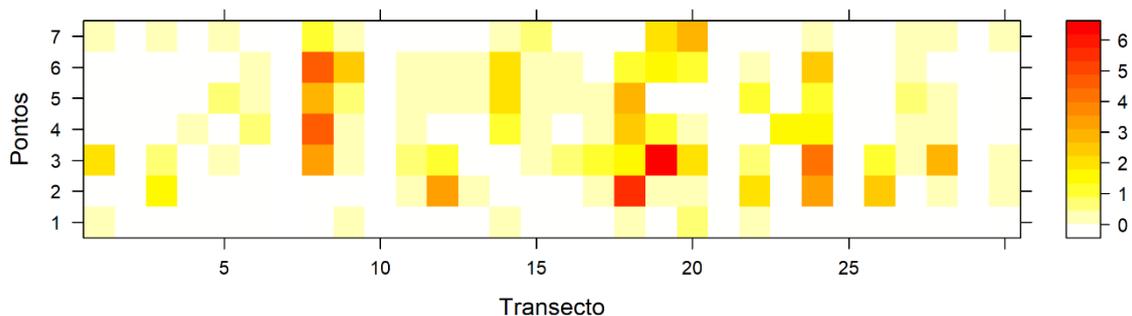


Figura 10. *Heatmap* demonstrando a porcentagem de organismos capturados entre o período de julho de 2018 e julho de 2019 no recife de arenito da praia de Canoa Quebrada-CE. A escala de cores em degradê representa a porcentagem de ocorrência dos indivíduos de *I. bicolor*, onde as cores mais claras representam as baixas porcentagens e as cores mais fortes as porcentagens mais altas.



## *Dados Abióticos*

### *Temperatura do substrato recifes de arenito*

Os valores de temperatura da superfície do substrato obtidos nos pontos de amostragem do recife de arenito da Baixa Grande-RN apresentaram uma distribuição normal e unimodal com média de 30,9°C e amplitude de temperatura variando de 21°C a 46°C. A menor média mensal da temperatura do substrato encontrada nesta área foi observada em julho de 2018, enquanto a maior temperatura média foi encontrada em março de 2019. Apesar da elevada amplitude de variação de temperatura, não foi possível observar diferenças significativas entre os meses de estudo ( $t=30,6$   $p=3,33$ ).

Em Canoa quebrada, a menor média de temperatura do substrato foi em agosto de 2018, enquanto a maior foi registrada em maio de 2019. A temperatura média em Canoa Quebrada foi de 32°C e a distribuição dos dados também se deu de forma normal e unimodal, contudo, a amplitude de temperatura nesta área foi menor, variando de 20,4°C a 40,3°C. O mês em que foi registrada a menor média de temperatura foi agosto de 2018, enquanto a maior média mensal foi observada em maio de 2019. Nesta área de estudo foi possível observar diferenças estatisticamente significativas ( $t=33,4$   $p=0,03$ ).

Quanto a variação espacial da temperatura do substrato, não foi possível observar nenhum padrão de variação entre os pontos e transectos nas duas áreas estudadas (Figuras 2 e 3).

A temperatura da superfície da rocha em Canoa Quebrada/CE apresentou uma correlação positiva com a densidade dos organismos ( $r_s = 0,94$ ;  $p=0,02$ ) (Tabela 1). Já em Baixa Grande/RN, a temperatura parece não exercer influência na densidade do bivalve invasor ( $r_s = 0,55$ ;  $p=0,2$ ).

### *Salinidade*

A salinidade obtida nas poças ou adjacências do local de amostragem não atenderam às pressuposições da normalidade. Em Baixa Grande, a salinidade apresentou amplitude de variação entre 21 a 48, com mediana de 40. Onde o menor valor de salinidade ocorreu no mês de abril de 2019. Já a maior salinidade observada neste local de estudo foi em janeiro de 2019. O teste de comparação de médias revelou que a salinidade entre os meses analisados foi significativamente diferente ( $W=120$   $p=0,0006$ ).

Em Canoa Quebrada, o menor e o maior valor de salinidade foi de 30 a 48, registradas em março de 2019 e setembro de 2018, respectivamente. Quanto a distribuição dos dados, observou-se também uma distribuição não normal e unimodal. Além disso, não houve diferença significativa nos valores de salinidade ( $W= 78$   $p=0,00048$ ) (Figuras 2 e 3). Quando correlacionada a salinidade com a abundância dos organismos, podemos observar que a salinidade parece não exercer influência sobre as populações de *I. bicolor* das praias analisadas.

Figura 11. Distribuição temporal de *Isognomon bicolor* no recife de arenito da praia de Baixa Grande-RN. Barras cinzas indicam a densidade dos organismos em 100cm<sup>2</sup> entre os meses de julho de 2018 e julho de 2019. A linha preta representa os valores de temperatura (°C) e a linha vermelha os valores de salinidade.

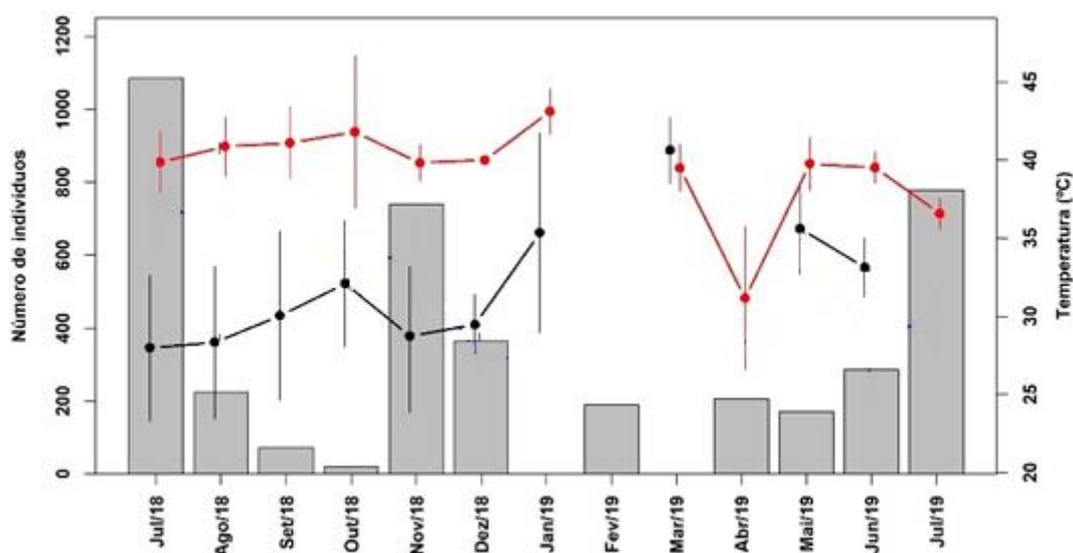
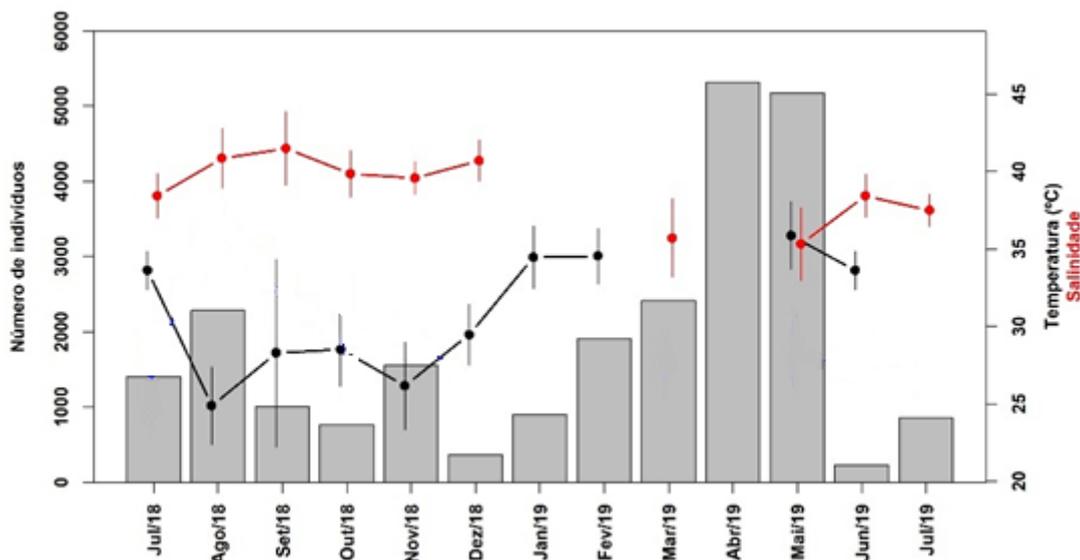


Figura 12. Distribuição temporal de *Isognomon bicolor* no recife de arenito da praia de Canoa Quebrada-CE. Barras cinzas indicam a densidade dos organismos em 100cm<sup>2</sup> entre os meses de julho de 2018 e julho de 2019. A linha preta representa os valores de temperatura (°C) e a linha vermelha os valores de salinidade.



#### *Precipitação pluviométrica acumulada*

Quanto à precipitação pluviométrica acumulada, em Canoa Quebrada-CE houve um volume de chuva muito superior à praia de Baixa Grande-RN. Não foram registradas a ocorrência de chuvas nas praias de Canoa Quebrada e Baixa Grande entre os meses de julho a novembro de 2018. A precipitações pluviométricas em Canoa Quebrada começaram a ser registradas em dezembro de 2018 e se estenderam até julho de 2019, com um pico chuvoso em fevereiro de 2019. Na praia de Baixa Grande, os primeiros registros de chuvas iniciaram em janeiro e se estenderam até junho de 2019, com o maior volume de chuvas em março de 2019. Assim como os outros parâmetros

ambientais, a precipitação pluviométrica acumulada, parece não influenciar os parâmetros populacionais do bivalve invasor nas áreas estudadas (Figura 6).

Figura 13. Precipitação pluviométrica acumulada entres os meses de julho de 2018 e julho de 2019 em Baixa Grande-RN e Canoa Quebrada-CE. Fonte: Empresa de Pesquisa e Agropecuária (EMPARN) e Fundação Cearense de Meteorologia e Recursos Hídricos (FUNCEME).

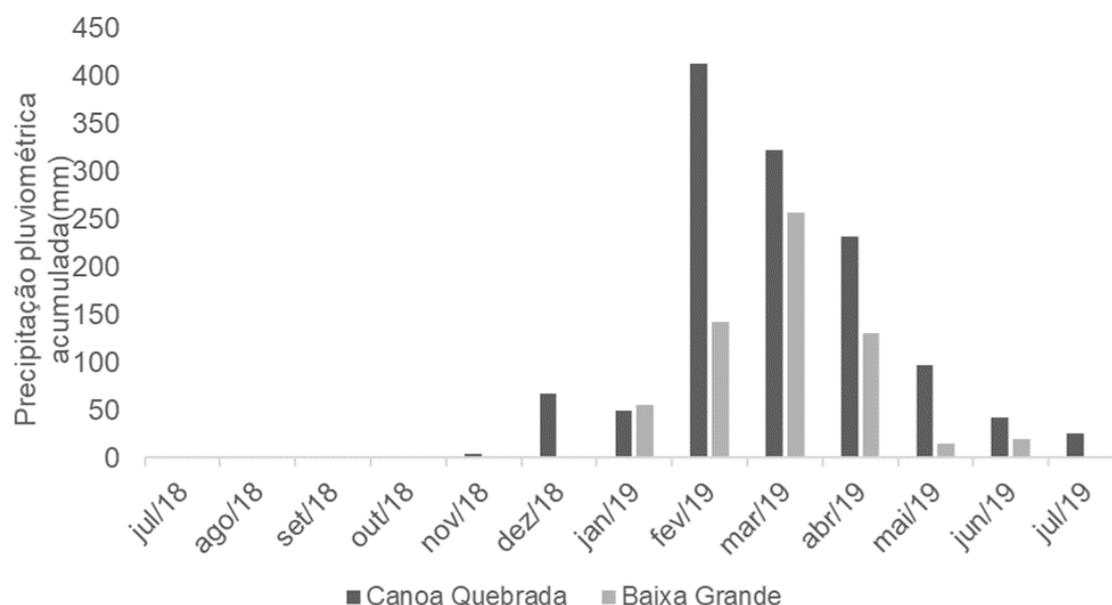


Tabela1. Tabela com valores de correlação de Spermman mostrando a relação entre a densidade de *Isognomon bicolor* e os dados abióticos das áreas estudadas.

		$r_s$	p-valor	Correlação
Baixa Grande	Salinidade	0,59	0,15	Correlação positiva e fraca
Baixa Grande	Temperatura	0,55	0,20	Correlação positiva e fraca
Baixa Grande	Pluviosidade	0,30	0,32	Correlação positiva e fraca
Canoa Quebrada	Salinidade	0.1	0,47	Correlação positiva e fraca
Canoa Quebrada	Temperatura	<b>0,94</b>	<b>0,02</b>	<b>Correlação positiva e forte</b>
Canoa Quebrada	Pluviosidade	0,23	0,35	Correlação positiva e fraca

### *Perfil topográfico*

O perfil topográfico do recife de arenito da praia de Baixa Grande-RN revelou uma inclinação 11% e a altura máxima foi de 2,54m em relação ao nível do mar. O recife de arenito na praia de Canoa Quebrada apresentou uma inclinação menor de apenas 5%, embora a altura máxima registrada no local tenha sido próxima a de Baixa Grande, com 2,41m. Dentre os transectos onde foi realizado o perfil topográfico, a transecção que apresentou a menor variação de nível topográfico foi o transecto 1, que recebe o impacto direto das ondas. Nestes pontos, podemos observar uma superfície mais plana, enquanto os demais transectos apresentaram uma superfície mais irregular e consequentemente maior variação de nível (Figura 7).

No recife de arenito da praia de Canoa Quebrada-CE, os pontos de amostragem equidistaram 3m ao longo dos 24 metros da transecção, onde foi observada uma maior variação de perfil topográfico. Essa variação de nível proporciona a formação de poças de maré, especialmente na região central do recife. Todos os transectos ficam expostos durante a maré baixa. Os primeiros pontos dos transectos que distam aproximadamente 9m do mar, recebem o impacto das ondas. Quanto a variação de nível, observamos que o transecto 15 apresentou uma maior elevação em relação ao nível do mar e aos demais transectos (Figura 8).

Em Canoa Quebrada-CE, o recife é menos elevado em relação ao nível do mar e fica parcialmente submerso na maré alta, enquanto a região que fica emersa, sofre forte influência dos respingos das ondas.

Figura 14. Perfil topográfico de Baixa Grande-RN. As linhas coloridas representam os transectos amostrados. A linha pontilhada na parte inferior da

imagem sinaliza a área da influência da maré. Já a seta aponta em direção a terra.

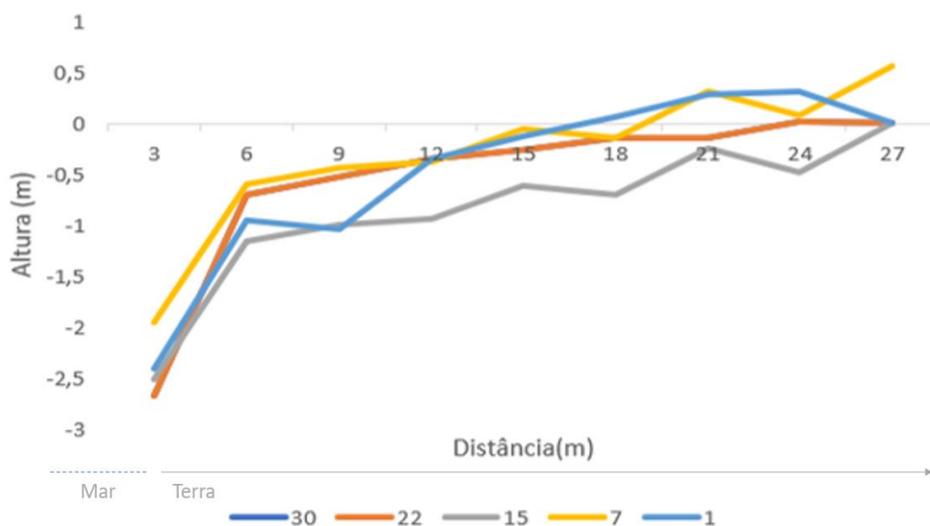


Figura 15. Perfil topográfico de Canoa Quebrada-CE. As linhas coloridas representam os transectos amostrados. A linha pontilhada na parte inferior da imagem sinaliza a área da influência da maré. Já a seta aponta em direção a terra.

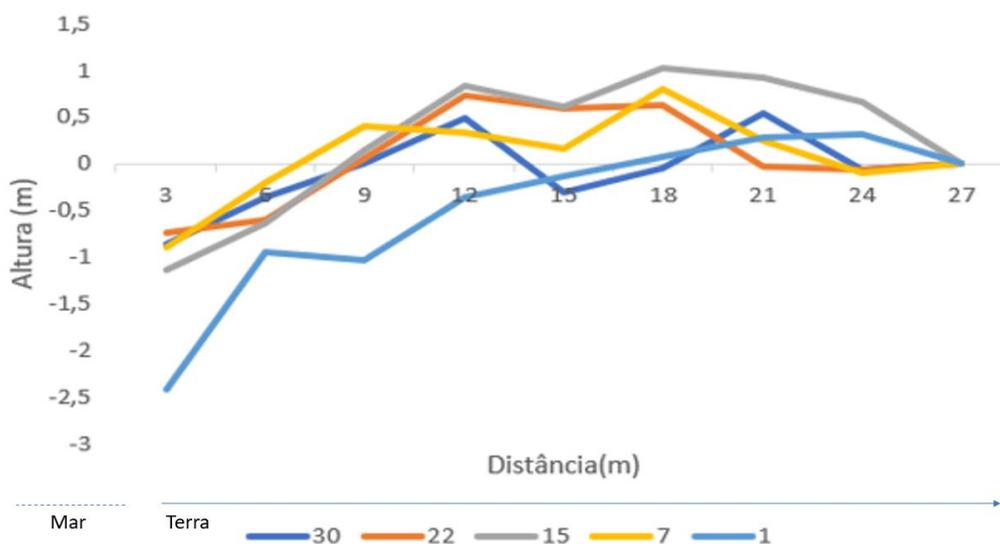


Figura 16. Perfil topográfico do recife de arenito em Baixa Grande-RN. No eixo x, a abundância do *Isognomon bicolor* ao longo do transecto.

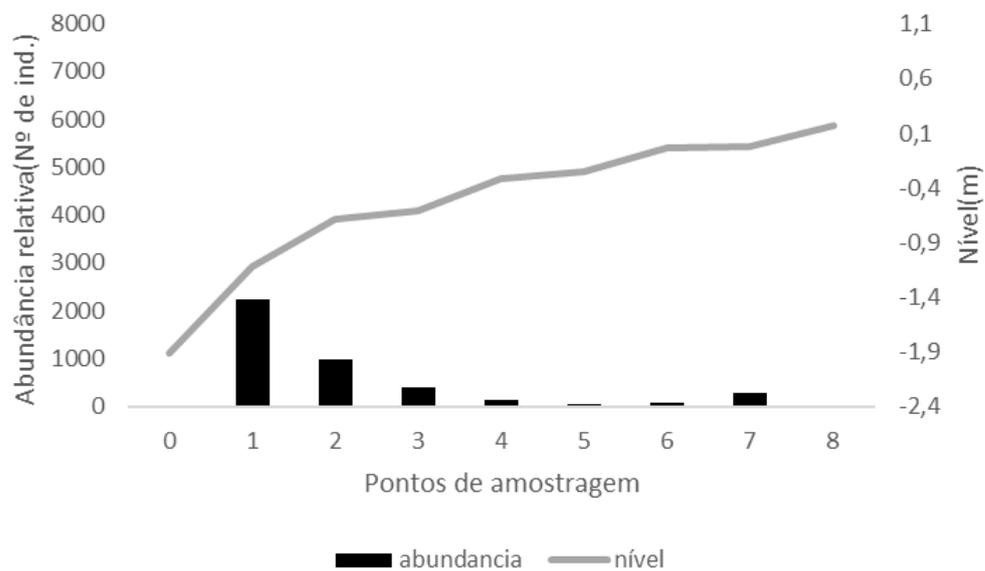
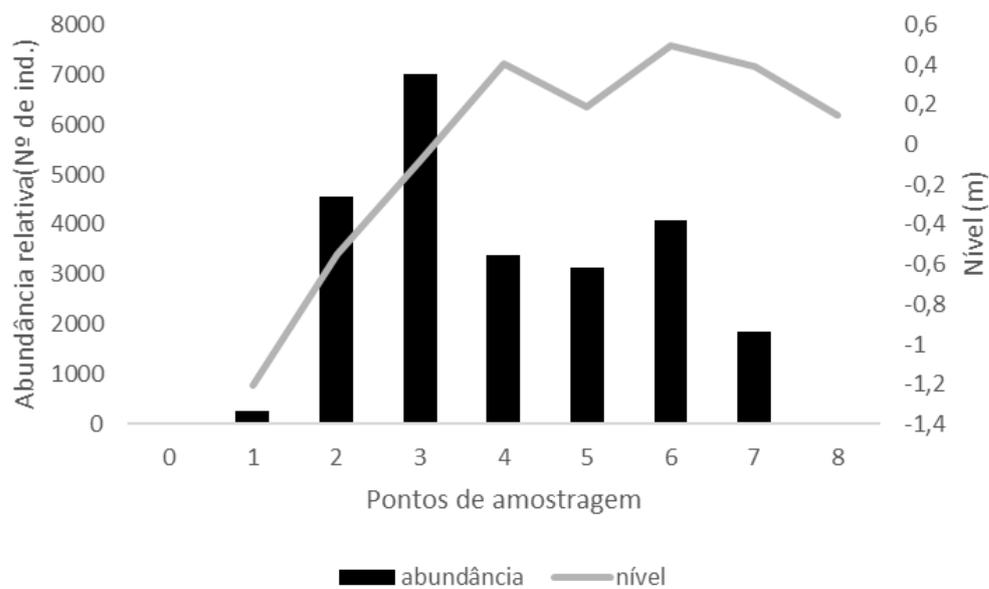


Figura 17. Perfil topográfico do recife de arenito em Canoa Quebrada-CE. No eixo x, a abundância do *Isognomon bicolor* ao longo do transecto.



## DISCUSSÃO

Os resultados demonstram que há diferença na densidade e distribuição populacional do bivalve *Isognomon bicolor* entre as áreas estudadas em Canoa Quebrada-CE e Baixa Grande-RN. Esta diferença populacional entre duas áreas com condições ambientais semelhantes pode ser um reflexo de como as populações de um organismo invasor podem variar de acordo com o seu tempo de invasão, uma vez que a população do bivalve invasor em Baixa Grande já estava estabelecida no ambiente por volta de 2011 (NUNES, 2014), e a população de *I. bicolor* na praia de Canoa Quebrada nunca havia sido documentada até o presente estudo.

Muitas espécies invasoras apresentam uma expansão populacional exponencial no início da invasão (HAUBROCK *et al.*, 2022). Esse rápido aumento em densidade se dá especialmente pela ausência de inimigos naturais (hipótese da liberação dos inimigos naturais) (HEGER *et al.*, 2014), ou até que os possíveis predadores reconheçam o invasor como uma possível presa (RILOV, 2009). Esse fenômeno de expansão e retração populacional é conhecido na literatura como “boom-bust” (STRAYER *et al.*, 2017). Devido ao recente estabelecimento de *I. bicolor* em Canoa Quebrada-CE, é provável que sua população esteja nessa fase inicial da invasão. Já em Baixa Grande-RN, onde a invasão de *I. bicolor* se consolidou a mais tempo, observam-se densidades mais baixas e uma distribuição espacial mais concentrada.

Embora a maioria dos estudos sobre o fenômeno de “boom-bust” abranjam uma ampla escala temporal (WILSON *et al.*, 2019; FERNÁNDEZ, 2020), o presente estudo retrata como a distribuição temporal e espacial de populações de um invasor pode variar ao longo do tempo fundamentando-se em registros pretéritos da invasão do *I. bicolor*.

Existem estudos com este bivalve invasor realizados em recifes de arenito que também observaram diferenças nas densidades populacionais em diferentes áreas monitoradas na costa do nordeste brasileiro (SOUZA, 2018, QUEIROZ, 2015) e em costões rochosos no sudeste do país, em São Paulo (ARANHA, 2010) e Rio Janeiro (BREVES-RAMOS, 2010). Entretanto, em nenhum deles, o tempo de estabelecimento da invasão ou as etapas de

sucessão ecológica foram considerados para o entendimento das diferenças entre as diversas populações.

No presente estudo, apesar de não terem sido avaliadas as características das comunidades nativas, nem mesmo os efeitos de possíveis interações ecológicas que se estabeleceram após o estabelecimento da população invasora, é provável que as populações invasoras tenham sido reguladas de diversas formas.

Quando espécies estão disputando recursos, pode haver uma drástica redução na fecundidade, crescimento ou sobrevivência das espécies envolvidas (BEGON *et al.*, 2006), que leva a alterações na dinâmica populacional e na distribuição das espécies. Essas alterações podem resultar na exclusão competitiva, uma vez que os atributos populacionais chave para uma população mínima viável são comprometidos.

Outro mecanismo de controle populacional ocorre por meio da predação da espécie invasora. Estudos pretéritos mostram relação evolutiva de predação entre o gastrópode *Stramonita haemastoma* e do *Isognomon bicolor* no Caribe, onde ambas são nativas (INGHAM & ZISCHKE, 1977), contudo experimentos laboratoriais sugerem que o controle *top-down*, onde o predador controla populações de presa, pode não ser suficiente para determinar a supressão da invasão de *I. bicolor*, uma vez que *S. haemastoma* tem hábitos alimentares generalistas e também alimenta-se de outros bivalves sésseis, como o bivalve *Brachidontes sp.* (SANTOS *et al.*, 2019). Na praia de Baixa Grande, há registro do gastrópode congênere *Stramonita brasiliensis* (SILVA & MARTINS, 2017) e também dos bivalves do gênero *Brachidontes*, onde ambos são nativos. *S. brasiliensis* pode ser um potencial predador de *I. bicolor* nessa praia e, assim, ser um dos possíveis fatores que colaboraram para a retração populacional do bivalve invasor. Entretanto, estudos sobre esse tema são necessários para que se confirme esta hipótese.

De fato, ambientes consolidados intermareais são ecossistemas complexos que abrigam uma grande riqueza de invertebrados e são regidos por diversos fatores bióticos e abióticos (VINAGRE *et al.*, 2018), não sendo a predação uma via de mão única para o controle da invasão. A temperatura do

substrato, por exemplo, é um dos principais fatores abióticos que interferem na sobrevivência e no desempenho de organismos marinhos de praias rochosas (CÁCERES-PUIG *et al.*, 2007, ZAMPROGNO, 2012), tanto em escala espacial como temporal (CÁCERES-PUIG *et al.*, 2007). Assim, a correlação negativa entre temperatura da superfície da rocha e a distribuição do bivalve invasor pode indicar que essa condição ambiental pode ser dos principais fatores que influenciam na distribuição espacial e temporal no recife de arenito da praia de Baixa Grande-RN. Nesse ambiente, foi observada uma maior amplitude de temperatura na superfície da rocha, com valores elevados no mesolitoral superior, tornando-se inóspito para a sobrevivência de *Isognomon bicolor*. Já em Canoa Quebrada-CE, a temperatura da rocha parece não exercer influência sobre a distribuição espacial de *I. bicolor* e possivelmente essa falta de influência são o reflexo da menor amplitude de temperatura que foi registrada nesse ambiente.

A maior heterogeneidade espacial de temperatura da superfície das rochas em Baixa Grande-RN, pode ser ocasionada por sua maior elevação topográfica do recife de arenito. As regiões mediana e superior do recife, correspondente ao mesolitoral médio e superior, respectivamente, não sofrem recobrimento do mar durante a maré alta e recebem água apenas do escoamento entre as poças de maré e, em função disto, apresentaram médias de temperatura da rocha mais altas. Nestas áreas, foi verificada a ausência de indivíduos de *I. bicolor*. O rigor ambiental causado pela exposição permanente ao ar e às variações de temperatura podem ser responsáveis pelo não estabelecimento de larvas e, conseqüentemente, de organismos adultos do bivalve, uma vez que tais condições podem gerar mortalidade e extinção local de alguns invertebrados marinhos, por impedir a fixação de larvas e o pleno funcionamento dos organismos (SIQUITELLI, 2015).

Em Canoa Quebrada-CE, o recife é menos elevado em relação ao nível do mar e fica parcialmente submerso na maré alta, enquanto, a região que fica emersa, sofre forte influência dos respingos das ondas. Além disso, a topografia mais acidentada deste recife proporciona a formação de poças e fendas, que são os ambientes mais favoráveis para o estabelecimento do *I. bicolor* (DOMANESCHI & MARTINS, 2002). Estas condições revertem as

condições estressantes após um período de extremos ambientais (dessecação, hipersalinidade e hipóxia) durante a maré baixa e podem possibilitar o acesso a toda a superfície do recife às larvas dos organismos bentônicos presentes na coluna d'água circundante. Larvas de *I. bicolor* também podem ser favorecidas desta maneira, facilitando o seu estabelecimento no recife. Além disso, a zona emersa desse recife fornece as condições ideais para a ocorrência do bivalve invasor, como foi observado por Fernandes *et al.* (2004).

As variações na salinidade aferidas nos pontos de amostragem empoçados, ou nas regiões adjacentes, ao longo dos perfis podem estar diretamente relacionadas com a elevação dos recifes, uma vez que quanto maior a elevação menor é a presença de poças, aumentando a salinidade por meio da evaporação. Em Canoa Quebrada-CE, a salinidade na maré baixa apresentou médias menores do que em Baixa Grande-RN. Estas diferenças provavelmente estão relacionadas ao tempo de exposição ao ar de cada nível do recife. Além disso, a praia de Baixa Grande-RN, provavelmente, sofre os efeitos da proximidade da indústria salinera do seu entorno, onde há um aporte de água oriunda da sua produção que pode influenciar na salinidade da área, tal como foi observado em setembro de 2019. É provável também que essas condições interfiram negativamente no estabelecimento dos organismos e, dessa forma, na densidade de bivalves suspensívoros (DAME & PRINS, 2004; NEWELL, 2004; SILVA, 2013) em zonas do recife que naturalmente apresentam condições adversas também intensificadas pelas ações antrópicas.

Algumas espécies de bivalves invasores de ambientes consolidados, apresentam uma ampla tolerância ecofisiológica para parâmetros ambientais como salinidade e temperatura (SARÀ *et al.*, 2018), contudo, os estudos que embasam essa informação foram realizados durante a fase de expansão populacional, que é uma das etapas da invasão. Em uma escala temporal mais ampla, pode-se observar que algumas populações invasoras são ajustadas as condições ambientais do ecossistema invadido, podendo sofrer uma retração populacional em resposta as adversidades impostas por fatores abióticos (LIU & PENNING, 2021)

A precipitação pluviométrica acumulada nas áreas observadas ao longo do período de estudo está dentro da média histórica conhecida para a região

(HIERA *et al.*, 2019). Na região nordeste do Brasil, a incidência de chuvas geralmente ocorre entre os meses de fevereiro a maio, sendo possível o registro de chuvas já no mês de dezembro (SUDENE,1990). Quando relacionadas a densidade populacional, foi possível observar que na praia de Baixa Grande as menores densidades de *I. bicolor* foram registradas nos meses de maior precipitação. O mesmo padrão foi observado por Nunes (2014) em um monitoramento populacional de *I. bicolor* na mesma praia em 2014. Cavalcante (2015) registrou reduções populacionais de *I. bicolor* no litoral da Paraíba, tendo atribuído a maior mortalidade de indivíduos durante o período chuvoso.

No recife de Canoa Quebrada-CE, uma maior heterogeneidade de habitat foi observada considerando as características abióticas do recife e da macrofauna nativa, o que provavelmente favorecem o estabelecimento de *I. bicolor* em densidades mais elevadas nesta praia. A densidade média de *I. bicolor* na área de estudo em Canoa Quebrada-CE foi de 1148,3ind./100cm<sup>2</sup>, sendo a maior densidade registrada até o momento para o litoral brasileiro. Esses dados refletem uma intensa expansão populacional ocorrendo no local, indicando uma fase de “boom” populacional.

Essa dinâmica de expansão e retração parece ser comum nas populações deste bivalve invasor. No litoral do Rio de Janeiro, por exemplo, Breves-Ramos *et al.*, (2010) registraram densidades variando 800 a 1000 ind./100cm<sup>2</sup>. Posteriormente, outros estudos realizados em diferentes praias do Rio de Janeiro, reportam densidades muito inferiores. As densidades mais baixas encontradas no litoral brasileiro foram semelhantes a encontrada em Baixa Grande-RN. Rocha (2002), por exemplo, encontrou densidade média de apenas 200 ind./100cm<sup>2</sup>, posteriormente, Fernandes *et al.*, (2004) relataram uma densidade média de 445 ind./100cm<sup>2</sup> em Arraial do Cabo. Possivelmente, essas densidades mais baixas foram reportadas na fase de retração populacional do bivalve invasor. Senso assim, é muito importante ressaltar a importância dos monitoramentos para auxiliarem na classificação dos estágios de invasão.

Um estudo realizado no litoral do Espírito Santo, associa a elevada densidade populacional do bivalve *I. bicolor* às características físicas do

substrato, onde se observou uma correlação positiva entre a densidade populacional e a rugosidade do hábitat, representado pelo número de fendas e depressões existentes nos costões rochosos (ZAMPROGNO *et al.*, 2010). Diferenças nas características dos recifes de arenito estudados também parecem ter influenciado na distribuição populacional do bivalve no presente estudo, favorecendo a população de Canoa Quebrada, onde há maior disponibilidade de habitat para fixação do bivalve, já que o recife deste local parece dispor de um maior número de poças e fendas. Além disso, estes habitats estão menos sujeitos as condições ambientais adversas, pois o recife de arenito de Canoa Quebrada tem mais influência da maré do que o recife de Baixa Grande.

Os fatores mencionados acima também explicam as diferenças na distribuição espacial de *I. bicolor* nas duas praias analisadas. Em Canoa Quebrada-CE, as maiores densidades ocorreram no ponto 3, situado na zona de mesolitoral médio, onde o impacto da ação das ondas na maré baixa é menor e há uma maior disponibilidade de habitats, como poças e fendas. Estudos realizados em regiões entre marés sugerem que este tipo de substrato é ideal para evitar a alta energia das ondas, proteção contra predadores e a dessecação (JENSEN & DENNY, 2016). A maior disponibilidade de poças e fendas, além da menor inclinação do perfil, ao longo do recife, parece favorecer o estabelecimento do bivalve invasor. A preferência por fendas, poças e zonas expostas submetidas aos respingos das ondas foi registrada por DOMANESCHI & MARTINS (2002) e MARTINEZ (2012). Este padrão de distribuição de *I. bicolor* também foi encontrado em outras regiões da costa brasileira (MARTINEZ, 2002, ZAMPROGNO, 2010, BREVES-RAMOS, 2010).

Na praia de Baixa Grande-RN, de forma diferente, a maior densidade de *I. bicolor* foi encontrada no ponto 1, que corresponde a franja do infralitoral. Essa zona, apesar de apresentar condições ambientais mais instáveis, com os organismos constantemente expostos ao impacto das ondas, pode representar uma área com menor competição por espaço e de exposição à predação. A posição ocupada pelo bivalve invasor pode ser resultado de um rearranjo da comunidade em resposta a invasão (WILLIAMSON & FELT, 1996) e uma estratégia de persistência no ambiente, já que a heterogeneidade de habitat ao

longo do recife de arenito da praia de Baixa Grande-RN é menor e a zona de mediolitoral inferior é de difícil acesso para os potenciais predadores. Apesar desta zona representar uma área de refúgio para o *I. bicolor*, a exposição à ação das ondas pode ser responsável pela baixa densidade observada.

Organismos sésseis, assim como o bivalve *I. bicolor*, podem colaborar expressivamente para elevar a complexidade do substrato (BORTHAGARAY & CARRANZA, 2007; QUEIROZ, 2015; BELLGROVE *et al.*, 2017) e atenderem a demanda de assentamento dos recrutas que chegam na população (ROCHA, 2002). Assim, *I. bicolor* é considerado um engenheiro do ecossistema e por isso acaba proporcionando espaço secundário e microhabitats para uma elevada densidade populacional (TEXEIRA *et al.*, 2010), bem como, para estabelecimento de outras espécies, nativas ou não. Com o avanço dos estágios sucessórios da invasão, é possível que o aumento da complexidade de habitats, com rugosidades, fendas, reentrâncias, promovido pelo bivalve invasor criem condições favoráveis para o estabelecimento de novas espécies e para um novo arranjo da comunidade bentônica local.

Estudos recentes sobre a diversidade taxonômica e funcional de moluscos de praias rochosas em regiões tropicais reforçam esta ideia e mostram o bivalve *I. bicolor* destacando-se entre os moluscos suspensívoros mais abundantes da zona entremarés, apresentando-se em bancos densos e favorecendo a complexidade do habitat. O referido estudo ainda aponta a maior concentração dos indivíduos de *I. bicolor* na zona de mediolitoral inferior, onde os agentes estressores, como o impacto das ondas durante a maré cheia e a dessecação na maré baixa, atuam com maior intensidade (SOUZA *et al.*, 2020). Essas mesmas condições são observadas em Baixa Grande-RN, assim como para outras praias do nordeste (CAVALCANTE & GOMES, 2022). Embora seja possível observar o bivalve invasor ocupando faixas semelhantes na maioria das praias do Nordeste, Souza *et al.* (2020) concluíram que a estrutura das comunidades bentônicas é resultado da interação de muitos fatores bióticos e abióticos que podem diferir de um ambiente para outro.

Em Canoa Quebrada, o bivalve invasor está distribuído por toda sua extensão, sendo favorecido pelas condições térmicas mais amenas e proteção do impacto das ondas, provavelmente, devido a topografia menos inclinada do

recife e presença de fendas, poças e reentrâncias em toda sua extensão. A formação de densas agregações monoespecíficas de indivíduos sésseis, além de representar uma zona de refúgio da espécie, é também uma estratégia adaptativa para redução do estresse térmico e do impacto das ondas (SILLIMAN *et al.*, 2015), promovendo ainda substrato favorável para seus juvenis e para outros organismos.

O presente estudo aponta que as diferenças na densidade e distribuição do bivalve invasor *I. bicolor* podem ser explicadas em função das características dos recifes de arenito das duas praias estudadas. Diante destas informações, ao que parece, a população de *I. bicolor* de Baixa Grande-RN tem mantido sua densidade ao longo dos últimos 6 anos [considerando o estudo de Nunes (2014), mantendo-se provavelmente regulada por características do recife (topografia) e pela temperatura da superfície da rocha e, talvez ainda, pela influência antrópica (salineira em atividade na região). Já em Canoa Quebrada-CE, a elevada densidade populacional de *I. bicolor*, provavelmente, ocorre devido às condições abióticas mais amenas, maior disponibilidade de recursos e também por ser uma invasão mais recente. Assim, o tempo de invasão e a interação com a comunidade receptora podem influenciar a distribuição desses organismos a longo prazo e, assim, a estrutura populacional do bivalve invasor observada em cada praia reflete também a atuação destes fatores.

Desta forma, os monitoramentos a longo prazo são essenciais para entender processos ecológicos e as interações que os fatores abióticos exercem sobre uma espécie invasora, bem como, sobre a comunidade invadida. Programas de monitoramento em zonas tropicais são imprescindíveis, pois uma mesma variável ambiental pode interferir de forma diferente sobre a mesma espécie em escalas temporais distintas (PUGA *et al.*, 2019).

É importante ressaltar que estudos a longo prazo sobre populações de organismos invasores podem trazer contribuições importantes para a ciência da invasão, uma vez que para entender a dinâmica da bioinvasão em macro escala é importante que haja estudos em escalas espaciais menores. A maioria dos estudos de bioinvasão dá ênfase à macroecologia, onde a invasão é

analisada em uma escala mais ampla (WILSON *et al.*, 2016) e onde as particularidades do processo de invasão podem passar despercebidas. Devido a isso, as terminologias da bioinvasão atualmente são definidas baseadas nessas premissas da macroecologia (RICHARDSON *et al.*, 2000; BLACKBURN *et al.*, 2011). Contudo, com o avanço das discussões sobre a bioinvasão x dispersão natural, Hoffmann e Courchamp (2016) sugerem que ainda há muitas lacunas de conhecimento sobre etapas da invasão propostas Blackburn *et al.* (2011). Assim, estudos a nível de população, como o presente trabalho, podem contribuir para uma melhor compreensão do processo de invasão.

## REFERÊNCIAS

- ALLINGTON, R. L. (April de 2013). **What really matters when working with struggling reader** . The Reading Teacher, pp. 1-11.
- AMARAL, A. C., & JABLONSKI, S. (Julho de 2005). **Conservação da biodiversidade marinha**. Megadiversidade, pp. 43-51.
- ARANHA, T. P. (fevereiro de 2010). **Situação atual da ocorrência do bivalve invasor Isognomon bicolor no litoral norte paulista e variabilidade genética da espécie no sudeste brasileiro**. Campinas, SP: Dissertação de mestrado. Instituto de Biologia. Universidade Estadual de Campinas.
- BEGON, M., TOWNSEND, C. R., & HARPER, J. L. (2007). **Ecologia de indivíduos a ecossistemas**. Artmed.
- BELMGROVE, A., MCKENZIE, P. F., CAMERON, H., & POCKLINGTON, J. B. (17 de April de 2017). **Restoring rocky intertidal communities: Lessons from a benthic macroalgal ecosystem engineer**. Marine Pollution Bulletin, pp. 17-27.
- BOLTOVSKOY, D., & CORREA, N. (2015). **Ecosystem impacts of the invasive bivalve Limnoperna fortunei (golden mussel) in South America**. Hydrobiologia, pp. 81-95.
- BORTHAGARAY, A., & CARRANZA, A. (09 de April de 2007). **Mussels as ecosystem engineers: Their contribution to species richness in a rocky littoral community**. Acta Oecologica, pp. 243-250.
- BREVES-RAMOS, A., JUNQUEIRA, A. D., LAVRADO, H., & SILVA, S. (May de 2010). **Population structure of the invasive bivalve Isognomon bicolor on rocky shores of Rio de Janeiro State (Brazil)**. Journal of the Marine Biological Association of the UK 90.
- CÁCERES-PUIG, J. I., ABASOLO-PACHECO, F., MAZÓN-SUASTEGUI, J. M., MAEDA-MRTÍNEZ, A. N., & SAUCEDO, P. E. (20 de June de 2007). **Effect of temperature on growth and survival of Crassostrea corteziensis spat during late-nursery culturing at the hatchery**. Aquaculture, pp. 417-422.

CAVALCANTE, L. S. (2015). **Estrutura populacional do bivalve invasor *Isognomon bicolor* (C.B. Adams, 1845)(Bivalvia:Pteriidae) em praias rochosas da Paraíba, Nordeste do Brasil.** Trabalho de Conclusão de Curso. Ciências Biológicas. Universidade Estadual da Paraíba.

CAVALCANTE, L. S., & GOMES, A. A. (Apr./Jun. de 2022). **Population structure of the invasive bivalve *isognomon bicolor* (C.B. Adams, 1845) on rocky beaches in northeastern Brazil.** Studies in Environmental and Animal Sciences, pp. 245-257.

CRESPO, D., LESTON, S., RATTO, L. D., MARTINHO, F., NOVAIS, S. C., PARDAL, M. A., & LEMOS, M. F. (04 de December de 2021). **Does an Invasive Bivalve Outperform Its Native Congener in a Heat Wave Scenario? A Laboratory Study Case with *Ruditapes decussatus* and *R. philippinarum*.** Biology.

DAME, R. F., & PRINS, T. C. (2004). **Bivalve carrying capacity in coastal ecosystems.** Aquatic Ecology, pp. 409-421.

DARRIGAN, G., & DAMBORENEA, C. (2011). **Ecosystem engineering impact of *Limnoperna fortunei* in South America.** Zoological Science, pp. 1-7.

DIAS, T. P., MOTA, E. S., GONDIM, A., OLIVEIRA, J. M., RABELO, E. F., ALMEIDA, S. M., & CHRISTOFFERSEN, M. L. (2013). ***Isognomon bicolor* (C. B. Adams, 1845) (Mollusca: Bivalvia): First record of this invasive species for the States of Paraíba and Alagoas and new records for other localities of Northeastern Brazil.** Check List, pp. 157-161.

DOMANESCHI, O., & MARTINS, C. M. (2002). ***Isognomon bicolor*(C.B. Adams) (Bivalvia, Isognomonidae): primeiro registro para o Brasil, redescrição da espécie e considerações sobre a ocorrência e distribuição de *Isognomon* na costa brasileira.** Revista Brasileira de Zoologia, pp. 611-627.

ELTON, C. S. (1958). **Ecology of invasions by animals and plants.**

FERNANDES, F. C., RAPAGNÃ, L. C., & BUENO, L. C. (2004). **Estudo da população do bivalve exótico *Isognomon bicolor* (C.B. Adams,**

**1845)(Bivalvia, Isognomoniadae) na Ponta do Fortaleza em Arraial do Cabo-RJ.** Em J. S. Silva, & R. C. Souza, *Água de lastro e bioinvasão* (pp. 133-141). Editora Interciência.

FERNÁNDEZ, C. (05 de March de 2020). **Boom-bust of *Sargassum muticum* in northern Spain: 30 years of invasion.** *European Journal of Phycology*, pp. 285-295.

FRANKLIN-JUNIOR, W., MATTHEWS-CASCON, H., BEZERRA, L. A., MEIRELES, C. O., & SOARES, M. D. (2005). **Levantamento da macrofauna bentônica de ambientes consolidados(região entre-marés de praias rochosas). Zoneamento Ecológico e Econômico (ZEE) da Zona Costeira do Estado do Ceará.** Fortaleza, CE, Brasil: Superintendência Estadual do Meio Ambiente-SEMACE.

HAMMER, O. (1999). **PAST: PALEONTOLOGICAL STATISTICS SOFTWARE.** *Palaeontologia Electronica*.

HAUBROCK, P. J., TURBELIN, A., CUTHBERT, R. N., & NOVOA, A. (July de 2021). **Economic costs of invasive alien species across Europe.** *NeoBiota*, pp. 153-190.

HAVEL, J. E., KOVALENKO, K. E., TOMAZ, S. M., AMALFITANO, S., & KATS, L. B. (25 de January de 2015). **Aquatic invasive species: challenges for the future.** *Trens in Aquatic Ecology*, pp. 147-170.

HEGER, T., & JESCHKE, J. M. (12 de February de 2014). **The enemy release hypothesis as a hierarchy of hypotheses.** *Oikos*, pp. 741-750.

HIERA, M. D., LIMA-JUNIOR, A. F., & ZANELLA, M. (2019). **Análise da tendência da precipitação no estado do Ceará no período de 1974 a 2016;.** *Revista Brasileira de Climatologia*.

HOFFMANN, B. D., & COURCHAMP, F. (March de 2016). **Biological invasions and natural colonisations: Are they that different?** *NeoBiota*, pp. 1-14.

IGNACIO, B. L., JULIO, L. M., JUNQUEIRA, A. O., & FERREIRA-SILVA, M. G. (29 de September de 2010). **Bioinvasion in a Brazilian Bay: Filling Gaps in the Knowledge of Southwestern Atlantic Biota**. Plos One.

INGHAM, R. E., & ZISCHKE, J. A. (1977). **Prey preferences of carnivorous intertidal snails in the Florida USA**. Veliger, pp. 49-51.

JENSEN, M. M., & DENNY, M. W. (19 de May de 2016). **Life in an extreme environment: Characterizing wave-imposed forces in the rocky intertidal zone using high temporal resolution hydrodynamic measurements**. Limnology and Oceanography, pp. 1750-1761.

JUNQUEIRA, A. O., TAVARES, M. D., SCHAEFFER-NOVELLI, Y., RADASHEVSKY, V. I., CIRELLI, J. O., JULIO, L. M., . . . FERREIRA-SILVA, M. G. (2009). **Capítulo 6- Zoobentos**. Em M. d. Ambiente, Informe sobre as espécies exóticas invasoras marinhas no Brasil (pp. 145-371).

LEAL, M. F., SIMONE, L. L., LACERDA, A. F., SILVA, E. L., & PINHEIRO, T. G. (1 de February de 2021). **Current distribution of the invasive mollusk *Corbicula fluminea* (O.F. Müller, 1774) (Bivalvia, Cyrenidae) in Brazil, including a new record from the state of Piauí**. Check List, pp. 151-157.

LIMA, L. C., & PASSOS, F. D. (2021). **Marine bioinvasions: bivalve molluscs introduced in northeast Brazil**. Diversitas Journal, pp. 507-526.

LIU, W., & PENNINGS, S. C. (28 de December de 2021). **Variation in synchrony of production among species, sites, and intertidal zones in coastal marshes**. Ecology.

LLANOS, E. N., BOTTERO, M. S., JAUBET, M. L., GARAFFO, G. V., HINES, E., CUELLO, G. V., & ELIAS, R. (January de 2021). **The boom-bust dynamic of the invader *Boccardia proboscidea* mediated by sewage discharge: The response of the intertidal epilithic community in the Southwest Atlantic**. Marine Pollution Bulletin, pp. 1-9.

LLANOS, E. N., JAUBET, M. L., & ELÍAS, R. (17 de octubre de 2019). **The intertidal benthic community of SW Atlantic as an environmental indicator of 50 years of human-mediated changes**. Marine Biology Research, pp. 458-475.

LOCKWOOD, J. L., HOOPEES, M. F., & MARCHETTI, M. P. (2013). **Invasion Ecology**. Sussex: Wiley-Blackwell.

LÓPEZ, M. S., & COUTINHO, R. (28 de May de 2010). **POSITIVE INTERACTION BETWEEN THE NATIVE MACROALGAE *Sargassum* SP. AND THE EXOTIC BIVALVE *Isognomon bicolor*?** Brazilian Journal Oceanography, pp. 1-4.

LÓPEZ, M. S., LAVRADO, H. P., & COUTINHO, R. (4 de August de 2014). **Structure of intertidal sessile communities before and after the invasion of *Isognomon bicolor* (C.B. Adams, 1845) (Bivalvia, Isognomonidae) in southeastern Brazil**. Aquatic Invasions, pp. 457-465.

MARTINEZ, A. S. (22 de July de 2021). **Spatial distribution of the invasive bivalve *Isognomon bicolor* on rocky shores of Arvoredo Island (Santa Catarina, Brazil)**. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, pp. 495-503.

MURRAY, J. W. (2006). **Ecology and Applications of Benthic Foraminifera**. Cambridge University Press.

NEWELL, R. (23 de April de 2004). **Ecosystem influences of natural and cultivated populations of suspension-feeding bivalve molluscs: A review**. Journal of Shellfish Research, pp. 51-61.

NUNES, L. M. (2014). **DINÂMICA POPULACIONAL DO BIVALVE NÃO-NATIVO *Isognomon bicolor* (C.B. ADAMS, 1845) NA PRAIA DE BAIXA GRANDE, RN**. Mossoró: Universidade Federal Rural do Semiárido.

OJAVEER, H., GALIL, B. S., CARLTON, J. T., ALLEWAY, H., GOULLETQUER, P., LEHTINIEMI, M., . . . ZAIKO, A. (16 de August de 2018). **Historical baselines in marine bioinvasions: Implications for policy and management**. Plos One.

OLIVEIRA, A. E., & CREED, J. C. (s.d.). **Mollusca, *Bivalvia*, *Isognomon bicolor* (C. B. Adams 1845): distribution extension**. Check List, pp. 286-388.

PAPACOSTAS, K. J., RIELLY-CARROLL, E. W., GEORGIAN, S. E., LONG, D. J., PRINCIOTTA, S. D., QUATTRINI, A. M., . . . FREESTONE, A. L. (17 de

February de 2017). **Biological mechanisms of marine invasions**. Marine Ecology Progress Series, pp. 251-268.

PUGA, C. A., TORRES, A. S., PAIVA, P., YONESHIGUE-VALENTIN, Y., & JUNQUEIRA, A. O. (28 de June de 2019). **Multi-year changes of a benthic community in the mid-intertidal rocky shore of a eutrophic tropical bay (Guanabara Bay, RJ – Brazil)**. Estuarine, Coastal and Shelf Science.

QUEIROZ, R. M. (fevereiro de 2015). **Estrutura da comunidade macrobentônica intertidal em praias invadidas pelo bivalve *Isognomon bicolor* (C.B. Adams, 1845)(Mollusca: Pteriidae) no nordeste brasileiro**. Campina Grande, PB: Dissertação de mestrado. Programa de Pós-graduação em Ecologia e Conservação. Universidade Federal da Paraíba.

RICHARDSON, D. M., PSEK, P., REJMÁNEK, M., BARBOUR, M. G., PANETTA, F. D., & WEST, C. J. (2000). Blackwell Science, Ltd **Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions**. Biodiversity Research, pp. 93-107.

RILOV, G. (2009). **Chapter 15 - Predator-Prey Interactions of Marine Invaders**. Em G. Rilov, & J. A. Crooks, Biological Invasions in Marine Ecosystems (pp. 261-285). Berlin: Springer-Verlag.

ROCHA, F. M. (2002). **Recrutamento e sucessão de uma comunidade bentônica de mesolitoral dominada pela espécie invasora *Isognomon bicolor* (Bivalvia: Isognomidae) C. B. Adams, 1978 em dois coestões rochosos submetidos a diferentes condições de batimento de ondas**. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal do Rio de Janeiro.

SANTOS, L. G. (2019). **Pelo menos duas décadas de invasão de *isognomon bicolor* no litoral sudeste do brasil: a regulação top-down de suas populações já seria possível?** Graduação em Ciências do mar. Universidade Federal de São Paulo.

SARÀ, G., PORPORATO, E. M., MANGANO, M., & MIESZKOWSKA, N. (2018). **Multiple stressors facilitate the spread of a non-indigenous**. Journal of Biogeography, pp. 1090-1103.

SEEBENS, H., GASTNER, M. T., & BLASIUS, B. (24 de April de 2013). **The risk of marine bioinvasion caused by global shipping**. Ecology Letters, pp. 782-790.

SEMACE, S. (21 de novembro de 2017). **Área de proteção ambiental de Canoa Quebrada**. Fonte: <http://www.semace.ce.gov.br/2010/12/area-de-protecao-ambiental-de-canoa-quebrada/>

SILLIMAN, B. R., SCHARACK, E., HE, Q., COPE, R., SANTONI, A., HEIDE, T. V., . . . KOPPEL, J. V. (2 de November de 2015). **Facilitation shifts paradigms and can amplify coastal restoration efforts**. PNAS, pp. 14295-14300.

SILVA, E. D., & MARTINS, I. X. (jul./dez. de 2017). **A pesca de moluscos em ambientes intermareais no oeste do Estado do Rio Grande do Norte, Brasil**. Arquivos de Ciências do Mar, pp. 110-118.

SIMBERLOFF, D., & GIBBONS, L. (2004). **Now you See them, Now you don't! – Population Crashes of Established Introduced Species**. Biological Invasions, pp. 161-172.

SINCLAIR, J. S., BROWN, J. A., & LOCKWOOD, J. L. (15 de 10 de 2020). **Reciprocal human-natural system feedback loops within the invasion process**. NeoBiota, pp. 489-508.

SIQUITELLI, J. C. (2015). **Zonação em costões rochosos abrigados do Atlântico subtropical: variação espacial das comunidades, efeitos do biofilme e da mortalidade diferencial de cracas**. São Carlos: Dissertação de mestrado. Mestrado em Ciências Biológicas. Universidade Federal de São Carlos.

SOUSA, R., & GUTIÉRREZ, J. L. (19 de January de 2009). **Non-indigenous invasive bivalves as ecosystem engineers**. Biological Invasions, pp. 2367-2385.

SOUZA, Á. S. (Julho de 2018). **Bioinvasão: Impacto potencial de espécies invasoras na zona costeira marinha**. Maceió, Alagoas: Programa de pós graduação em diversidade biológica e conservação nos trópicos. Universidade Federal de Alagoas.

SOUZA, S. M., MATTHEWS-CASCON, H., & COUTO, E. D. (25 de November de 2020). **Taxonomic and functional diversity of mollusk assemblages in a tropical rocky intertidal zone.** *Iheringia*, pp. 1-10.

STRAYER, D. L., D'ANTONIO, C. M., ESSL, F., FOWLER, M. S., GEIST, J., HILT, S., . . . JESCHKE, J. M. (2017). **Boom-bust dynamics in biological invasions: towards an improved application of the concept.** *Ecology Letters*, pp. 1-14.

SUDENE. (s.d.). **Dados pluviométricos mensais do Nordeste-Ceará.** SUDENE(Série Pluviométrica 3). SUDENE(Série Pluviométrica 3).

TEXEIRA, R. M., BARBOSA, J. D., LÓPEZ, M. S., FERREIRA-SILVA, M. G., COUTINHO, R., & VILLAÇA, R. C. (Junho de 2010). **Bioinvasão marinha: os bivalves exóticos de substrato consolidado e suas interações com a comunidade receptora.** *Oecologia Australis*, pp. 381-402.

THOMPSON, R. C., CROWE, T. P., & HAWKINS, S. J. (21 de August de 2002). **Rocky intertidal communities: past environmental changes, present status and predictions for the next 25 years.** *Environmental Conservation*, pp. 168-191.

VINAGRE, C., MENDONÇA, V., CEREJA, R., ABREU-AFONSO, F., DIAS, M., MIZRAHI, D., & FLORES, A. A. (8 de February de 2018). **Ecological traps in shallow coastal waters—Potential effect of heat-waves in tropical and temperate organisms.** *Plos One*.

WILLIAMSON, M., & FITTER, A. (1996). **The Varying Success of Invaders.** *Ecological Socite of America*, pp. 1661-1666.

WILSON, J. R., GARCÍA-DÍAZ, P., CASSEY, P., RICHARDSON, D. M., PYSEK, P., & BLACKBURN, T. M. (14 de September de 2016). **Biological invasions and natural colonisations are different – the need for invasion science.** *NeoBiota*, pp. 87-98.

WILSON, S. K., ROBINSON, J. P., CHONG-SENG, K., ROBINSON, J., & GRAHAM, N. A. (25 de November de 2019). **Boom and bust of keystone structure on coral reefs.** *Coral Reefs*, pp. 625-635.

ZAMPROGNO, G. C., FERNANDES, F. C., & FERNANDES, L. L. (December de 2012). **Temporal and spatial variation of rocky shores intertidal benthic communities in Southeast Brasil.** Iheringia.

ZAMPROGNO, G. C., FERNANDES, L. L., & FERNANDES, F. D. (2010). **SPATIAL VARIABILITY IN THE POPULATION OF *Isognomon bicolor* (C.B. ADAMS, 1845) (MOLLUSCA, BIVALVIA) ON ROCKY SHORES IN ESPÍRITO SANTO, BRAZIL.** Brazilian Journal of Oceanography, pp. 23-

## **CAPÍTULO II- Estrutura populacional do bivalve invasor *Isognomon bicolor* (C.B. Adams,1945) no litoral tropical semiárido**

### **RESUMO**

A bioinvasão é um fenômeno biogeográfico que vem recebendo mais atenção dos cientistas nos últimos tempos. Como apresentado no capítulo anterior, vários fatores podem estar relacionados ao sucesso da invasão. Os estudos demográficos, além de fornecer ferramentas substanciais para compreensão do sucesso ou fracasso de populações de espécies invasoras, também são fundamentais para traçar estratégias de controle e manejo destas espécies. Assim, o presente capítulo objetivou comparar a estrutura e a dinâmica populacional do bivalve invasor *Isognomon bicolor* em duas populações que se encontram em diferentes estágios de invasão. Para isto, foram realizadas coletas mensais entre julho de 2018 e julho de 2019. As amostras foram coletadas com auxílio de uma espátula e um quadrado de 100cm<sup>2</sup> para demarcar a área para remoção dos espécimes do substrato. Os animais foram acondicionados em sacos plásticos e levados ao laboratório, onde foi realizada a contagem e a biometria dos indivíduos. As classes de tamanho foram determinadas por meio da fórmula de Sturges. Para as análises de dinâmica populacional foi utilizado o programa R, onde foi utilizada a rotina ELEFAN adaptada aos pacotes TropFishR e qpcr. Os resultados revelaram que a dinâmica e a estrutura populacional do bivalve invasor diferiram entre as áreas de estudo. Os tamanhos médios dos indivíduos também foram

significativamente diferentes. Os aspectos da dinâmica populacional também se deram de formas distintas nas populações do presente estudo. Em baixa Grande, a expectativa de vida é maior, a mortalidade é menor e a curva de crescimento populacional é mais curta. Já em Canoa Quebrada, a expectativa de vida foi menor, a mortalidade mais acentuada e com períodos de recrutamento mais expressivos que Baixa Grande-RN. Estes parâmetros demográficos ressaltam as diferenças entre as populações que se encontram em diferentes estágios de invasão. Sendo um dos primeiros estudos que consegue observar um as duas fases do fenômeno “boom-bust” em um curto período de tempo.

**Palavras-chave:** dinâmica de populações, recrutamento, história de vida.

## **ABSTRACT**

Bioinvasion is a biogeographical phenomenon that has been receiving more attention from scientists in recent times. As presented in the previous chapter, several factors can be related to the success of the invasion. Demographic studies provide substantial tools for understanding the success or failure of invasive species populations. In addition, they are also essential to plan control and management strategies for these species. Thus, this chapter aimed to compare the structure and population dynamics of the invasive bivalve *Isognomon bicolor* in two populations that are in different stages of invasion. For this, monthly samplings were carried out between July 2018 and July 2019. The samples were collected with the aid of a spatula and a 100cm<sup>2</sup> quadrat to demarcate the area for removing the specimens from the substrate. The animals were placed in plastic bags and taken to the laboratory, where the counting and biometry of the individuals were performed. Size classes were determined using the Sturges formula. For the analysis of population dynamics, the R program was used, where the ELEFAN routine adapted to the TropFishR and qpcr packages was used. The results revealed that the dynamics and population structure of the invasive bivalve differed between the study areas. The mean sizes of individuals were also significantly different. Aspects of population dynamics also occurred in different ways in the populations of the present study. In Baixa Grande, *I. bicolor* life expectancy is higher, mortality is lower and the population growth curve is shorter. On the other hand, in Canoa

Quebrada, *I. bicolor* life expectancy was lower, mortality was more highly and the recruitment periods more expressive. These demographic parameters highlight the differences between these populations, in which they are in different stages of invasion. Thus, this study is one of the first to observe two phases of the boom-bust phenomenon in a short period of time.

## INTRODUÇÃO

A bioinvasão tornou-se um problema em escala global por ocasionar sérios riscos a biodiversidade, modificar os serviços ecossistêmicos e afetar o bem estar, a saúde humana e a economia mundial (CRYSTAL-ORNELAS & LOCKWOOD, 2020). Devido aos impactos alarmantes da bioinvasão nas últimas décadas, diversos estudos buscam compreender quais os fatores regem o êxito das invasões biológicas nos mais diversos ecossistemas do planeta (ZHAO *et al.* 2019).

A teoria ecológica clássica sugere que as invasões biológicas devem avançar em velocidade constante. Contudo, estudos empíricos, embora sejam raros, demonstram que a bioinvasão biológica é inconstante. Algumas teorias tentam identificar e relacionar as variáveis relacionadas ao sucesso da invasão (SULLIVAN *et al.* 2017), mas as causas do fracasso ainda são pouco esclarecidas (CHABRERIE *et al.* 2019).

Uma invasão bem sucedida depende de uma série de fatores ambientais, demográficos e genéticos (BOCK *et al.* 2015, ESTOUP *et al.* 2016, SHERPA & DESPRES, 2021). Embora existam muitos estudos sobre a viabilidade genética de populações de espécies invasoras (BOURNE *et al.*, 2018), os estudos demográficos podem fornecer informações substanciais para medidas efetivas de controle de espécies invasoras (DOMMISSE & HOUGH,

2004; ANDERSON, 2005). Na Austrália, por exemplo, a troca de água de lastro foi proibida durante o período de recrutamento da estrela-do-mar *Asterina amurensis* (LÜTKEN, 1871), a fim de mitigar a propagação da espécie através da pressão de propágulos (DOMMISSE & HOUGH, 2004).

Estudos empíricos sobre a dinâmica da bioinvasão muitas vezes atribuem a variação temporal das populações de organismos invasores às diferenças nos ambientes encontrados (PELTONEN *et al.* 2002). Assim, as respostas dos parâmetros demográficos podem contribuir no processo de dispersão de populações invasoras que estão em processo de expansão (DWYER & MORRIS, 2006), além de servirem como a linha de base para prever o rumo que a invasão biológica pode tomar.

Acredita-se que as flutuações de populações de organismos invasores podem ocorrer de forma cíclica ou regular (STRAYER & MALCOM, 2006), dependendo dos traços da história de vida. Esses, por sua vez, podem se modificar rapidamente dentro de populações não nativas convergindo para uma adaptação evolutiva entre o invasor e o ambiente invadido (TAYEH *et al.* 2015). Traços de história de vida, como número de descendentes, frequência de reprodução, idade na maturidade sexual e tempo de vida reprodutiva, são os que mais podem interferir nos resultados de introdução porque estão diretamente relacionados a taxas vitais (por exemplo, sobrevivência, reprodução) e podem determinar como as populações de uma determinada espécie cresce e se desenvolve ao longo do tempo (SÆTHER *et al.* 2013).

Um fenômeno populacional para espécies invasoras é o “boom-bust”, onde populações de espécies invasoras na fase inicial da invasão apresentam uma fase de “surto” tornando-se uma população muito grande, seguido de um declínio populacional acentuado (LOCKWOOD *et al.* 2013). Acredita-se que os danos causados aos ecossistemas pelas espécies invasoras na fase de “surto” podem ser parcialmente reversíveis resultando numa relação de coexistência a longo prazo (STRAYER *et al.* 2017). No entanto, essa dinâmica de “boom-bust” foi classificada de “pouco comum” durante o processo de invasão (WILLIAMSON *et al.* 1996). Anos depois, constatou-se que esse processo pode ser mais comum do que se pode imaginar (LOCKWOOD *et al.* 2013, AAGAARD & LOCKWOOD, 2016).

Estudos recentes tentam associar o processo de “boom-bust” através de distúrbios ambientais (LLANOS et al. 2021), presença de patógenos (LEBRUM et al. 2022), exclusão competitiva (BOHN et al. 2008), genética (SIMBERLOFF, 2009) e controle por “top-down” (SANTOS, 2019). Contudo, os estudos demográficos que acompanhem esse crescimento e retração de populações de espécies invasoras podem fornecer ferramentas valiosas para compreensão do processo de invasão, uma vez que os atributos populacionais como natalidade, mortalidade e estrutura populacional refletem na densidade dos organismos (WEEKS, 2020) e são fundamentais para compreensão da complexidade da bioinvasão.

## HIPÓTESE

A estrutura e a dinâmica populacional do bivalve invasor *Isognomon bicolor* diferem em função do tempo de invasão.

## OBJETIVOS

### *Objetivo geral*

Comparar a dinâmica e a estrutura populacional do bivalve invasor *Isognomon bicolor* em duas praias da costa semiárida.

### *Objetivos específicos*

- Determinar os parâmetros de crescimento do *Isognomon bicolor* para a costa semiárida e assim analisar e comparar a curva de crescimento desta espécie invasora em diferentes locais invadidos;
- Identificar e comparar os períodos de recrutamento nas duas áreas de estudo;
- Estimar e comparar a taxa de mortalidade do bivalve invasor *Isognomon bicolor* em populações distintas;
- Estimar e comparar o crescimento máximo de *I. bicolor* em diferentes populações;

- Comparar a expectativa de vida de populações distintas de *Isognomon bicolor* no litoral semiárido.

## MATERIAIS E MÉTODOS

### *Caracterização da área de estudo, procedimentos de campo e laboratório*

O presente capítulo foi desenvolvido nas mesmas áreas de estudo do capítulo anterior. Para elaboração deste capítulo, foram adotados os mesmos protocolos de campo e laboratório.

### *Análise dos dados*

O intervalo de classes de tamanho foi definido através da fórmula de Sturges (1926):  $(k = 1 + 3,322(\log_{10} n))$ , onde “k” representa o número de classes e “n” o número de observações. Posteriormente, foram testados outros intervalos de classe a fim de garantir um melhor ajuste para realização das estimativas de crescimento. Para medida de crescimento, foi levado em consideração apenas o tamanho da charneira (BREVES-RAMOS *et al.*, 2010). Os indivíduos abaixo de 7mm de foram considerados juvenis, pois, segundo Queiroz *et al.* (2022), esse foi o menor tamanho de fêmea madura sexualmente encontrada.

A normalidade dos dados foi testada por meio do teste de Shapiro Wilk. Posteriormente, foi realizado teste de comparação de média de Mann-Whitney para verificar se o tamanho médio do *Isognomon bicolor* foi significativamente diferente.

Para realização das análises da dinâmica populacional, foi utilizado o software R 4.0.0 (R CORE TEAM, 2018). Para avaliar os parâmetros de crescimento de *Isognomon bicolor* nas duas áreas de estudo, foi utilizada rotina ELEFAN, baseada no *software* FISAT (GAYANILO *et al.*, 2005) e adaptada através dos pacotes *TropFishR* (MILDENBERGER *et al.*, 2017) e *qpcr*

(ANDREJ-NIKOLAI, 2018) para o R. Dentro da rotina ELEFAN, analisamos o crescimento dos organismos com base na equação de Von Bertalanffy - VBGF (1938):  $L_t = L_{\infty} (1 - \exp^{-k(t-t_0)})$ , onde  $L_t$  = é o comprimento do indivíduo na idade "t",  $L_{\infty}$  = comprimento assintótico, ou comprimento máximo que a espécie pode alcançar,  $k$  = constante de crescimento, e  $t_0$  = idade teórica em que o comprimento é zero.

As estimativas de crescimento foram ajustadas de acordo com o Rn, que se trata de um escore do programa que determina o ajuste da curva sobre os dados analisados. Os valores de Rn variam de 0 a 1, sendo quanto mais próximo de 1, melhor o ajuste da curva, bem como dos parâmetros populacionais. Além dos escores de Rn, o ajuste foi escolhido sempre levando em consideração os aspectos biológicos conhecidos para o *I. bicolor*.

A curva de idade por comprimento médio dos intervalos de classe de tamanho ( $L_t$ ) foi confeccionada a partir da equação de Von Bertalanffy para determinação das idades. O índice de desempenho de crescimento ( $\phi$ ) foi calculado a partir da relação entre  $L_{\infty}$  e  $k$ , para a comparação das equações de crescimento do bivalve invasor entre as áreas de estudo (FONTELES-FILHO, 2011) monitoradas no presente trabalho. Já a idade máxima ( $t_{max}$ ) foi obtida através da equação inversa de VBGF, onde o valor de  $L$  foi considerado como  $L_{99\%}$ , estimando-se que o comprimento da concha corresponde a 99% do comprimento assintótico (CORTE *et al.* 2015).

Para estimativa da mortalidade, foi utilizada a taxa de mortalidade total ( $Z$ ) que se baseia na curva de captura linearizada da espécie, levando em consideração as frequências de comprimento dos organismos. Já para avaliar o recrutamento ao longo do período estudado, foi analisada a progressão modal, onde os diferentes grupos etários foram investigados através das distribuições de frequência de comprimento.

## RESULTADOS

Foram coletados de 28349 indivíduos entre os meses julho de 2018 a julho de 2019, dos quais 4142 indivíduos foram capturados no recife de arenito da praia de Baixa Grande-RN e 24248 no recife de arenito de Canoa Quebrada-CE. O menor espécime mensurado para Baixa Grande-RN apresentou 0,5 mm de comprimento, o maior com 16,3mm e tamanho médio de  $8,14\text{mm} \pm 2,87\text{mm}$ . Para a área de estudo em Canoa Quebrada-CE o menor espécime encontrado mediu 0,11mm e o maior 19,3mm, com tamanho médio de  $7,05\text{mm} \pm 3,3\text{mm}$ . O teste de comparação de médias de Mann-Whitney revelou que os tamanhos médios do *Isognomon bicolor* foram significativamente diferentes ( $p=1,377^{-95}$ ,  $U=40091752,5$ ).

O intervalo de classe que apresentou o melhor valor do ajuste Rn e melhor estimativa dos parâmetros de crescimento foi de 1,5mm. O intervalo de classe encontrado através da fórmula de Sturges foi de 1,2 para ambas populações das áreas estudadas. Baseando-se nesses valores, os histogramas com a frequência de comprimento, bem como a análise de progressão modal foram confeccionados usando o intervalo de classe 1mm para as duas áreas estudadas.

A melhor curva de crescimento ajustada aos dados determinou um escore de Rn de 1,5, onde foi indicado um  $L_{\infty}$  de 18,5mm e 22,0mm e um K de 0,5 e 1,1 para as populações de Baixa Grande-RN e Canoa Quebrada-CE, respectivamente. A taxa de mortalidade total (Z) foi de  $2,36 \pm 0,23$  para a população da praia de Baixa Grande-RN e  $5,76 \pm 0,56$  para a população de Canoa Quebrada-CE (Tabela 2).

A partir dos parâmetros supracitados, foi plotada uma curva de crescimento, onde foi possível observar os comprimentos médios de cada classe e as suas idades correspondentes. Dessa forma, foi obtida a idade máxima registrada para *Isognomon bicolor* nas duas áreas de estudo. Em Baixa Grande-RN, a idade máxima encontrada foi de 6 anos (Figura 18), enquanto em Canoa Quebrada-CE a idade máxima do bivalve invasor foi de 2 anos (Figura 19).

Tabela 2 – Parâmetros das populações de *Isognomon bicolor* nas praias de Baixa Grande-RN e Canoa Quebrada-CE.  $L_{\infty}$  indica o comprimento assintótico, K o parâmetro de curvatura do crescimento, Rn indica o ajuste do método computacional,  $\phi$  índice de performance de crescimento, Z taxa instantânea de mortalidade total e  $t_{\max}$  idade máxima.

Atributos populacionais	Baixa Grande-RN	Canoa Quebrada-CE
$L_{\infty}$ (mm)	18,5	22,0
K (ano <sup>-1</sup> )	0,5	1,1
Rn	0,276	0,186
$\phi$	2,23	2,73
Z	2,36 ± 0,23	5,76 ± 0,56
$t_{\max}$ (ano)	6	2
Comprimento médio (mm)	8,14	7,05
Menor tamanho (mm)	0,5	0,11
Maior tamanho (mm)	16,3	19,2

Figura 18. Curva de crescimento com a estimativa da idade em relação ao comprimento da população de *Isognomon bicolor* em Baixa Grande-RN.

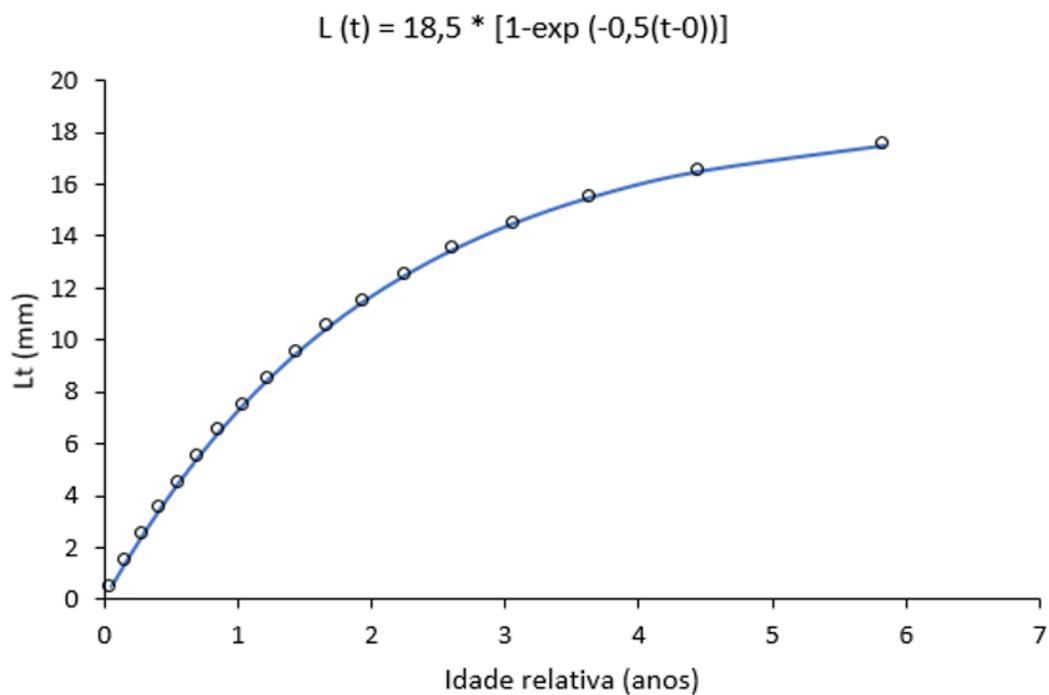
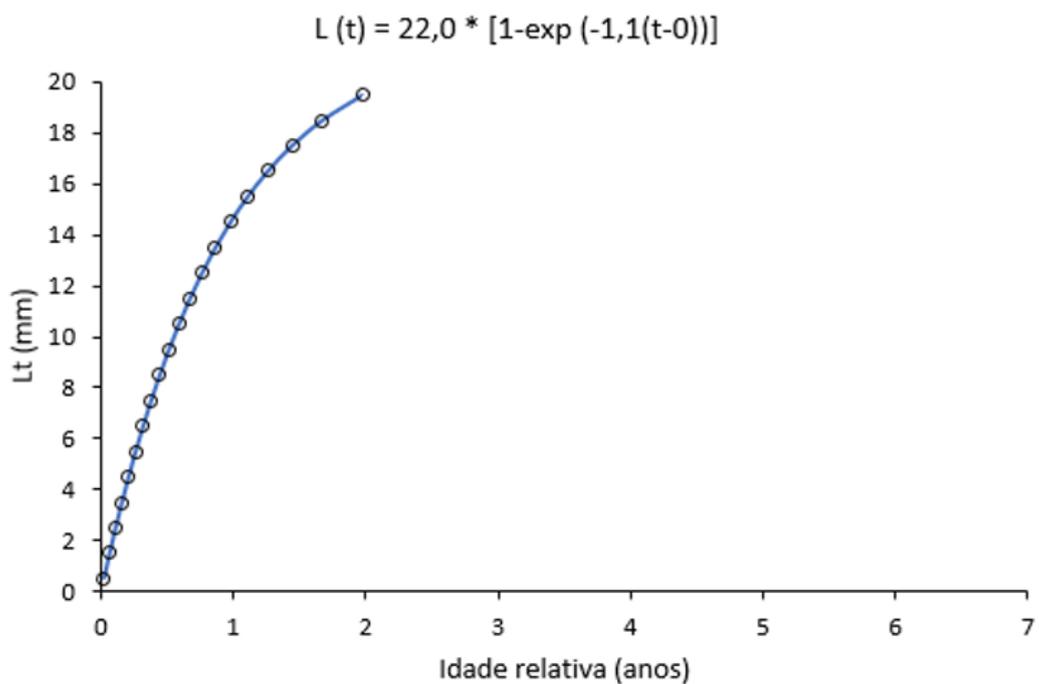


Figura 19. Curva de crescimento com a estimativa da idade em relação ao comprimento da população de *Isognomon bicolor* em Canoa Quebrada-CE.



Os juvenis estiveram presentes durante todo o período de amostragem em ambas as áreas estudadas. Em Baixa Grande-RN, estiveram representados em baixas frequências na maioria dos meses, exceto em julho e novembro de 2018, quando apresentaram as maiores frequências tanto de juvenis como de adultos. Em janeiro de 2019, onde não foram capturados espécimes de *I. bicolor* (Figura 20). Em Canoa Quebrada-CE, juvenis estiveram presentes durante todo o período do estudo, com frequências bem mais elevadas. Os meses que apresentaram as maiores frequências tanto de juvenis como de adultos foram abril e maio de 2019 (Figura 21).

A análise de progressão modal da população de *I. bicolor* nos recifes de Baixa Grande-RN revelou uma coorte de adultos em julho de 2018, seguida de um período de recrutamento que segue progredindo para classes de tamanho maiores nos meses posteriores até o mês de março de 2019. Durante o período de recrutamento, que ocorreu entre os meses de agosto e novembro de 2018, foi possível observar duas coortes na população com frequências semelhantes, sendo uma coorte de indivíduos menores que 5mm e outra com indivíduos até 10mm de comprimento. Essas coortes foram acompanhadas durante todo o período de estudo, até que devido a progressão das modas de indivíduos menores, ocorre um pico de indivíduos adultos em julho de 2019.

Na população de Canoa Quebrada-CE também foi observado a presença de uma única coorte de indivíduos adultos no início do estudo em julho de 2018. Nos meses posteriores, ocorre o surgimento de uma nova coorte de indivíduos menores que 5mm, que pode ser acompanhada por todo o período de estudo progredindo nas classes de tamanho posteriores. Durante todo o período estudado, com exceção de julho de 2018, pode-se observar duas coortes, uma de juvenis com frequência semelhante à da segunda coorte, de indivíduos adultos, indicando um recrutamento intenso e contínuo.

Figura 20. Histogramas mensais com a frequência nas classes de tamanho do bivalve invasor *I. bicolor* entre os meses de julho de 2018 e junho de 2019 na praia de Baixa Grande-RN.

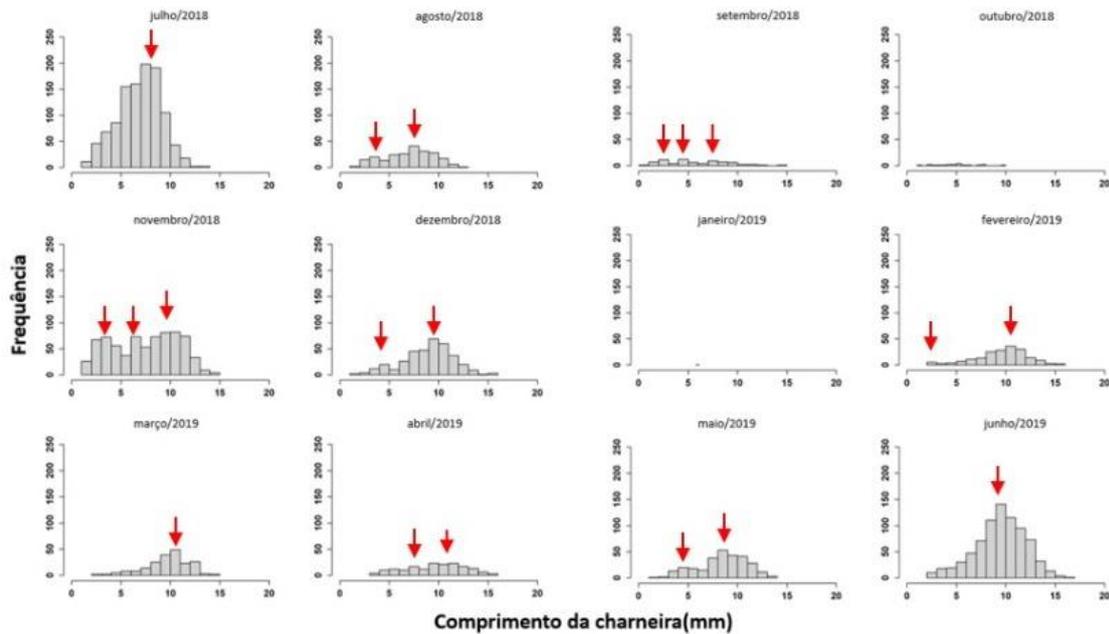
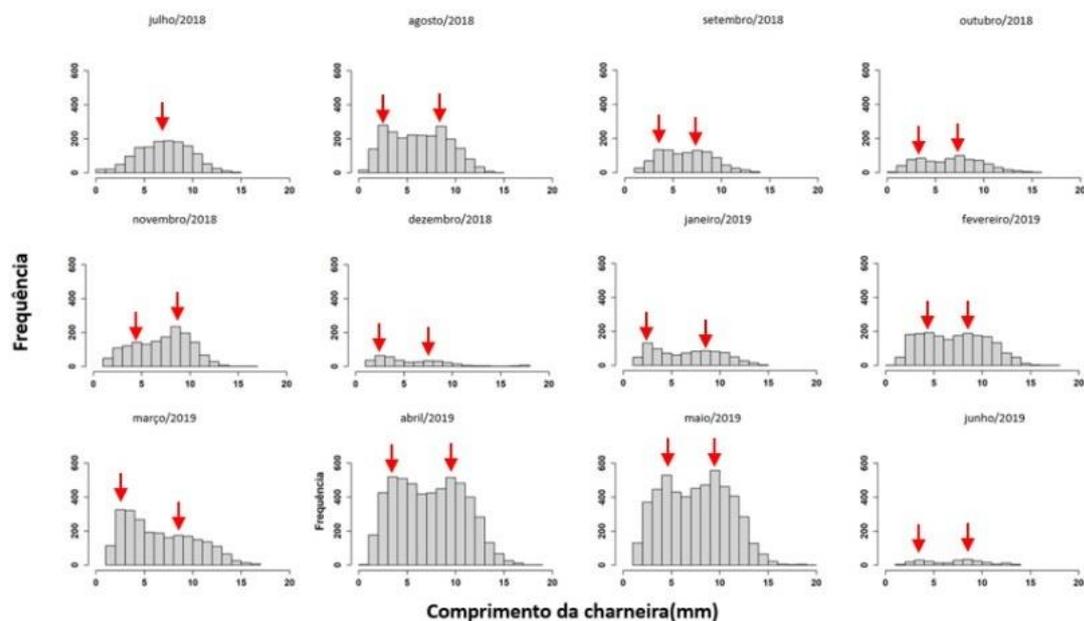


Figura 21. Histogramas mensais com a frequência nas classes de tamanho do bivalve invasor *I. bicolor* entre os meses de julho de 2018 e junho de 2019 na praia de Canoa Quebrada-CE





## DISCUSSÃO

Os resultados do presente estudo indicam que as populações de *Isognomon bicolor*, apesar de estarem em regiões próximas, com condições ambientais semelhantes, a estrutura e a dinâmica populacional são distintas em função do tempo de invasão.

Estudos sobre a estrutura populacional de *Isognomon bicolor* já foram realizados no litoral brasileiro ao longo dessas duas décadas de invasão (BREVES-RAMOS *et al.*, 2010, ZAMPROGNO *et al.*, 2010, NUNES, 2014, GIMARÃES *et al.*, 2015, QUEIROZ *et al.*, 2022, CAVALCANTI & GOMES, 2022), contudo, apenas dois estudos populacionais abordaram a dinâmica populacional do bivalve invasor (QUEIROZ *et al.*, 2022, HENRIQUES & CASARINI, 2009). Os resultados destes estudos revelam populações com recrutas presentes durante a maior parte do ano, mesmo que em baixas frequências. As observações em Baixa Grande e Canoa Quebrada, no presente estudo, corroboram com os achados desses autores. Outra característica em comum entre as populações do litoral semiárido e do restante do litoral brasileiro, foi o tamanho médio dos organismos, que tiveram valores aproximados.

No presente estudo, uma sutil diferença, porém significativa entre os tamanhos médios de *I. bicolor* foi observada, onde o comprimento médio observado em Baixa Grande foi de 8,14mm e em Canoa Quebrada foi de 7,05mm. Embora a diferença entre os tamanhos seja pequena, Queiroz *et al.* (2022) observou que o menor tamanho da maturidade sexual de fêmeas de *Isognomon bicolor* foi de 7mm e aproximadamente 5mm para os machos. Baseando-se nessa informação, é possível inferir que parte dos espécimes amostrados em Canoa Quebrada ainda não atingiram a maturidade sexual, sendo este, um dos indicativos de uma população recente.

O comprimento assintótico ( $L_{\infty}$ ) também foi mais um dos parâmetros populacionais que diferiram no presente estudo. Na população do bivalve invasor em Canoa Quebrada foi estimado um  $L_{\infty}$  de 22,5mm, enquanto em Baixa Grande foi de 18,5mm. Esses valores também diferem da estimativa

realizada para a população de Jacarapé-PB que obteve  $L_{\infty}$  de 16,20mm (DIAS *et al.*, 2013). É importante destacar que a população de *I. bicolor* em Jacarapé-PB também se encontra em um recife de arenito, sob condições ambientais que não diferem muito das áreas estudadas neste trabalho. Tanto em Baixa Grande, como em Jacarapé, a ocorrência do bivalve invasor vem sendo observada a aproximadamente 10 anos (DIAS *et al.*, 2014).

Acredita-se que bivalves invasores incrustantes após atingir um tamanho populacional máximo na fase inicial da invasão tendem a diminuir o tamanho corporal posteriormente ao clímax populacional, devido a fatores dependentes de densidade como a limitação do substrato, competição, efeitos de predação e escassez de alimento (KARATAYEV *et al.*, 2015). Assim, o comprimento assintótico reduzido observados em outras praias do nordeste em relação a Canoa Quebrada pode ser resultado dessas interações ecológicas, onde o tamanho reduzido pode ser uma estratégia para poupar energia para alocar em outra estratégia substancial para sua sobrevivência.

A taxa de mortalidade foi outro parâmetro demográfico que também diferiu entre as populações de *I. bicolor* analisadas no presente estudo. A mortalidade estimada para a população do bivalve invasor em Canoa Quebrada-CE (5,76) foi a maior registrada até o momento. Contrastando com as populações de Baixa Grande-RN que teve uma mortalidade de 2,36 e com as estimativas realizadas para Jacarapé-PB ( $Z=2,54$ ) e Guarujá-SP( $Z=0,40$ ) (QUEIROZ *et al.*, 2022; HENRIQUES & CESARINI, 2009).

A mortalidade de bivalves invasores pode estar relacionada a fatores ambientais extremos ou a uma compensação entre crescimento e mortalidade durante o processo de invasão (CHURCHILL *et al.*, 2017). Mas ao observar a dinâmica desta população, o que se percebe é que provavelmente há um balanço de compensação entre a mortalidade e o crescimento. Em uma população com um grande número de juvenis e alta mortalidade, resultando em baixa expectativa de vida, como em Canoa Quebrada, parece haver uma alocação da energia para o crescimento, como uma estratégia vantajosa para garantir a permanência de indivíduos reprodutores na população garantindo uma população perene.

Algumas espécies invasoras em seu período de expansão populacional apresentam traços de história de vida diferentes das suas populações de origem. Em alguns casos, é possível haver uma redução no tamanho, para alocar energia em outros aspectos que favoreçam o crescimento da população (FORSSTRÖM *et al.*, 2018).

Sabe-se que as características demográficas associadas a estratégias de história de vida desempenham forte influência no sucesso da invasão (BUCKLEY *et al.* 2005; SIMBERLOFF, 2009). Um dos parâmetros relacionados a história de vida que refletem uma invasão bem sucedida é a curva de crescimento (SHEA & CHESSON, 2002). A partir deste parâmetro é possível prever o rumo que a invasão biológica pode tomar. Quando populações com um baixo valor de K, demonstram a probabilidade de esta enfrentar problemas intrínsecos de populações pequenas que podem levar a sua extinção (JEPPSSON & FORSLUND 2012). Em contra partida, as curvas de crescimento com altos valores indicam população em expansão. Geralmente, observa-se curva de crescimento elevada no início da invasão de bivalves sésseis (KARATAYEV *et al.* 2015), formando densos bancos no substrato consolidado.

Na praia de Baixa Grande, foi observado o menor valor da curva de crescimento (**k**) já documentado na literatura para o bivalve *Isognomon bicolor*. Estudos demográficos realizados com outros grupos de espécies invasoras marinhas, indicam que baixos valores de crescimento populacional podem ser resposta de efeitos denso-dependentes que podem interferir no tamanho corporal, natalidade e mortalidade (COUTLER *et al.*, 2018, DAHL *et al.*, 2019). Nessa área de estudo, a baixa frequência de recrutamento pode ter sido um dos fatores que impactaram a curva de crescimento desta população. Assim, as populações de *Isognomon bicolor* parecem que são mantidas pela longevidade dos adultos, com recrutamento reduzido associado a baixa mortalidade (ROCHA, 2002, CAVALLCANTI & GOMES, 2022).

Já o comprimento da curva de crescimento(**k**) da população de Canoa Quebrada-CE é duas vezes maior que o encontrado para a população de Baixa Grande, indicando o crescimento exponencial da população em questão. O valor estimado para a população em Canoa Quebrada é semelhante ao

reportado para o litoral da Paraíba e de São Paulo (HENRIQUES & CESARINI, 2009, QUEIROZ *et al.* 2022). Essas curvas de crescimento com valores elevados ocorrem geralmente quando a expectativa de vida de uma população de bivalves invasores é baixa e, geralmente, se observam populações de rápido crescimento (CHURCHILL *et al.* 2017, GAAG *et al.* 2017), assim como em Canoa Quebrada.

Já em Baixa Grande, onde a população do bivalve invasor está estabelecida a mais tempo, observa-se uma população com parâmetros demográficos característicos de populações pequenas e estáveis. A literatura reporta que após certo período de invasão *Isognomon bicolor* parece se tornar uma espécie naturalizada, apresentando interações ecológicas de coexistência com a comunidade receptora, bem como características populacionais mais moderadas, devido as interações ecológicas estabelecidas (LOPES *et al.*, 2016).

Adicionalmente, é possível que a população de *I. bicolor* esteja passando por esta fase de retardo, uma vez que o primeiro registro dessa população ocorreu por volta de 2010 (DIAS *et al.* 2014) e posteriormente foi relatada uma população densa com formação de bancos extensos (NUNES, 2014). Essas dinâmicas de “crescimento e retração” são descritas na literatura como um fenômeno chamado de “boom-bust”, onde as populações crescem exponencialmente, seguidos de uma queda abrupta no tamanho populacional (SIMBERLOFF & GIBBONS, 2004, AIKIO *et al.* 2010, AAGAARD & LOCKWOOD, 2014). Esse ciclo de crescimento e queda pode ser observado várias vezes em uma escala temporal mais ampla (FERNANDÉZ, 2020).

Outros estudos na costa brasileira com *Isognomon bicolor* reportaram acentuados declínios populacionais no litoral do Rio de Janeiro (LOPEZ *et al.* 2015) que podem ser resultantes da estrutura populacional. Algumas populações de *I. bicolor* apresentaram baixa frequência de recrutas e um alto número de indivíduos maiores (LOPEZ, 2010, BREVES-RAMOS *et al.* 2010, ZAMPROGNO, *et al.* 2012), como foi observado na área de estudo no Rio Grande do Norte.

Breves-Ramos *et al.* (2010), estudando populações desse bivalve invasor no litoral do Rio de Janeiro, observou populações com estrutura populacionais distintas em áreas próximas, sugerindo que a população com indivíduos maiores pode fornecer o aporte de larvas para outras localidades, favorecendo o processo de expansão da invasão, bem como a manutenção dessas populações por incremento na diversidade genética. Isso ocorre devido ao estágio larval planctônico, que é uma das principais características das espécies marinhas invasoras (KOHN, 2012; MELISKA *et al.* 2013). Em um estudo sobre a variabilidade genética das populações de *I. bicolor*, constatou-se que a maioria das populações do bivalve são estabelecidas por múltiplos eventos de invasão que garantem as populações do bivalve uma ampla variabilidade genética (LOPEZ *et al.* 2017).

É importante destacar que declínios populacionais não são uma garantia durante o processo de invasão, pois muitas espécies conseguem persistir no ambiente por muitos anos e causarem impactos ambientais e econômicos sem precedentes (GALLARDO *et al.* 2016, WALSH *et al.* 2016, VILÀ & HULME, 2018). A fase de retardo pode ser uma oportunidade para erradicar uma espécie invasora marinha com menores esforços e prejuízos econômicos e ao ecossistema (HOEY *et al.* 2016). Por estes motivos, os monitoramentos ao longo de múltiplas gerações e das etapas da invasão são fundamentais para a compreensão do processo de invasão e substancial para futuras ações de manejo.

Devido a esses declínios populacionais, muitos gestores optam pela não interferência no ambiente para tentar controlar uma invasão biológica (GIAKOUMI *et al.* 2019), pois a redução da população parece fazer parte do ciclo das espécies invasoras marinhas (MONTEFALCONE *et al.* 2015). Populações de organismos invasores que não são erradicadas, acabam se tornando fonte para novas populações, perpetuando o problema da bioinvasão.

Um exemplo disso é a população recém estabelecida de *I. bicolor* que encontrada nos recifes de arenito em Canoa Quebrada-CE. Após duas décadas do primeiro registro no litoral brasileiro, este bivalve ainda segue ampliando sua distribuição espacial, ocupando lugares em que ainda não havia sido detectada a sua ocorrência, devido ao aporte de larvas constante das

populações não controladas. Estima-se que invertebrados marinhos invasores levam aproximadamente uma década para percorrer 400km (BEYERS *et al.* 2015). Sabendo que as duas áreas de estudo estão a aproximadamente 26km de distância, e considerando Baixa Grande como uma população central, a expansão geográfica do bivalve invasor parece ocorrer de forma lenta.

Embora a ampliação da distribuição ocorra de forma lenta, o crescimento populacional de *I. bicolor* entre as áreas de estudo diferiu. Isso porque há diferenças entre traços de história de vida entre populações invasoras que estão em expansão em relação as populações já estabelecidas a mais tempo. Este padrão já foi observado para outros grupos de animais e plantas aquáticas. Onde as populações que estão em expansão apresentam maiores taxas de reprodução e dispersão em relação as populações estabelecidas (GUTOWSKY & FOX, 2012, HUANG *et al.*, 2015; LINDSTROM *et al.* 2013).

Um estudo recente aponta a costa semiárida como um “hotspots” de invasão, devido à intensa atividade portuária no Ceará (SOARES *et al.* 2022). Essa afirmação deixa um alerta para a importância de estudos que busquem elucidar o processo da invasão biológica, uma vez que há uma grande lacuna de conhecimento na região (SOARES *et al.*, 2020; TEIXEIRA & CREED, 2020) e as iniciativas de controle são praticamente inexistentes, o que tende a manter a bioinvasão como um problema crescente.

## REFERÊNCIAS

AAGAARD, K., & LOCKWOOD, J. (05 de March de 2016). **Severe and rapid population declines in exotic birds**. *Biological Invasions*, pp. 1667-1678.

AIKIO, S., DUNCAN, R. P., & HULME, P. E. (2010). **Lag-phases in alien plant invasions: separating the facts from the artefacts**. *Oikos*.

ANDERSON, L. W. (2005). **California's reaction to *Caulerpa taxifolia*: a model for invasive species rapid response**. *Biological Invasions*, pp. 1003-1016.

ANDREJ-NIKOLAI, S. (2018). **Model fitting, optimal model selection and calculation of various features that are essential in the analysis of quantitative real-time polymerase chain reaction (qPCR)**. *Modelling and Analysis of Real-Time PCR Data*. CRAN.

BERTALANFFY, L. (s.d.). **A quantitative theory of organic growth (Inquiries on growth laws)**. *Human Biol.*, pp. 181-213.

BOCK, D. G., CASEYS, C., COUSENS, R. D., HAHN, M. A., HEREDIA, S. M., HUBNER, S., . . . RIESEBERG, L. H. (2016). **Chapter 20- What we still don't know about invasion genetics**. Em S. C. Barrett, R. I. Colautti, K. M. Dlugosh, & L. H. Reiseberg, *Invasion genetics: the baker and stebbins legacy*. Wiley-Blackwell.

BØHN, T., SPARROW, A., & AMUNDSEN, P.-A. (2008). **Competitive exclusion after invasion?** *Biological Invasions*, pp. 359-368.

BOURNE, S., HUDSON, J., HOLMAN, L., & RIUS, M. (2018). **Marine Invasion Genomics: Revealing Ecological and Evolutionary Consequences of Biological Invasions**. Em M. F. Oleksiak, & O. P. Rajora, *Population Genomics: Marine* (pp. 1-36). Springer Nature.

BREVES-RAMOS, A., JUNQUEIRA, A. D., LAVRADO, H., & SILVA, S. (May de 2010). **Population structure of the invasive bivalve *Isognomon bicolor* on rocky shores of Rio de Janeiro State (Brazil)**. Journal of the Marine Biological Association of the UK 90.

BUCKLEY, Y. M., BROCKERHOFF, E. G., LANGER, L. R., & LEDGARD, N. (2005). **Slowing down a pine invasion despite uncertainty in demography and dispersal**. Journal of Applied Ecology, pp. 1020-1030.

CHABRERIE, O., MASSOL, F., FACON, B., THEVENOUX, R., HESS, M., ULMER, R., . . . RENAULT, D. (30 de October de 2019). **Biological Invasion Theories: Merging Perspectives from Population, Community and Ecosystem Scales** . Preprints, pp. 1-51.

CHURCHILL, C. J., HOINGHAUS, D. J., & POINT, T. W. (2017). **Environmental conditions increase growth rates and mortality of zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) along the southern invasion front in North America**. Biological Invasions, pp. 2355-2373.

CORTE, G. N., YOKOYAMA, L. Q., COLEMAN, R. A., & AMARAL, C. Z. (23 de March de 2015). **Population dynamics of the harvested clam *Anomalocardia brasiliana* (Bivalvia: Veneridae) in Cidade Beach, south-east Brazil**. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, pp. 1183-1191.

CRYSTAL-ORNELAS, R., & LOCKWOOD, J. L. (17 de January de 2020). **The 'known unknowns' of invasive species impact measurement**. Biological Invasions, pp. 1513-1525.

DAHL, J. E., BERTRAND, M., PIRRE, A., CURTIT, B., PILLARD, C., TASIEMSKI, A., . . . RENAULT, D. (2019). **Thermal tolerance patterns of a carabid beetle sampled along invasion and altitudinal gradients at a sub-Antarctic island** . Journal of thermal biology.

DOMMISSE, M., & HOUGH, D. (2004). **Temporal and spatial patterns of larval abundance in port phillip bay and the derwent river estuary that affect the risk posed by ballast water transfer**. Political Science.

ESTOUP, A., REVIGNÉ, V., HUFBAUER, R., VITALIS, R., GAUTIER, M., & FACON, B. (2016). **Is there a genetic paradox of Biological Invasion?** Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, pp. 1-27.

FONTELES-FILHO, A. A. (2011). **Recursos pesqueiros: Biologia e Dinâmica Populacional**. Fortaleza: Imprensa Oficial do Ceará.

FORSSTROM, T., VESAKOSKI, O., RIIPINEN, K., & FOWLER, A. E. (2018). **Post-invasion demography and persistence of a novel**. Biological Invasions, pp. 3331-3345.

GAAG, M. V., VELDE, G. V., & LEUVEN, R. S. (2017). **Settlement, Seasonal Size Distribution, and Growth of the Invasive Bivalve Mytilopsis leucophaeata (Conrad, 1831) (Dreissenidae) in Relation to Environmental Factors**. Journal of Shellfish Research, pp. 417-426.

GAYANILO, F., SPARRE, P., & FOOD AND AGRICULTURE ORGANIZATION OF THE UNITED NA. (2005). **FAO-ICLARM Stock Assessment Tools II: User's Guide**. Roma: Worldfish center.

GUIMARÃES, T. C. (2015). **Espécies Exóticas Invasoras da Fauna em Unidades de Conservação Federais no Brasil: Sistematização**. Brasília, DF: Dissertação de mestrado. Programa de Pós-Graduação em Ecologia. Universidade de Brasília.

HENRIQUES, M. B., & CASARINI, L. (2009). **AVALIAÇÃO DO CRESCIMENTO DO MEXILHÃO Perna perna E DA ESPÉCIE INVASORA Isognomon bicolor EM BANCO NATURAL DA ILHA DAS PALMAS, BAÍA DE SANTOS, ESTADO DE SÃO PAULO, BRASIL**. Boletim do Instituto de Pesca, pp. 577-586.

JEPPSSON, T., & FORSLUND, P. (2012). **CAN LIFE HISTORY PREDICT THE EFFECT OF DEMOGRAPHIC STOCHASTICITY ON EXTINCTION RISK?**. The American Naturalist, pp. 706-720.

KARATAYEV, A. Y., BURLAKOVA, L. E., & PADILLA, D. K. (2015). **Zebra versus quagga mussels: a review of their spread, population dynamics, and ecosystem impacts**. Hydrobiologia, pp. 97-112.

LEBRUN, E. G., JONES, M., PLOWES, R. M., & GILBERT, L. E. (2022). **Pathogen-mediated natural and manipulated population collapse in an invasive social insect.** Proceedings of the National Academy of Sciences.

LLANOS, E. N., BOTTERO, M. S., JAUBET, M. L., GARAFFO, G. V., HINES, E., CUELLO, G. V., & ELIAS, R. (January de 2021). **The boom-bust dynamic of the invader *Boccardia proboscidea* mediated by sewage discharge: The response of the intertidal epilithic community in the Southwest Atlantic .** Marine Pollution Bulletin, pp. 1-9.

LOCKWOOD, J. L., HOOPES, M. F., & MARCHETTI, M. P. (2013). **Invasion Ecology.** Sussex: Wiley-Blackwell.

LOPES, R. P., DUARTE, M. R., VILLAÇA, R. C., & PEREIRA, E. S. (19 de setembro de 2016). **Estabilidade temporal dos níveis de variação gênica da espécie de bivalve invasor *Isognomon bicolor* (C.B. Adams, 1845) (*Bivalvia, Isognomonidae*) na Praia de Itaipu, Niterói, RJ.** Revista Brasileira de Biociências, pp. 19-26.

MILDENBERGER, T., TAYLOR, M., & WOLFF, M. (01 de April de 2017). **TropFishR: An R package for fisheries analysis with length-frequency data.** Methods in Ecology and Evolution.

NUNES, L. M. (2014). **DINÂMICA POPULACIONAL DO BIVALVE NÃO-NATIVO *Isognomon bicolor* (C.B. ADAMS, 1845) NA PRAIA DE BAIXA GRANDE, RN.** Mossoró: Universidade Federal Rural do Semiárido.

PELTONEN, M., LIEBHOLD, A., BJORNSTAD, O., & WILLIAMS, D. (2002). **Spatial synchrony in forest insect outbreaks: Roles of regional stochasticity and dispersal.** Ecology, pp. 3120-3129.

QUEIROZ, R. M., DIAS, T. P., BATISTA, R., & SILVA, P. (25 de June de 2022). **Reproduction and population dynamics of the invasive bivalves *Mytilopsis sallei* and *Isognomon bicolor* on the Northeast coast of Brazil.** Journal Pre-proof.

R CORE TEAM. (2018). **R: A Language and Environment for Statistical Computing.** R Foundation for Statistical Computing, Vienna. Fonte: <https://www.R-project.org>

SÆTHER, B.-E., COULSON, T., GRØTAN, V., ENGEN, S., ALTWEGG, R., ARMITAGE, K. B., . . . HENRI, W. (2013). **How Life History Influences Population Dynamics in Fluctuating Environments.** e Zurich Open Repository and Archive.

SANTOS, L. G. (2019). **Pelo menos duas décadas de invasão de isognomon bicolor no litoral sudeste do brasil: a regulação top-down de suas populações já seria possível?** Graduação em Ciências do mar. Universidade Federal de São Paulo.

SHEA, K., & CHESSON, P. (April de 2002). **Community ecology theory as a framework for biological invasions.** Trends in Ecology & Evolution, pp. 170-176.

SHERPA, S., & DESPRÉS, L. (30 de March de 2021). **The evolutionary dynamics of biological invasions: A multi-approach perspective.** Evolutionary applications, pp. 1463-1484.

SIMBERLOFF, D. (02 de June de 2009). **The Role of Propagule Pressure in Biological Invasions.** Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, pp. 81-102.

STRAYER, D. L., D'ANTONIO, C. M., ESSL, F., FOWLER, M. S., GEIST, J., HILT, S., . . . JESCHKE, J. M. (2017). **Boom-bust dynamics in biological invasions: towards an improved application of the concept.** Ecology Letters, pp. 1-14.

STURGES, H. A. (03 de January de 1926). **The Choice of a Class Interval.** Journal of the American Statistical Association.

SULLIVAN, L. L., LI, B., MILLER, T. E., NEUBERT, M. G., & SHAW, A. K. (09 de May de 2017). **Density dependence in demography and dispersal generates fluctuating invasion speeds.** PNAS, pp. 5053-5058.

TAYEH, N., KLEIN, A., LE PASLIER, M.-C., JACQUIN, F., HOUTIN, H., ROND, C., . . . BURSTIN, J. (17 de November de 2015). **Genomic Prediction in Pea: Effect of Marker Density and Training Population Size and Composition on Prediction Accuracy.** Frontiers in Plant Science.

WEEKS, J. R. (2020). **Population: An Introduction to Concepts and Issues**. CENGAGE.

WILLIAMSON, M., & FITTER, A. (1996). **The Varying Success of Invaders**. Ecological Socite of America, pp. 1661-1666.

ZAMPROGNO, G. C., FERNANDES, L. L., & FERNANDES, F. D. (2010). **SPATIAL VARIABILITY IN THE POPULATION OF *Isognomon bicolor* (C.B. ADAMS, 1845) (MOLLUSCA, BIVALVIA) ON ROCKY SHORES IN ESPÍRITO SANTO, BRAZIL**. Brazilian Journal of Oceanography, pp. 23-29.

ZHAO, Z., HUI, C., RICHARD, E., SU, M., CARPENTER, T., PAPADOPOULOS, N., . . . CAREY, J. R. (2019). **Life table invasion models: spatial progression and species-specific partitioning**. Ecological Society of America, pp. 1-11.

## CONSIDERAÇÕES FINAIS

O presente estudo permitiu considerar que as populações de *Isognomon bicolor* podem apresentar variações populacionais em função do tempo de invasão. As diferenças significativas ocorreram, não somente na distribuição espacial, como também na densidade e estrutura populacional. No presente estudo, as variações dos fatores abióticos mensurados parecem não apresentar relação com a densidade e distribuição do bivalve invasor, exceto a temperatura do substrato que apresentou uma correlação positiva e forte com a densidade de *I. bicolor* apenas em Canoa Quebrada. Estas variações na correlação da temperatura com a densidade podem ser explicadas pela diferença entre os desníveis dos recifes estudados, pois, em Canoa Quebrada, o recife de arenito é mais baixo e está mais susceptível as oscilações ambientais causadas pelas variações da maré.

A estrutura e a dinâmica populacional forneceram informações substanciais para confirmar nossa hipótese de que estas populações estão em diferentes estágios de invasão, além de auxiliar na compreensão de como populações de um invasor podem variar ao longo do tempo. As densidades reduzidas e a distribuição espacial mais concentrada do *I. bicolor* em Baixa Grande pode ser resultante das interações ecológicas estabelecidas ao longo do tempo entre o invasor e a comunidade receptora. É possível também que esta população tenha sido regulada pela presença do gastrópode *S. brasiliensis*, já que o congênere *S. haemastoma* é um predador do *I. bicolor* em seu ambiente nativo.

A estrutura populacional em Baixa Grande também revelou que, além das interações interespecíficas citadas a cima, a predominância de indivíduos maiores e o baixo recrutamento sugerem que as relações intraespecíficas também podem ter participação na retração populacional observada neste

estudo. Já em Canoa Quebrada, o recrutamento mais frequente e o grande número de juvenis caracterizam uma população recente. A longevidade e a mortalidade foram outros aspectos da história de vida que distinguiram as populações de *I. bicolor* estudadas. Apesar de ser mais numerosa, a população do bivalve invasor apresentou uma elevada taxa de mortalidade, contrastando com a população encontrada em Baixa Grande, onde a longevidade é maior e a mortalidade é menor.

As informações levantadas por este estudo trazem uma importante contribuição para o estudo da bioinvasão, trazendo informações-chaves sobre o a população de *Isognomon bicolor* que podem ser aplicadas também para o entendimento da estratégias de invasão de outras espécies marinhas. Apesar de algumas espécies invasoras apresentarem populações reduzidas, essas ainda são uma ameaça à saúde dos ecossistemas e podem causar grandes prejuízos ecológicos, econômicos e afetar a saúde humana. Apesar do manejo de espécies marinhas invasoras ainda ser um grande desafio para os cientistas da invasão, medidas preventivas podem ser tomadas a partir de estudos populacionais como este.

Sabe-se que a grande maioria das invasões apresentam uma fase de explosão e outra de retração populacional. Assim, tentar medidas mitigatórias nesta etapa da invasão é completamente inviável, tornando o manejo ainda mais oneroso. Em alguns lugares do mundo, o manejo de espécies marinhas bem sucedido tem sido elaborado baseando-se na dinâmica populacional da espécie. Assim, estudos como estes são de extrema importância para traçar medidas eficazes e com baixo custo para os gestores.

Estudos recentes apontam a costa semiárida como um “hotspot” de invasões marinhas nos últimos anos, devido a intensificação do tráfego de navios cargueiros, aumentando a propagação de espécies invasoras através da água de lastro. Assim, há a necessidade de monitoramentos contínuos para espécies já detectadas e estabelecidas, como também para detecção precoce de novas invasões.