

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS

INSTITUTO DE BIOLOGIA



**Tiago Porto Aranha**

**“Situação atual da ocorrência do bivalve invasor *Isognomon bicolor* no litoral norte paulista e variabilidade genética da espécie no sudeste brasileiro”**

Este exemplar corresponde à redação final da tese defendida pelo(a) candidato (a) TIAGO PORTO ARANHA  
 [Assinatura]  
e aprovada pela Comissão Julgadora.

Dissertação apresentada ao Instituto de Biologia para obtenção do Título de Mestre em ecologia.

Orientador: Prof. Dr. Luiz Francisco Lembo Duarte  
Co-Orientadora: Profa. Dra. Vera Nisaka Solferini

Campinas, 2010

**FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA  
BIBLIOTECA DO INSTITUTO DE BIOLOGIA – UNICAMP**

**Ar14s** Aranha, Tiago Porto  
Situação atual da ocorrência do bivalve invasor  
*Isognomon bicolor* no litoral norte paulista e variabilidade  
genética da espécie no sudeste brasileiro / Tiago Porto  
Aranha. – Campinas, SP: [s.n.], 2010.

Orientadores: Luiz Francisco Lembo Duarte, Vera  
Nisaka Solferini.

Dissertação (mestrado) – Universidade Estadual de  
Campinas, Instituto de Biologia.

1. Invasões biológicas. 2. Variabilidade genética. 3.  
Fórmula de Hardy-Weinberg. 4. *Brachidontes solisianus*.  
5. Molusco bivalve. I. Duarte, Luiz Francisco Lembo. II.  
Solferini, Vera Nisaka. III. Universidade Estadual de  
Campinas. Instituto de Biologia. IV. Título.

(rcdt/ib)

**Título em inglês:** Current distribution of the invasive mussel *isognomon bicolor* on the northern coast of São Paulo State and genetic variability of the species.

**Palavras-chave em inglês:** Biological invasions; Genetic variability; Hardy-Weinberg formula; *Brachidontes solisianus*; Bivalves mollusks.

**Área de concentração:** Ecologia.

**Titulação:** Mestrado em Ecologia.

**Banca examinadora:** Luiz Francisco Lembo Duarte, Gustavo Muniz Dias, Flavio Dias Passos.

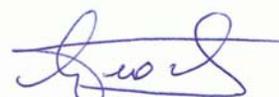
**Data da defesa:** 22/02/2010.

**Programa de Pós-Graduação:** Ecologia.

Campinas, .....22..... de fevereiro de .....2010.....

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. Luiz Francisco Lembo Duarte (Orientador)



Assinatura

Prof. Dr. Gustavo Muniz Dias



Assinatura

Prof. Dr. Flavio Dias Passos.



Assinatura

Profa Dra. Fosca Pedini Pereira Leite

Assinatura

Profa. Dra Alessandra Pereira Majer

Assinatura

**Aos meus queridos pais, José Luiz e Mariza.**

## Agradecimentos

Agradeço em primeiro lugar a Deus, o Criador de tudo, e aos meus Antepassados, sem os quais eu não existiria.

Agradeço minha família, José Luiz, Mariza e Julia, por serem sempre presentes e participativos, por sempre me apoiarem e me ajudarem em todos os sentidos, por me ensinarem o verdadeiro sentido da palavra “família”, por sempre me motivarem e acreditarem em mim. Sou grato de coração por ter conhecido vocês nessa vida.

À minha companheira Rachel, pelo apoio e carinho nas horas difíceis, pelas risadas e momentos descontraídos, por sempre me acompanhar e ser uma mulher forte e determinada, que me fez ver diversas coisas de um ângulo diferente.

Agradeço muito a todos os que, em alguma época, estiveram presentes no meu dia a dia. Nesses anos de pesquisa e estudo, a contribuição de vocês foi determinante para a conclusão deste trabalho. Aos que me ajudaram nas coletas, nas análises e interpretação de dados, nos trabalhos em laboratório, na redação da dissertação e em tantos outros momentos de desafios, meus sinceros agradecimentos.

Ao professor Luiz Duarte pela orientação nos momentos certos e pela oportunidade de eu estar onde estou. Agradeço por sua disponibilidade e paciência, principalmente nos momentos mais ansiosos. Obrigado por confiar no meu trabalho e, acima de tudo, em mim.

À professora Vera Solferini, minha co-orientadora, por me “adotar” em seu laboratório no momento em que precisei e por também confiar em mim. Agradeço também pela oportunidade, essencial a execução deste trabalho, e pelo tempo, paciência e orientação.

A todos os professores que contribuíram com minha formação, principalmente ao Benson, Thomas, Fernando Martins, Tamashiro, Flavião e Rafael.

Aos amigos do laboratório de ecologia, Edson, Camila e Gustavo pela ajuda no início e pela amizade e descontração nos momentos de trabalho. Em especial agradeço a Déa, grande amiga, pela ajuda e atenção em momentos difíceis.

Aos amigos do laboratório de genética, Cris, Camila, Kaiser, Bruno, Helen e Rene pelos bons momentos entre um gel e outro. Em especial a Célia, por ser um exemplo de profissional e de pessoa e por toda ajuda no laboratório; ao Ricardo, pela grande amizade e ajuda na coleta-aventura rumo ao “spritusantu”, e a Aluana, por seu tempo e paciência em me ensinar a preparar,

correr, corar e fixar géis, e também por me ensinar a usar os programas de análises, incluindo os escritos em francês! Muito obrigado pessoal.

Aos colegas de república e da UEL, que me agüentaram esse tempo todo e sempre me ajudaram quando eu precisei: Ronaldo, Peru, Pequeno, Catita, DeeDee e Xandão, obrigado de verdade!

Aos colegas biólogos, Marquinhos e Daniel, pela ajuda nas coletas em campo. Danilo e Pedro pela grande ajuda nas análises estatísticas.

Aos meus queridos tios, Carlão e Masé, pela hospedagem durante as coletas de campo. Pelos deliciosos almoços e jantares e por todo o carinho, que é recíproco.

Ao pessoal da pós, da bio Unicamp, do poker “naite”, da turma de graduação da UEL, do Guarujá, do Eitacursobao, enfim, a todos os amigos que já tinha e aos que fiz durante esse período. A companhia de vocês foi essencial para a descontração e manutenção da sanidade mental.

A todos os membros da banca e pré-banca pelo valiosos comentários e sugestões, que certamente contribuíram bastante para a realização deste trabalho.

A todos os funcionários da biblioteca, do bandejão, da secretaria do IB e da UNICAMP em geral.

A CAPES, pelo financiamento deste trabalho através de bolsa de mestrado.

**Por fim,... agradeço ao Universo. Obrigado, obrigado, muito obrigado!**

## Índice

	Pag.
Resumo geral.....	VIII
General abstract.....	IX
Introdução geral.....	1
Referências bibliográficas.....	11
Capítulo I: Distribuição e cobertura do invasor <i>Isognomon bicolor</i> (Bivalvia:Isognomonidae) em costões rochosos do litoral norte de São Paulo.....	14
I.1 - Resumo.....	15
I.2 - Abstract.....	16
I.3 – Introdução.....	17
I.4 – Objetivos específicos.....	22
I.5 - Material e métodos.....	23
I.5.1 - Área de estudo.....	23
I.5.2 - Procedimento de amostragem.....	23
I.5.3 - Análise de dados.....	26
I.5.3.1 - Variação espacial e temporal de <i>I. bicolor</i> no litoral norte de São Paulo.....	26
I.5.3.2 - Composição e cobertura de espécies do litoral norte de São Paulo.....	27
I.6 - Resultados.....	29
I.6.1 – Variação espacial e temporal de <i>I. bicolor</i> no litoral norte de São Paulo.....	29
I.6.2 - Composição e cobertura de espécies do litoral norte de São Paulo.....	35
I.7 - Discussão.....	43
I.8 - Referências bibliográficas.....	53
Capítulo II: Variabilidade e estrutura genética de <i>Isognomon bicolor</i> (Bivalvia:Isognomonidae) e <i>Brachidontes solisianus</i> (Bivalvia:Mytilidae) em populações do litoral sudeste do Brasil.....	60
II.1 - Resumo.....	61
II.2 - Abstract.....	62
II.3 - Introdução.....	63
II.4 – Objetivos específicos.....	67
II.5 - Materiais e métodos.....	68
II.5.1 – Espécies selecionadas.....	68
II.5.2 - Área de estudo.....	69
II.5.3 – Procedimento de amostragem.....	71
II.5.4 - Eletroforese de isozimas.....	71
II.5.5 - Análise de dados.....	72
II.5.5.1 - Variabilidade genética.....	73
II.5.5.2 –Estrutura populacional.....	74
II.6 - Resultados.....	75
II.6.1 - Variabilidade genética.....	75
II.6.2 – Estrutura populacional.....	77
II.7 - Discussão.....	80
II.8 - Referências bibliográficas.....	91
Considerações finais.....	99
Anexos.....	101

## Resumo geral

A quantidade de espécies envolvidas, a amplitude geográfica e a frequência de ocorrência das invasões biológicas não conhecem precedentes. Atualmente as invasões são consideradas um processo composto de múltiplos estágios, dinâmico no espaço e no tempo. As populações invasoras podem estacionar em determinados estágios e até regredir a estágios anteriores antes de atingir a fase de clímax. As invasões são consideradas uma das grandes causas da extinção de espécies no planeta, desta forma, a compreensão dos mecanismos e fatores que influenciam o sucesso das invasões e o entendimento de seus efeitos em comunidades nativas é fundamental. O objeto de estudo do presente trabalho é o bivalve invasor *Isognomon bicolor* em costões rochosos do sudeste do Brasil. No capítulo I, padrões de distribuição e dominância de populações localizadas no litoral norte de São Paulo foram documentados. A situação atual da invasão de *I. bicolor* foi avaliada frente às populações de organismos nativos da área. No capítulo II, padrões de variabilidade e estruturação genética de populações de *I. bicolor* no litoral sudeste foram descritos e comparados com aqueles para populações do bivalve nativo *Brachidontes solisianus*. A combinação dessas duas abordagens permitiu uma maior compreensão do processo de invasão de *I. bicolor* e das conseqüências dessa invasão sobre as espécies nativas. Atualmente *I. bicolor* apresenta-se amplamente distribuído no litoral norte de São Paulo, entretanto, ao contrário de estudos anteriores, suas populações apresentam baixas porcentagens de cobertura nos costões onde ocorre. Tal fato deve-se a um evento de mortalidade em massa pelo qual a espécie passou recentemente. A alta variabilidade e baixa estruturação genética observada, semelhante à encontrada para o bivalve nativo *B. solisianus*, são indícios de um processo de invasão constituído por múltiplos episódios de introdução e da grande capacidade de dispersão do invasor. Esses resultados são preocupantes pois sugerem que as populações de *I. bicolor* estão relativamente estáveis e conectadas entre si, tornando sua extinção na costa sudeste do Brasil improvável, mesmo após a ocorrência do evento de mortalidade em massa.

Palavras-chave: Invasão biológica, porcentagem de cobertura, estrutura genética, equilíbrio de Hardy-Weinberg, *Brachidontes solisianus*

## General abstract

The species number, geographic scale and frequency of biological invasions are unparalleled. Currently, invasions are considered as a several stages process, dynamic in space and time. The invasive populations can remain at some stage or return to earlier stages before reaching the invasion climax. Invasions are considered one of the major causes of species extinction on the planet and thus. Understanding mechanisms and factors that influence invasion success and its effects on native communities is of primary importance. The present work studied the invasive *Isognomon bicolor* populations along the southeastern coast of Brazil. In Chapter I, the distribution and the dominance patterns of *I. bicolor* were documented along the northern coast of São Paulo. The population attributes of the invasive species *I. bicolor* were evaluated and compared to the population attributes of native organisms in the sampled area. In Chapter II, the genetic variability and the structure patterns of four *I. bicolor* populations on southeastern Brazilian Coast were analyzed and compared with those of the native *Brachidontes solisianus* populations. The combination of these two approaches has enabled a better understanding of *I. bicolor* invasion process and its consequences for native species. Currently, *I. bicolor* has become widely distributed in the northern coast of São Paulo, however, unlike previous studies, *I. bicolor* is not dominant in the rocky shores. This fact may be caused by a recent mass mortality event. The high variability and low genetic structure observed, similar to the genetic attributes of the native bivalve *B. solisianus* populations, are evidences of an invasion process with multiple introduction events and of the large invader dispersal ability. These results are concerning as they suggest that *I. bicolor* populations are relatively stable and connected to each other, making its extinction in the southeastern coast of Brazil unlikely, even after the occurrence of a mass mortality event.

Key-words: Biological invasion, percent coverage, genetic structure, Hardy-Weinberg equilibrium, *Brachidontes solisianus*

## **Introdução geral**

Os ambientes naturais vêm sofrendo diversos impactos causados por atividades humanas, dentre os quais, merece destaque as invasões biológicas (Wilcove *et al.*, 1998; Grosholz, 2002; Sax *et al.*, 2005). Apesar de não ser um fenômeno completamente novo e nem exclusivamente provocado pelo homem, a quantidade de espécies envolvidas, a amplitude geográfica e a frequência de ocorrência das invasões não conhecem precedentes (Mack *et al.*, 2000; Tavares e Mendonça Jr, 2004). Tal fato deve-se principalmente à intensificação do comércio internacional e aumento na velocidade e diversificação dos métodos de transporte que, ao funcionar como vetores de introdução, ligam regiões antes isoladas e contribuem com o processo de invasão (Carlton e Geller, 1993; Olden e Poff, 2004; Lockwood *et al.*, 2005; Occhipinti-Ambrogi, 2007).

Charles Elton (1958) foi um dos primeiros cientistas a reconhecer e estudar o fenômeno das invasões biológicas de forma sistemática. Em seu clássico livro “The ecology of invasion by animal and plants”, o autor apresenta uma série de exemplos de invasões e discute aspectos importantes do processo em continentes e ilhas. Apesar do início formal como um dos ramos da ecologia ter ocorrido há mais de cinquenta anos, apenas recentemente o estudo das invasões biológicas recebeu a devida atenção (Williamson, 1996; Simberloff, 2000; Sax *et al.*, 2005). Atualmente, a principal forma de abordar uma invasão é enxergá-la como um processo composto por múltiplos estágios que se sucedem, impondo condições restritivas de diferentes qualidades às espécies exóticas (Heger e Trelp, 2003; Colautti e MacIsaac, 2004; Occhipinti-Ambrogi, 2007). Nos modelos conceituais que surgiram a partir dessa abordagem a invasão biológica é tratada como um processo dinâmico no espaço e no tempo.

A maior vantagem na utilização desses modelos é a possibilidade de avaliação mais específica dos fatores que atuam diretamente em cada fase do processo, determinando o sucesso da espécie invasora (Heger e Trelp, 2003; Collauti e MacIsaac, 2004). Para a transição entre

estágios durante a evolução da invasão, os organismos exóticos precisam contornar diferentes tipos barreiras, que permitem apenas a passagem de espécies com características adequadas (Richardson *et al.*, 2000; Heger e Trelp, 2003). As barreiras abióticas são representadas pelas condições físicas do ambiente que podem influenciar negativamente as taxas de crescimento, sobrevivência e reprodução das espécies exóticas (Richardson *et al.*, 2000; Torchin *et al.*, 2002). As barreiras bióticas são representadas pelas interações negativas, como predação, parasitismo e competição, entre as espécies exóticas e as nativas do ambiente (Richardson *et al.*, 2000; Shea e Chesson, 2004). Por fim, existem as barreiras à dispersão das espécies, que podem ser representadas por características topográficas do ambiente, como presença de montanhas ou rios, ou pela combinação dos fatores bióticos e abióticos acima citados, que podem impedir o estabelecimento das espécies exóticas em regiões adjacentes ao ponto de introdução (Richardson *et al.*, 2000; Lockwood *et al.*, 2005).

É importante salientar que, devido à dinâmica espaço-temporal, o processo de invasão não se trata de uma via de mão única (Mack *et al.*, 2000). As espécies podem estacionar em determinados estágios ou até mesmo regredir para estágios anteriores (Collauti e MacIsaac, 2004; Occhipinti-Ambrogi, 2007). Se essas populações forem capazes de persistir até que as condições ecológicas e ambientais se tornem novamente favoráveis, poderão prosseguir para os estágios subsequentes da invasão (Heger e Trelp, 2003). Apesar da existência de algumas divergências na descrição dos estágios e na definição de terminologias, são reconhecidas essencialmente três grandes fases que envolvem os processos de: (1) transporte e introdução das espécies exóticas, (2) seu estabelecimento nas comunidades recipientes e, finalmente, (3) o clímax da invasão (Mack *et al.*, 2000; Richardson *et al.*, 2000; Kolar e Lodge, 2001; Heger e Trelp, 2003; Collauti e MacIsaac, 2004; Lockwood *et al.*, 2005; Occhipinti-Ambrogi, 2007).

Na fase inicial, os organismos residentes (futuros invasores em potencial) são capturados de forma acidental, ou inseridos propositalmente, em vetores de transporte (Kolar e Lodge,

2001). O próximo passo se dá através do deslocamento e introdução desses organismos em regiões distantes de sua área de distribuição histórica (Lockwood *et al.*, 2005). Grande parcela desses organismos não consegue resistir ao período de transporte e perece durante a viagem (Mack *et al.*, 2000). Nessa fase da invasão a influência antrópica é determinante.

Na fase intermediária os organismos recém introduzidos precisam se estabelecer na comunidade recipiente (Mack *et al.*, 2000). Segundo modelos conceituais recentes, esse estabelecimento acontece em duas etapas sucessivas (Richardson *et al.*, 2000; Kolar e Lodge, 2001; Heger e Trelp, 2003; Collauti e MacIsaac, 2004; Lockwood *et al.*, 2005; Occhipinti-Ambrogi, 2007). Primeiro ocorre o estabelecimento casual, pois logo após sua introdução, as populações exóticas se encontram extremamente localizadas e com baixas densidades. Evidências sugerem que apenas 10% das espécies que chegam a um novo ambiente conseguem se estabelecer (Williamson, 1996). Se as espécies forem incapazes de contornar as barreiras ecológicas (bióticas e abióticas), sua manutenção ao longo do tempo na comunidade recipiente dependerá de novos episódios de introdução (Lockwood *et al.*, 2005). Nessa fase do processo a influência antrópica ainda é determinante.

Para que o próximo passo ocorra, é necessário que a espécie se estabeleça de forma estável no ambiente. Segundo os mesmos modelos citados acima, essa estabilidade pode ser alcançada de duas maneiras distintas. Na primeira delas, a espécie exótica é capaz de vencer as barreiras ecológicas locais de forma rápida e eficiente, entretanto, ainda não consegue se dispersar pela nova área. Se este for o caso, a espécie poderá atingir níveis regulares de reprodução e crescimento populacional e, eventualmente, apresentar um padrão de densidade alta, porém, localizada no ponto de introdução. Alternativamente, se as condições ecológicas vigentes reduzem a reprodução e o crescimento populacional, mas a espécie é capaz de superar as barreiras à dispersão, sua expansão para áreas adjacentes ao ponto de introdução pode determinar padrão oposto ao anterior, ou seja, populações com densidades relativamente baixas, entretanto,

amplamente distribuídas pela comunidade recipiente. Ambos os padrões de distribuição e abundância conferem algum nível de estabilidade às populações nessa fase da invasão (Hanski, 1989; Akcakaya *et al.*, 1999). Logicamente, essa divisão dicotômica do processo de estabelecimento estável é artificial. A real trajetória das populações exóticas é definida pela combinação das condições ecológicas toleradas pela espécie e sua dinâmica de dispersão.

As chances de extinção das populações exóticas diminuem enormemente após seu aumento em tamanho e número (Mack *et al.* 2000; Frankhan, 2005), entretanto, não são nulas. Existem casos documentados de espécies exóticas com populações estáveis que sofreram extinção de forma rápida e sem uma explicação óbvia ou aparente (Robinson *et al.*, 2007), entretanto, de maneira geral, espécies que atingem um estabelecimento estável podem permanecer na comunidade recipiente por longos períodos de tempo (Heger e Trelp, 2003; Collauti e MacIsaac, 2004). Nessa fase da invasão, a espécie exótica passa efetivamente a fazer parte da biota local e a influência antrópica na evolução do processo passa a ser reduzida. As espécies exóticas podem estacionar nessa fase ou, eventualmente, atingir o clímax da invasão (Heger e Trelp, 2003; Collauti e MacIsaac, 2004). O período de tempo entre a introdução das espécies e o clímax da invasão é extremamente variável e conhecido como “fase de atraso” (Mack *et al.*, 2000). Já foram documentadas fases de atraso com duração de menos de uma década até mais de cem anos (Johnson e Padilla, 1996; Rilov *et al.*, 2004).

A fase final, ou clímax, de um episódio de invasão ocorre quando a espécie exótica se torna capaz de vencer tanto as barreiras ecológicas do ambiente quanto as barreiras locais a sua dispersão (Collauti e MacIsaac, 2004). Nesta fase, a espécie exótica se apresenta de forma extremamente conspícua, com grandes densidades populacionais e ampla distribuição geográfica, passando a dominar a comunidade recipiente.

Nas fases descritas acima, a combinação de diversos fatores influencia o sucesso de invasão de uma espécie exótica. Esses fatores surgem da própria dinâmica do processo de

invasão, das características das espécies exóticas e da comunidade que está sendo invadida. Um fator determinante na fase inicial e intermediária é o esforço de introdução ou pressão de propágulos, definido como o número de indivíduos exóticos liberados em determinada região (Carlton, 1996). O esforço de introdução é medido através de dois componentes principais: seu tamanho e frequência (Lockwood *et al.*, 2005). O primeiro componente relaciona-se com a quantidade de indivíduos ou propágulo viáveis liberados em determinado episódio de introdução. Já a frequência do esforço está relacionada ao número de eventos de introdução repetidos em uma mesma área. A pressão de propágulos é uma característica que emerge a partir de peculiaridades de cada processo de invasão, principalmente envolvendo a dinâmica de seus vetores de transporte e a infra-estrutura associada a eles (Lockwood *et al.*, 2005). Por exemplo, regiões que estão localizadas próximas a grandes complexos portuários são consideradas “hot-spots” de invasões marinhas e contêm um grande número de espécies exóticas documentadas (Drake e Lodge, 2004). Esse padrão está associado à presença de grandes navios cargueiros e embarcações que, devido ao transporte de organismos incrustados em seus cascos e presentes na água em seus tanques de lastro, representam um dos principais vetores de introdução de espécies marinhas (Carlton e Geller, 1993; Carlton, 1996; Ruiz *et al.*, 1997).

Lições provenientes de estudos da biologia de conservação demonstram que acidentes estocásticos, tanto ambientais quanto demográficos, possuem efeitos mais severos em populações pequenas e espacialmente agregadas, aumentando suas chances de extinção (Akçakaya *et al.*, 1999; Frankham, 2005). Essas são exatamente as condições que muitas populações recém introduzidas experimentam no início do processo. A diferença entre o sucesso e a falha no estabelecimento dessas populações pode estar no esforço de introdução, que representa uma fonte de abastecimento de novos indivíduos evitando que a espécie desapareça da comunidade recipiente (Lockwood *et al.*, 2005).

O sucesso de uma invasão, entretanto, não é determinado exclusivamente pelo seu esforço de introdução. As características biológicas das espécies exóticas também são determinantes, mas, apesar disso, ainda não existe um consenso sobre a existência de características imprescindíveis para que uma invasão biológica ocorra (Heger e Trelp, 2003). Características como ampla tolerância fisiológica, altas taxas de reprodução e fecundidade, recrutamento constante ao longo do tempo, e altos níveis de variabilidade genética, certamente são desejáveis, entretanto, nenhuma dessas características é comum a todos os organismos que atingem o clímax da invasão. Além disso, existem casos de espécies que, mesmo sem nenhuma das características citadas, atingiram o clímax da invasão (Mack *et al.*, 2000; Richardson *et al.*, 2000; Shea e Chesson, 2002; Collauti e MacIsaac, 2004; Roman e Darling, 2007). Tal fato está relacionado à interação entre as características apresentadas pelas espécies exóticas e as da comunidade sendo invadida (Shea e Chesson, 2002).

Desde os primórdios dos estudos sobre invasões biológicas, várias hipóteses foram propostas para explicar padrões observados em comunidades contendo espécies exóticas. Segundo Elton (1958), a resistência à invasão aumentaria proporcionalmente com a diversidade de espécies presentes na comunidade, propondo assim a existência de um mecanismo de “resistência biótica”. Comunidades mais diversas representam barreiras bióticas mais eficientes, pois quanto maior o número de espécies no sistema, menor a chance do organismo exótico ser competitivamente superior (Shea e Chesson, 2002). A resistência biótica também está relacionada à maturidade do sistema, uma vez que, comunidades que tiveram maior tempo de agregação, e por consequência, um maior tempo para suas espécies se adaptarem a condições locais, teriam habilidade competitiva maior do que comunidades com espécies com menor tempo de adaptação. Essas comunidades imaturas, portanto, tenderiam a ser menos resistentes à invasão (Mack *et al.*, 2000).

Uma comunidade pode proporcionar diversos tipos de oportunidade para o estabelecimento das espécies exóticas. A oportunidade de nichos é definida como o potencial fornecido por uma comunidade para que organismos exóticos tenham uma taxa de crescimento positiva a partir de baixas densidades (Shea e Chesson, 2002). A oportunidade de nicho surge da combinação da disponibilidade de recursos na comunidade, do escape de inimigos naturais pelos invasores e dos distúrbios causados no ambiente (Shea e Chesson, 2002). Baixos níveis de oportunidade de nicho levariam a uma resistência à invasão maior pela comunidade.

Os recursos limitantes do ambiente podem se tornar disponíveis para as espécies exóticas que possuem taxa de aquisição desses recursos superior à das espécies nativas. Além disso, a espécie exótica apresentará uma vantagem competitiva quando seus requisitos mínimos desses recursos forem inferiores ao das espécies nativas (Shea e Chesson, 2002). O escape de inimigos naturais acontece quando, ao invadir uma região, a espécie exótica não encontra predadores ou parasitas especialistas, ou pelo fato dos generalistas possuírem baixa eficiência contra espécies novas, para as quais não possuem uma história evolutiva comum (Shea e Chesson, 2002). A ausência ou atenuação das pressões de predação e parasitismo devem conferir vantagem considerável aos organismos invasores (Torchin *et al.*, 2002). Segundo essa hipótese, um organismo invasor persiste e prolifera não porque possui características superiores, mas sim porque não possui nenhuma associação negativa no novo ambiente (Torchin *et al.*, 2002). Além disso, distúrbios antrópicos podem alterar drasticamente a estrutura e funcionamento de comunidades nativas, favorecendo o estabelecimento de espécies exóticas oportunistas (Mack *et al.*, 2000).

Mesmo com os avanços na compreensão das invasões biológicas e dos fatores que influenciam em seus resultados, o termo “espécie invasora” vem sendo utilizado na literatura especializada sem um consenso universal (Richardson *et al.*, 2000; Collauti e MacIsaac, 2004). Nesse sentido, tal termo já foi utilizado com significados distintos, tais como: sinônimo de

espécie exótica (Goodwin *et al.*, 1999), para diferenciação entre espécies exóticas presentes em ambientes naturais e cultivados (Reichard & Hamilton, 1997), para indicar espécies exóticas com ampla distribuição geográfica dentro de uma comunidade autóctone ou para indicar espécies exóticas com efeitos adversos nas comunidades em que ocorrem (Davis e Thompson, 2000). A fim de evitar confusões terminológicas, no presente trabalho, para ser considerada “invasora”, a espécie precisará encontrar-se na etapa de estabelecimento estável ou no clímax do processo de invasão. Conforme exposto anteriormente, as espécies nessas etapas podem ser facilmente identificadas devido a seus padrões de distribuição e abundância característicos. A utilização de critérios baseados em variáveis mensuráveis, como a distribuição e porcentagem de cobertura dos organismos exóticos, é de extrema valia para evitar o uso ambíguo de terminologias (Collauti e MacIsaac, 2004).

Atualmente, é amplamente aceito que espécies invasoras possuem o potencial para ameaçar organismos, comunidades ou ecossistemas nativos (Wilcove *et al.*, 1998; Baillie *et al.*, 2004; Coradin, 2006). Os impactos ocorrem principalmente se os invasores realizam uma função completamente nova dentro da comunidade recipiente (Ruesink *et al.*, 1995). Os efeitos adversos da invasão podem refletir em diferentes níveis no sistema nativo (Parker *et al.*, 1999). Os impactos de invasores no desempenho de indivíduos nativos podem ser rapidamente traduzidos em redução no seu crescimento ou reprodução, resultando em taxas demográficas menores (Parker *et al.*, 1999). Também podem ocorrer alterações comportamentais em resposta à presença do organismo exótico. Brown e Moyle (1991) demonstraram grandes mudanças na utilização de microhabitats para diversas espécies de peixes do rio Eel, Califórnia, após a introdução de *Ptychocheilus grandis*, uma espécie exótica piscívora. Essa mudança comportamental pode ser encarada como uma diminuição no uso de determinado recurso, no caso, espaço disponível.

Impactos no nível de população são os mais documentados na literatura da ecologia da invasão (Parker *et al.*, 1999). Esses efeitos podem ser causados por possível competição,

predação, patógenos, parasitas ou modificação do ambiente. As populações respondem à invasão com mudanças em seus padrões de distribuição, abundância e estrutura ou em suas taxas de variação demográfica (Parker *et al.*, 1999). Vivrette e Muller (1977) demonstraram a dramática alteração na composição e densidade de diversas populações nativas de gramíneas costeiras da Califórnia, causada pela invasão de uma planta anual sul africana. Eles concluíram que o acúmulo de sal entre os indivíduos invasores, modificando a qualidade de solo, foi o fator determinante na mudança observada.

Os impactos causados ao nível de comunidades são geralmente estruturados em termos de número de espécies (riqueza). Assume-se que os invasores eficientes causem redução na biodiversidade total do ambiente recipiente (Parker *et al.*, 1999). Em um estudo realizado na Austrália, Braithwaite e colaboradores (1989) demonstraram a conversão de milhares de hectares de uma floresta aberta em um ambiente predominantemente arbustivo pela invasão por *Mimosa pigra*. Junto com a alteração da comunidade ocorreu a extinção de flora e fauna nativa associada ao ambiente florestal.

A presença de espécies invasoras também pode provocar impactos no funcionamento dos ecossistemas, afetando a disponibilidade de recursos e suas taxas de restauração e utilização, além dos regimes de distúrbio (Levine *et al.*, 2003). As alterações em regimes de incêndios provocadas por plantas invasoras foram objeto de um número considerável de estudos (D'Antonio *et al.*, 2000). Em habitats onde o fogo ocorre regularmente, a invasão por espécies com maior produtividade pode aumentar a quantidade de combustível disponível (biomassa), alterando completamente a dinâmica de queimada envolvida nesses sistemas (Levine *et al.*, 2003).

Atualmente, as invasões biológicas tornaram-se uma crise de âmbito global (Sax *et al.*, 2005). A pior consequência dessa crise é a extinção de espécies nativas, que em muitos casos são endêmicas, e a consequente perda de diversidade biológica associada (Parker *et al.*, 1999; Baillie

*et al.*, 2004; Olden *et al.*, 2004; Clavero e García-Berthou, 2005; Coradin, 2006). Vale ainda mencionar que prejuízos econômicos e risco à saúde humana podem estar associados a episódios de invasão (Mack *et al.*, 2000; Kolar e Lodge, 2001). Conforme o exposto acima torna-se evidente a importância da compreensão dos mecanismos e fatores que influenciam o sucesso das invasões, bem como o entendimento de seus efeitos em comunidades autóctones.

Neste sentido, a ecologia da invasão avança combinando idéias e padrões emergentes de experimentos manipulativos, estudos empíricos e modelos conceituais e matemáticos, na tentativa de atingir conclusões gerais, a partir das quais, possam ser realizadas previsões mais acuradas de futuros episódios de invasão e concentradas as ações e esforços envolvidos na conservação e manejo de espécies ameaçadas. Para contribuir com esse cenário, o presente trabalho tem como objetivo geral a agregação de conhecimento à ciência da ecologia da invasão através do estudo de caso da invasão do bivalve marinho *Isognomon bicolor* em costões rochosos do litoral da região sudeste do Brasil.

## Referências bibliográficas

- Akcakaya, H.R. Burgman, M.A. Ginsburg, L.R. 1999. Applied population ecology. Sinauer press, Massachusetts, EUA. 285pp.
- Baillie, J.E.M. Hilton-Taylor, C. Stuart, S.N. (Eds). 2004. IUCN Red list of threatened species – A global species assessment. IUCN Publications services unit, Reino Unido. 191pp.
- Braithwaite, R.W. Lonsdale, W.M. Estbergs, J.A. 1989. Alien vegetation and native biota in tropical Australia: the impact of *Mimosa pigra*. Biological conservation, 48: 189–210.
- Brown, L.R. Moyle, P.B. 1991. Changes in habitat and microhabitat partitioning within an assemblage of stream fishes in response to predation by Sacramento squawfish (*Ptychocheilus grandis*). Canadian journal of fisheries and aquatic sciences, 48: 849–856.
- Carlton, J.T. 1996. Pattern, process, and prediction in marine invasion ecology. Biological conservation, 78: 97–106.
- Carlton, J.T. Geller, J.B. 1993. Ecological roulette: The global transport of nonindigenous marine organisms. Science, 261: 78-82.
- Clavero, M. Garcia-Berthou, E. 2005. Invasive species are a leading cause of animal extinctions. Trends in ecology and evolution, 20: 110.
- Colautti, R.I. MacIsaac, H.J. 2004. A neutral terminology to define ‘invasive’ species. Diversity and distributions, 10: 135–141.
- Coradin, L. (Coord). 2006. Espécies exóticas invasoras: Situação Brasileira. Ministério do meio ambiente, Secretaria de biodiversidade e florestas. Brasília: MMA, 24p.
- D’Antonio, C.M. Tunison, J.T. Loh, R. 2000. Variation in impact of exotic grass fueled fires on species composition across an elevation gradient in Hawaii. Austral ecology, 25: 507–522.
- Davis, M.A. Thompson, K. 2000. Eight ways to be a colonizer; two ways to be an invader: a proposed nomenclature scheme for invasion ecology. ESA bulletin, 81: 226–230.
- Drake, J.M. Lodge, D.M. 2004. Global hot spots of biological invasions: evaluating options for ballast-water management. Proceedings of the royal society of London B, 271: 575–580.
- Elton, C.S. 1956. The ecology of invasions by animals and plants. University of Chicago press, Chicago. 181p.
- Frankham, R. 2005. Invasion biology – resolving the genetic paradox in invasive species. Heredity, 94: 385.
- Goodwin, B.J. McAllister, A.J. Fahrig, L. 1999. Predicting invasiveness of plant species based on biological information. Conservation biology, 13: 422–426.

- Grosholz, E.D. 2002. Ecological and evolutionary consequences of coastal invasions. *Trends in ecology and evolution*, 17: 22-27.
- Hanski, I. 1989. Metapopulation dynamics: does it help to have more of the same? *Trends in ecology and evolution*, 4: 113–114.
- Heger, T. Trelp, L. 2003. Predicting Biological Invasions. *Biological invasions*, 5: 293–312.
- Johnson, L.E. Padilla, D.K. 1996. Geographic spread of exotic species: ecological lessons and opportunities from the invasion of the zebra mussel, *Dreissena polymorpha*. *Biological conservation*, 78: 23-33.
- Kolar, C.S. Lodge, D.M. 2001. Progress in invasion biology: predicting invaders. *Trends in ecology and evolution*, 16: 199–204.
- Levine, J.M. Vila, M. D'Antonio, C.M. Dukes, J.S. Grigulis, K. Lavorel, S. 2003. Mechanisms underlying the impacts of exotic plants invasions. *Proceedings of the royal society of London B*, 270: 775–781.
- Lockwood, J.L. Cassey, P. Blackburn, T. 2005. The role of propagule pressure in explaining species invasions. *Trends in ecology and evolution*, 20: 223-228.
- Mack, R.N. Simberloff, D. Lonsdale, W.M. Evans, H. Clout, M. Bazzaz, F.A. 2000. Biotic Invasions: Causes, epidemiology, global consequences and control. *Ecological applications*, 10: 689-710.
- Occhipinti-Ambrogi, A. 2007. Global change and marine communities: Alien species and climate change. *Marine pollution bulletin*, 55: 342–352.
- Olden J.D. Poff N.L. 2004. Ecological processes driving biotic homogenization: Testing a mechanistic model using fish faunas. *Ecology*, 85: 1867–1875.
- Parker, I.M. Simberloff, D. Lonsdale, W.M. Goodell, K. Wonham, M. Kareiva, P.M. Williamson, M.H. Von Holle, B. Moyle, P.B. Byers, J.E. Goldwasser, L. 1999. Impact: toward a framework for understanding the ecological effects of invaders. *Biological Invasions*, 1: 3–19.
- Reichard, S.H. Hamilton, C.W. 1997. Predicting invasions of woody plants introduced into North America. *Conservation biology*, 11: 193–203.
- Richardson, D.M. Pysek, P. Rejmánek, M. Barbour, M.G. Panetta, F.D. West, C.J. 2000. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions *Diversity and distribution*, 6: 93–107.
- Rilov, G. Benayahu, B. Gasith, A. 2004. Prolonged lag in population outbreak of an invasive mussel: a shifting-habitat model. *Biological invasions*, 6: 347–364.
- Robinson, T.B. Griffiths, C.L. Branch, G.M. Govender, A. 2007. The invasion and subsequent die-off of *Mytilus galloprovincialis* in Langebaan Lagoon, South Africa: effects on natural communities. *Marine biology*, 152: 225–232.

Roman, J. Darling, J.A. 2007. Paradox lost: genetic diversity and the success of aquatic invasions. *Trends in ecology and evolution*, 22: 454-464.

Ruesink, J.L. Parker, I.M. Groom, M.J. Kareiva, P.M. 1995. Reducing the risks of nonindigenous species introductions: guilty until proven innocent. *Bioscience*, 45: 465-477.

Ruiz, G.M. Carlton, J.T. Grosholz, E.D. Hines, A.H. 1997. Global invasions of marine and estuarine habitats by non-indigenous species: mechanisms, extent, and consequences. *American zoologist*, 37: 621-632.

Sax, D.F. Stachowicz, J.J. Gaines, S.D. 2005. *Species invasions: insights into ecology, evolution, and biogeography*. 1 ed. Sinauer Associates, Inc. MA. 480pp.

Shea, K. Chesson, P. 2002. Community ecology theory as a framework for biological invasions. *Trends in ecology and evolution*, 17: 170-176.

Simberloff, D. 2000. in: Elton, C.S. 2000. *The ecology of invasions by animals and plants*. University of Chicago press, Chicago. Foreword.

Tavares, M. Mendonça Junior, J.B. 2004. Introdução de crustáceos decápodes exóticos no Brasil: Uma Roleta Ecológica. In: Silva, JSV. Souza, RCCL. (Org.). *Água de lastro e bioinvasão*. Ed. Interciência, Rio de Janeiro. 59-76pp.

Thompson, J.D. 1991 The biology of an invasive plant. *Bioscience*, 41: 393-401.

Torchin, M.E. Lafferty, K.D. Kuris, A.M. 2002. Parasites and marine invasions. *Parasitology*, 124: 137-151.

Vivrette, N.J. Muller, C.H. 1977. Mechanism of invasion and dominance of coastal grassland by *Mesembryanthemum crystallinum*. *Ecological monographs*, 47: 301-318.

Wilcove, D.S. Rubenstein, D. Dubow, J. Philips, A. Losos, E. 1998. Quantifying threats to imperiled species in the United States. *Bioscience*, 48: 607-615.

Williamson, M. 1996. *Biological invasions*. Chapman & Hall, Londres. 256pp.

# Capítulo I

**Distribuição e cobertura do invasor *Isognomon bicolor* (Bivalvia: Isognomonidae) em costões rochosos do litoral norte de São Paulo.**

## I.1 - Resumo

As invasões biológicas tornaram-se uma crise de âmbito global e são consideradas um dos principais mecanismos responsáveis pela extinção de espécies nativas. O aparecimento de populações do bivalve *Isognomon bicolor* é um exemplo recente de invasão bem sucedida em ambientes costeiros no Brasil. O conhecimento da situação atual das populações dessa espécie frente aos organismos nativos é essencial para compreensão do processo de invasão e para a manutenção da integridade desses ambientes no país. Os padrões de distribuição e cobertura das populações de *I. bicolor* no litoral norte de São Paulo foram obtidos após a utilização da metodologia de amostragem por pontos de intersecção em 15 praias, num período de dois anos consecutivos. A ocorrência de *I. bicolor* em 87% das praias amostradas em 2007 e em 93% em 2008 está associada a sua grande capacidade de dispersão. Já a porcentagem de cobertura média, inferior a 5% na maioria dos pontos, deve-se a um evento de mortalidade em massa recente. A porcentagem de cobertura desse invasor não se correlacionou com a diversidade local. Nenhuma variação temporal na cobertura da espécie foi detectada no período amostrado. As maiores coberturas médias, entre 10 e 15%, foram observadas nas praias de Barequeçaba, em São Sebastião, e Lagoinha, em Ubatuba, nos dois anos. Esses resultados indicam que houve retração do processo de invasão de *I. bicolor* para um estágio pré-climax na área estudada, fato que demonstra como as invasões biológicas podem ser dinâmicas no espaço e no tempo.

## I.2 - Abstract

Biological invasions have become a global crisis and are considered one of the major causes of native species extinction. The appearance of *Isognomon bicolor* populations is a recent example of successful invasion in Brazilian coastal environments. Knowing the current status of *I. bicolor* populations is essential to understand the invasion process and to maintain the native environments integrity. The distribution and percent coverage patterns of *I. bicolor* populations were described for populations from 15 beaches on the northern coast of the São Paulo State, southeastern Brazil, during two consecutive years. The point intersection methodology was used. The species occurrence in 87% of beaches analyzed in 2007 and 93% in 2008 shows its large geographical dispersal. The small percent coverage, less than 5% in most shores, is result of a recent mass mortality event. The invader coverage was not correlated with the local diversity. No temporal variation in the percent coverage was detected in the sampled period. *I. bicolor* covered the largest area (10-15%) on Barequeçaba, São Sebastião, and Lagoinha, Ubatuba. These results indicate a retraction of *I. bicolor* invasion process in the studied area, which demonstrates how biological invasions can be dynamic in space and time.

### **I.3 – Introdução**

Apesar de não ser um evento exclusivamente provocado pelo homem e nem um fenômeno completamente novo (Elton, 1958), apenas recentemente as invasões biológicas ganharam o merecido destaque (Williamson, 1996; Simberloff, 2000; Sax *et al.*, 2005). Devido ao grande número de espécies envolvidas e à amplitude e frequência de ocorrência desse fenômeno (Mack *et al.*, 2000; Tavares e Mendonça Junior, 2004), atualmente, as invasões representam uma crise global cujo principal resultado é a extinção de espécies nativas e a perda de diversidade biológica (Parker *et al.*, 1999; Baillie *et al.*, 2004; Sax *et al.*, 2005; Coradin, 2006).

Os modelos conceituais atuais enxergam as invasões biológicas como um processo dinâmico, que compreende três grandes fases envolvendo: (1) o transporte e introdução das espécies exóticas, (2) seu estabelecimento nas comunidades autóctones e, finalmente, (3) o clímax do processo de invasão (Mack *et al.*, 2000; Richardson *et al.*, 2000; Kolar e Lodge, 2001; Heger e Trelp, 2003; Collauti e MacIsaac, 2004; Lockwood *et al.*, 2005; Occhipinti-Ambrogi, 2007).

Uma das formas mais comuns de introdução de organismos exóticos é através da água de lastro de grandes navios cargueiros (Carlton e Geller, 1993; Ruiz *et al.*, 1997). Apesar disso, o estudo de invasões biológicas em ambientes aquáticos ainda se encontra defasado em relação àqueles referentes a sistemas terrestres (Grosholz, 2002; Sax *et al.*, 2005). Apenas após casos bem documentados de invasões costeiras, que impuseram severos prejuízos ecológicos e econômicos (ex.: Herbert *et al.*, 1991; Hallegraeff e Bolch, 1991), é que ficou clara a importância e o potencial desse tipo de vetor para o processo de invasão (Carlton e Geller, 1993; Chu *et al.*, 1997).

A água, que tem sido usada como lastro regularmente desde 1880, tem a função de balancear e dar estabilidade ao navio (Carlton, 1996). Durante o bombeamento da água para

dentro dos tanques de lastro, muitos organismos podem ser capturados e, posteriormente, transportados para regiões distantes de seu local de origem. O problema ocorre quando essa água é descartada em portos ou regiões próximas à costa, pois qualquer propágulo viável, larva ou organismo que sobreviva à viagem, poderá encontrar condições adequadas nesse novo ambiente e iniciar o processo de invasão (Carlton e Geller, 1993; Holland, 2000; Rocha e Kremer, 2005).

A introdução por água de lastro agrava o processo de invasão devido à utilização regular das mesmas rotas comerciais e da quantidade de indivíduos que podem ser introduzidos em cada episódio (Carlton e Geller, 1993; Carlton, 1996; Tavares e Mendonça Jr). Essas características combinadas representam um grande esforço de introdução, essencial nas fases iniciais da invasão (Collauti e MacIsaac, 2004). Além disso, a grande continuidade dos ambientes aquáticos, representada pela baixa ocorrência de limites físicos e maior constância em parâmetros abióticos (Nybakken, 1997; Levinton, 2001), também agravam o processo. Devido a essas características, a dispersão das espécies exóticas é facilitada, permitindo uma rápida expansão de sua distribuição geográfica. Tal fato torna o estabelecimento estável das populações exóticas mais fácil durante a fase intermediária da invasão.

O número de espécies invasoras relatadas vem crescendo de forma acelerada em regiões de portos e seus arredores (Rocha e Kremer, 2005). As regiões Sul e Sudeste do Brasil já foram citadas entre as áreas mais suscetíveis ao redor do mundo a invasões biológicas provocadas por água de lastro (Drake e Lodge, 2004). Um exemplo recente de invasão bem sucedida na costa do país, e freqüentemente atribuída à água de lastro, é o aparecimento de populações de bivalves do gênero *Isognomon* (Martins, 2000; Robles, 2003). Para todo o Atlântico Oeste estão documentadas apenas três espécies desse gênero: *I. alatus*, *I. radiatus* e *I. bicolor* (Martins, 2000).

Os primeiros registros de um espécime desse gênero no Brasil foram feitos por Matthews e Kempf (1970). Os indivíduos, encontrados no Atol das Rocas, foram identificados como “*I. cf alatus*”. Nesse mesmo ano, baseado nesses autores, Rios (1970) documentou *I. alatus* para as

ilhas oceânicas brasileiras. Abbott e Dance (1983) registraram *I. alatus* e *I. radiatus* para a costa brasileira sem no entanto precisar suas localidades. Mais tarde, Rios (1994) relatou a presença de *I. alatus* para o litoral de São Paulo e Santa Catarina. A partir do final da década de 90 começaram a surgir dúvidas quanto à correta identidade dessas espécies no país. Martins (2000), após a realização de análises e comparações morfológicas entre indivíduos coletados em grande parte da costa brasileira e provenientes de coleções de museus internacionais, concluiu que os espécimes anteriormente identificados como *I. alatus* ou *I. radiatus*, se tratavam, na verdade, de *Isognomon bicolor*, única espécie do atlântico oeste que, a princípio, não ocorria no Brasil (Domaneschi e Martins, 2002).

De acordo com registros das localidades de ocorrência da espécie e informações provenientes de moradores de algumas dessas regiões, acredita-se que a espécie tenha se dispersado pelo litoral do país na década de 90 (Robles, 2003). Atualmente, *I. bicolor* possui ampla distribuição ao longo da costa brasileira, com ocorrência confirmada para os estados do Rio Grande do Norte, Pernambuco, Bahia, Rio de Janeiro, São Paulo, Paraná e Santa Catarina (Domaneschi e Martins, 2002, López, 2008; Obs. pessoal). No litoral norte de São Paulo, um levantamento da malacofauna de costões rochosos, publicado por Migotto e colaboradores em 1993, não acusou a presença de nenhuma espécie do gênero *Isognomon*. Mais recentemente, grandes populações de *I. bicolor* foram observadas em praias da região (Martins, 2000; Robles, 2003; Oliveira, 2004; Leite *et al.*, no prelo), corroborando com a idéia de uma ocupação recente da costa do estado.

A espécie tipo de *Isognomon bicolor* foi descrita como parte da fauna jamaicana, no Mar do Caribe (Adams, 1845 *apud* Breves-Ramos, 2004), região para a qual existe ampla bibliografia que descreve sua presença e a de outras espécies da família Isognomonidae (Abbot, 1974; Moreno-Forero, 1998; Vilardy e Polanía, 2002; Fernández e Jiménez, 2006; Villafranca e Jiménez, 2006). Por outro lado, trabalhos de cunho ecológico envolvendo essa espécie são

extremamente escassos fora do país, mesmo para a área onde ela é nativa (Lopez, 2008; Obs. pessoal). Por se tratar de uma espécie considerada invasora no Brasil, *I. bicolor* tem sido objeto de interesse de diversas pesquisas científicas na última década (Martins, 2000; Domaneschi e Martins, 2002; Rocha, 2002; Robles, 2003; Breves-Ramos, 2004; Fernades *et al*, 2004; Moysés, 2005; López, 2008; Silva, 2008). Esses estudos permitiram a obtenção de algum conhecimento ecológico envolvendo essa espécie e seu processo de invasão.

*Isognomon bicolor* é um bivalve sésil, suspensívoro, com tamanho médio que varia entre 28mm e 38mm (Domaneschi e Martins, 2002; Rocha, 2002). Vive fixado pelo bisso em costões rochosos, freqüentemente ocupando fendas, rachaduras ou poças de maré (Obs. pessoal). A espécie possui fecundação externa, com a liberação de gametas na coluna d'agua e presença de estágio larval planctotrófico (Temkin, 2006; López, 2008). Na ultra-estrutura de seus espermatozóides podem ser observadas características que aumentam sua longevidade no ambiente (Introíni, 2005), fato que pode estar associado ao padrão de recrutamento regular apresentado pela espécie (Rocha, 2002; Moysés, 2005). Durante os estudos da invasão dessa espécie, a hipótese da “resistência biótica” (Elton, 1958) já foi sugerida como mecanismo importante na determinação de seu sucesso como invasor.

Embora possa ser observado em profundidades de até 7 metros, esse molusco ocorre preferencialmente na região entremarés, ou mediolitoral, de costões rochosos (Domaneschi e Martins, 2002; Bresves-Ramos, 2004). O entremarés é uma faixa do costão tradicionalmente ocupada por inúmeras espécies de bivalves da biota local, dentre as quais se destacam *Brachidontes solisianus*, *Brachidontes darwinianus*, *Crassostrea rhizophorae*, e *Perna perna*, sendo as duas últimas comercialmente exploradas e, portanto, de interesse econômico (Lampareli, 1998; Breves-Ramos, 2004; Fernades *et al*, 2004; Leite *et al.*, no prelo). Apesar da falta de informação baseada em estudos experimentais da interação entre essas espécies e *I. bicolor*, tem-se a impressão de sua substituição pelo invasor (Rocha, 2002; Robles, 2003;

Rapagnã, 2004; Fernandes *et al.*, 2004). Essa impressão é baseada na observação de bancos com grande densidade populacional e porcentagem de cobertura de *I.bicolor* no entremarés rochoso, principalmente nos estados de São Paulo (Martins, 2000; Domaneschi e Martins, 2002; Robles, 2003; Oliveira, 2004) e Rio de Janeiro (Rocha, 2002; Breves-Ramos, 2004; Rapagnã, 2004; Fernandes *et al.*, 2004).

A eficiência dos esforços e estratégias para a manutenção da integridade dos ambientes naturais está diretamente relacionada com o grau de conhecimento sobre o sistema físico e biológico em questão (Sabino e Villaça, 1999; Zacharias e Roff, 2000). A obtenção de informações a respeito dos padrões de distribuição e cobertura de *I.bicolor* é fundamental para a compreensão da ecologia dessa espécie e de seu processo de invasão no sudeste do Brasil. Neste sentido, o objetivo geral deste capítulo é a documentação da situação atual das populações de *I. bicolor* no litoral norte paulista, bem como do “status” desse invasor frente às espécies nativas da área.

## **I.4 – Objetivos específicos**

Documentar o padrão de distribuição geográfica das populações de *I. bicolor* dentro do litoral norte de São Paulo.

Documentar o padrão de cobertura do bivalve invasor em costões rochosos do litoral norte de São Paulo.

Descrever a variação espacial e temporal desses padrões

Verificar o atual “status” do invasor frente às espécies nativas do entremarés no litoral norte de São Paulo.

Verificar a hipótese da resistência biótica (Elton, 1958) no processo de invasão de *I. bicolor* no litoral norte de São Paulo.

## **I.5 - Material e métodos**

### **I.5.1 - Área de estudo:**

O litoral da região sudeste do Brasil é caracterizado por rochas do Complexo Brasileiro. Da baía de Guanabara ao estado do Paraná, planícies costeiras e praias são relativamente pouco desenvolvidas ou até mesmo ausentes, sendo a costa interceptada abruptamente pela borda oriental do Planalto Atlântico, que muitas vezes ascende a mais de 800 metros de altura (Lampareli, 1998). No litoral do estado de Estado de São Paulo podem ser reconhecidas três subunidades distintas: litoral norte, baixada santista e litoral sul.

Considera-se litoral norte a região desde Ubatuba (praia do Camburí), ao norte, até São Sebastião (praia de Boracéia), ao sul. Essa região caracteriza-se por apresentar uma área plana relativamente estreita, na qual se intercalam praias entre inúmeros esporões rochosos que avançam mar adentro. De fato, mais de 75% dos ambientes de costão rochoso do estado de São Paulo localizam-se em sua costa norte (Lampareli, 1998); portanto, esta área é ideal para o estudo da invasão do bivalve *Isognomon bicolor*, espécie que ocupa principalmente a região entremarés de tais ambientes.

Para a determinação dos atuais padrões de distribuição e porcentagem de cobertura dessa espécie foram selecionadas 7 praias no município de São Sebastião, 3 em Caraguatatuba e 5 em Ubatuba, totalizando 15 pontos de amostragem no litoral norte de São Paulo (Figura 1 e Tabela 1). A amostragem dessas praias ocorreu nos invernos de 2007 e 2008, entre os meses de julho e setembro.

### **I.5.2 - Procedimento de amostragem:**

A presença, ou ausência, de *Isognomon bicolor* foi confirmada nas praias selecionadas após a inspeção de seu entremarés rochoso por um período máximo de 20 minutos. Uma vez

registrada a ocorrência de *I. bicolor* no costão rochoso foi empregado o procedimento de amostragem descrito a seguir.

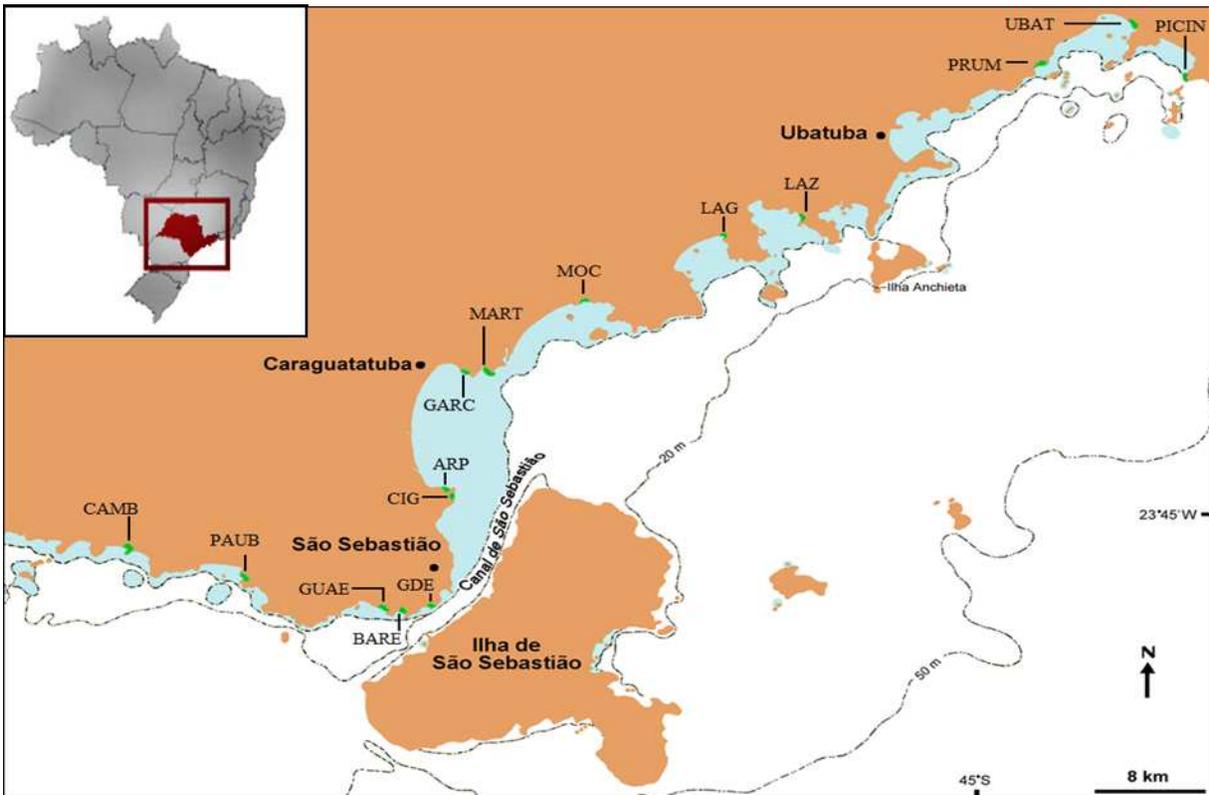


Figura 1 – Distribuição geográfica das 15 praias selecionadas para coleta no litoral norte de São Paulo em 2007 e 2008 (verde). Para códigos das praias, ver Tabela 1.

Tabela 1 – Coordenadas geográficas das 15 praias selecionadas para coleta no litoral norte de São Paulo em 2007 e 2008.

Município	Praia	Código	Coordenadas
São Sebastião	Camburizinho	CAMB	23° 46'42"S; 45°38'31"W
	Paúba	PAUB	23°48'18"S; 45°33'07"W
	Guaecá	GUAE	23°49'42"S; 45°26'49"W
	Barequeçaba	BARE	23°49'38"S; 45°26'49"W
	Grande	GDE	23°49'26"S; 45°24'49"W
	Cigarras	CIG	23°43'56"S; 45°23'54"W
	Arpoador	ARP	23°43'34"S; 45°24'23"W
Caraguatatuba	Garcez	GARC	23°37'28"S; 45°22'24"W
	Martin de Sá	MART	23°37'38"S; 45°22'24"W
	Mococa	MOC	23°34'20"S; 45°17'38"W
Ubatuba	Lagoinha	LAG	23°31'16"S; 45°11'23"W
	Lázaro	LAZ	23°30'29"S; 45°08'05"W
	Prumirim	PRUM	23°22'43"S; 44°57'15"W
	Ubatumirim	UBAT	23°21'11"S; 44°52'57"W
	Picinguaba	PICIN	23°22'51"S; 44°50'32"W

As amostragens foram realizadas sempre durante o período de baixamar de sizígia, com maré em torno do nível padrão 0,0. Inicialmente, áreas do entremarés rochoso com poucas poças de maré, fendas ou rachaduras e com inclinação aproximadamente constante foram selecionadas nas praias a serem amostradas. A escolha de áreas de amostragem com características topográficas homogêneas visou minimizar a influência da heterogeneidade ambiental sobre o método de amostragem para os padrões de distribuição e cobertura das espécies.

Para determinar o atual “status” do bivalve invasor frente a competidores nativos, a cobertura e a distribuição de *Isognomom bicolor* e das espécies nativas foram quantificadas durante as amostragens. Para isso, a porcentagem de cobertura dos organismos foi obtida através de transectos verticais aleatoriamente posicionados nos costões rochosos das praias selecionadas. Os transectos foram amostrados com o método de contagem por pontos de intersecção (Meese e Tomici, 1992; Sabino e Villaça, 1999), utilizando-se amostradores quadrados contendo 100 pontos de intersecção e área interna de 400 cm<sup>2</sup>. Aos organismos imediatamente abaixo de cada intersecção, atribuiu-se a cobertura de 1% dentro do amostrador. Os amostradores foram posicionados de forma contígua dentro dos transectos e o procedimento de amostragem prosseguiu até a obtenção da porcentagem de cobertura de cada espécie em toda a faixa de organismos do entremarés. O tamanho de cada transecto, e consequentemente o número de amostradores dentro deles, variou em cada praia em função da extensão do costão rochoso. Em média foram amostrados 10,05 quadrados por transecto, com uma amplitude variando entre 5 e 25 amostradores.

Os macroinvertebrados sésseis ou sedentários foram identificados, *in situ*, ao menor nível taxonômico possível. Todas as espécies de macroalgas foram agrupadas e categorizadas como “algas”. Quando um organismo vágil encontrou-se abaixo de um dos pontos de intersecção, foi contada a espécie localizada imediatamente abaixo dele. A amostragem foi feita de forma

bidimensional, considerando-se apenas os indivíduos localizados na superfície da faixa de organismos.

### **I.5.3 - Análise de dados:**

Para cada praia amostrada foi calculada a porcentagem de cobertura média de *Isognomom bicolor* assim como de seus competidores. A cobertura relativa foi utilizada como um estimador da dominância das espécies no costão. Os valores obtidos foram transformados para arco seno da raiz quadrada e utilizados em análises paramétricas. Para a correta utilização de estatística paramétrica, a normalidade e a homocedasticidade das amostras foram verificadas com os testes de Shapiro-Wilk e Levene, respectivamente.

Os programas PAST 1.77 (Hammer, Harper e Ryan, 2001), STATISTICA 6.0 (Stat soft, inc., 2001), BIOESTAT 5.0 (Ayres *et al.*, 2007) e PRIMER 5.2.4 (Clarke e Gorley, 2001) foram utilizados para a realização das análises estatísticas descritas abaixo, sempre com nível de significância ( $\alpha$ ) fixado em 5%.

#### **I.5.3.1 - Variação espacial e temporal de *I. bicolor* no litoral norte de São Paulo:**

A variação no padrão de distribuição geográfica de *I. bicolor* foi avaliada na área de estudo pelo o cálculo de sua porcentagem de ocorrência nas 15 praias visitadas nos anos de 2007 e 2008. A variação espacial da porcentagem de cobertura de *I. bicolor* foi avaliada separadamente para cada ano uma vez que a espécie foi observada em praias diferentes nos dois anos. A cobertura de *I. bicolor* foi comparada entre praias através do teste ANOVA de um fator. O teste de Tukey foi utilizado *a posteriori* para verificar quais praias foram consideradas diferentes das demais. Nas praias em que a espécie foi amostrada nos dois anos consecutivos, utilizou-se o teste t de student para verificar a existência de variação temporal em sua porcentagem de cobertura.

### **I. 5.3.2 - Composição e cobertura de espécies do litoral norte de São Paulo:**

As praias em que nenhum indivíduo de *I. bicolor* foi amostrado não foram utilizadas nessa análise. Os objetivos do presente trabalho, com ênfase nos padrões de distribuição e dominância do bivalve invasor, justificam a remoção de tais transectos da análise descrita abaixo.

A porcentagem de cobertura média de cada espécie foi calculada para as praias analisadas. Nessas praias, as espécies foram divididas em até quatro categorias de acordo com cobertura apresentada. Em ordem crescente, são elas: espécies “raras”, de “baixa abundância”, “intermediárias” e “dominantes”. A Tabela 2 mostra os critérios de inclusão utilizados para separação das categorias, que foram definidas após a realização de coletas piloto. Nas duas primeiras categorias acima citadas, as espécies não são conspícuas no ambiente, sendo necessária a observação detalhada do costão para que sua presença seja percebida. As espécies com porcentagens de cobertura intermediária podem ser observadas formando manchas de tamanhos variados no costão, entretanto, possuem distribuição heterogênea na região entremarés. As espécies dominantes formam faixas de organismos extremamente conspícuas e homogêneas, (Stephenson e Stephenson, 1949). Essa análise permitiu a avaliação do “status” de dominância do bivalve invasor, *I. bicolor*, em relação às espécies nativas na área de estudo.

A composição e a cobertura das espécies também foram sintetizadas em cada transecto pelo cálculo do índice de diversidade de Shannon, utilizando-se a fórmula:

$$H' = -\sum (p_i * (\log_e p_i))$$

Onde:

H': índice de diversidade de Shannon.

p<sub>i</sub>: proporção de indivíduos da iésima espécie na amostra.

Esse índice foi escolhido pela ênfase dada às espécies de menor abundância (Krebs, 1989). Uma vez que espécies invasoras podem dominar grandes áreas, reduzindo a ocorrência de organismos nativos, era esperado uma associação negativa entre a cobertura de *I. bicolor* e a diversidade biológica. Além disso, a hipótese da “resistência biótica” (Elton, 1958) prevê que comunidades mais diversas representam barreiras bióticas mais eficientes, afinal a chance do organismo exótico ser competitivamente superior diminui conforme o número de espécies aumenta. Desta forma, a relação entre a cobertura de *I. bicolor* e a diversidade biológica em cada transecto foi verificada pela correlação linear de Pearson. Os valores considerados extremos (“outliers”) foram removidos previamente à realização das correlações .

Tabela 2 –Categorias de cobertura e critério para inclusão das espécies.

Categoria	Critério de inclusão
Espécies raras	Porcentagem de cobertura média < 1%
Espécies de baixa abundância	Porcentagem de cobertura média $\geq 1\%$ e < 5%
Espécies intermediárias	Porcentagem de cobertura média $\geq 5\%$ e < 15%
Espécies dominantes	Porcentagem de cobertura média $\geq 15\%$

## **I.6 - Resultados**

### **I.6.1 – Variação espacial e temporal de *I. bicolor* no litoral norte de São Paulo:**

O bivalve *Isognomon bicolor* apresentou ampla distribuição no litoral norte de São Paulo nos dois anos estudados. Em 2007, a espécie ocorreu em 13 das 15 praias visitadas (~87%). No ano de 2008, o bivalve foi observado em 14 dos 15 pontos de coleta (~93%). A espécie não ocorreu apenas nas praias do Camburizinho, em ambos os anos, e do Arpoador, no ano de 2007. (Tabelas 3 e 4).

A porcentagem de cobertura de *I. bicolor* foi inferior ao limite de detecção do método de amostragem em aproximadamente 40% dos pontos coletados (6 de 15) em ambos os anos. Apesar da observação da espécie nessas praias, nenhum indivíduo compôs as amostras (transectos) coletadas nesses pontos. O bivalve invasor foi considerado uma espécie rara nesses locais devido a ocorrência de um número reduzido de indivíduos (Tabelas 3 e 4). Nas praias restantes, sete para o ano de 2007 (~47% - Tabela 3) e oito para o ano de 2008 (~53% - Tabela 4), a porcentagem de cobertura média da espécie foi comparada espacial e temporalmente. A variação espacial foi significativa (Tabelas 5 e 6) e consistente nos dois anos estudados, com *I. bicolor* apresentando maiores coberturas nas praias de Barequeçaba e Lagoinha (Figura 2). A cobertura relativa da espécie foi menor e equivalente para os pontos restantes, tanto em 2007 (Guaecá, Grande, Lazaro, Martim de Sá e Picinguaba), quanto em 2008 (Grande, Martim de Sá, Lazaro, Prumirim, Ubatumirim e Picinguaba) (Figura 2).

Nas praias onde foi possível medir a cobertura da espécie nos dois anos consecutivos (Barequeçaba, Grande, Martim de Sá, Lagoinha, Lazaro e Picinguaba), não foi detectada nenhuma variação temporal (Teste t de student:  $p > 0,050$  para as cinco praias – Figura 3).

Tabela 3 – Presença de *Isognomon bicolor* nas praias e nos transectos amostrados no litoral norte de São Paulo em 2007.

Praia	Presença de <i>Isognomon bicolor</i>	
	Na praia	Nas amostras
Camburizinho	Não ocorreu	X
Paúba	Presente	Ausente*
Guaecá	Presente	Presente (n = 4)
Barequeçaba	Presente	Presente (n = 4)
Grande	Presente	Presente (n = 4)
Cigarras	Presente	Ausente*
Arpoador	Não ocorreu	X
Garcez	Presente	Ausente*
Martim de Sá	Presente	Presente (n = 4)
Mococa	Presente	Ausente*
Lagoinha	Presente	Presente (n = 5)
Lazaro	Presente	Presente (n = 4)
Prumirim	Presente	Ausente*
Ubatumirim	Presente	Ausente*
Picinguaba	Presente	Presente (n = 5)

X = Não se aplica; n = número de transectos coletados. \* O invasor foi considerado uma espécie rara nas praias em que apesar de ocorrer, não compôs as amostras.

Tabela 4 – Presença de *Isognomon bicolor* nas praias e nos transectos amostrados no litoral norte de São Paulo em 2008.

Praia	Presença de <i>Isognomon bicolor</i>	
	Na praia	Nas amostras
Camburizinho	Não ocorreu	X
Paúba	Presente	Ausente*
Guaecá	Presente	Ausente*
Barequeçaba	Presente	Presente (n = 4)
Grande	Presente	Presente (n = 4)
Cigarras	Presente	Ausente*
Arpoador	Presente	Ausente*
Garcez	Presente	Ausente*
Martim de Sá	Presente	Presente (n = 6)
Mococa	Presente	Ausente*
Lagoinha	Presente	Presente (n = 5)
Lazaro	Presente	Presente (n = 5)
Prumirim	Presente	Presente (n = 4)
Ubatumirim	Presente	Presente (n = 5)
Picinguaba	Presente	Presente (n = 8)

X = Não se aplica; n = número de transectos amostrados. \* O invasor foi considerado uma espécie rara nas praias em que apesar de ocorrer, não compôs as amostras.

Tabela 5: Análise de variância da porcentagem de cobertura de *I. bicolor* em praias amostradas no litoral norte de São Paulo no ano de 2007.

Fonte de Variação	Graus de Liberdade	Quadrados médios	F	p
Entre grupos	6	0,029	4,467	0,004
Erro amostral	23	0,006		
Total	29			

Tabela 6: Análise de variância da porcentagem de cobertura de *I. bicolor* em praias amostradas no litoral norte de São Paulo no ano de 2008.

Fonte de variação	Graus de Liberdade	Quadrados médios	F	p
Entre grupos	7	0,029	5,759	0,000
Erro amostral	33	0,005		
Total	40			

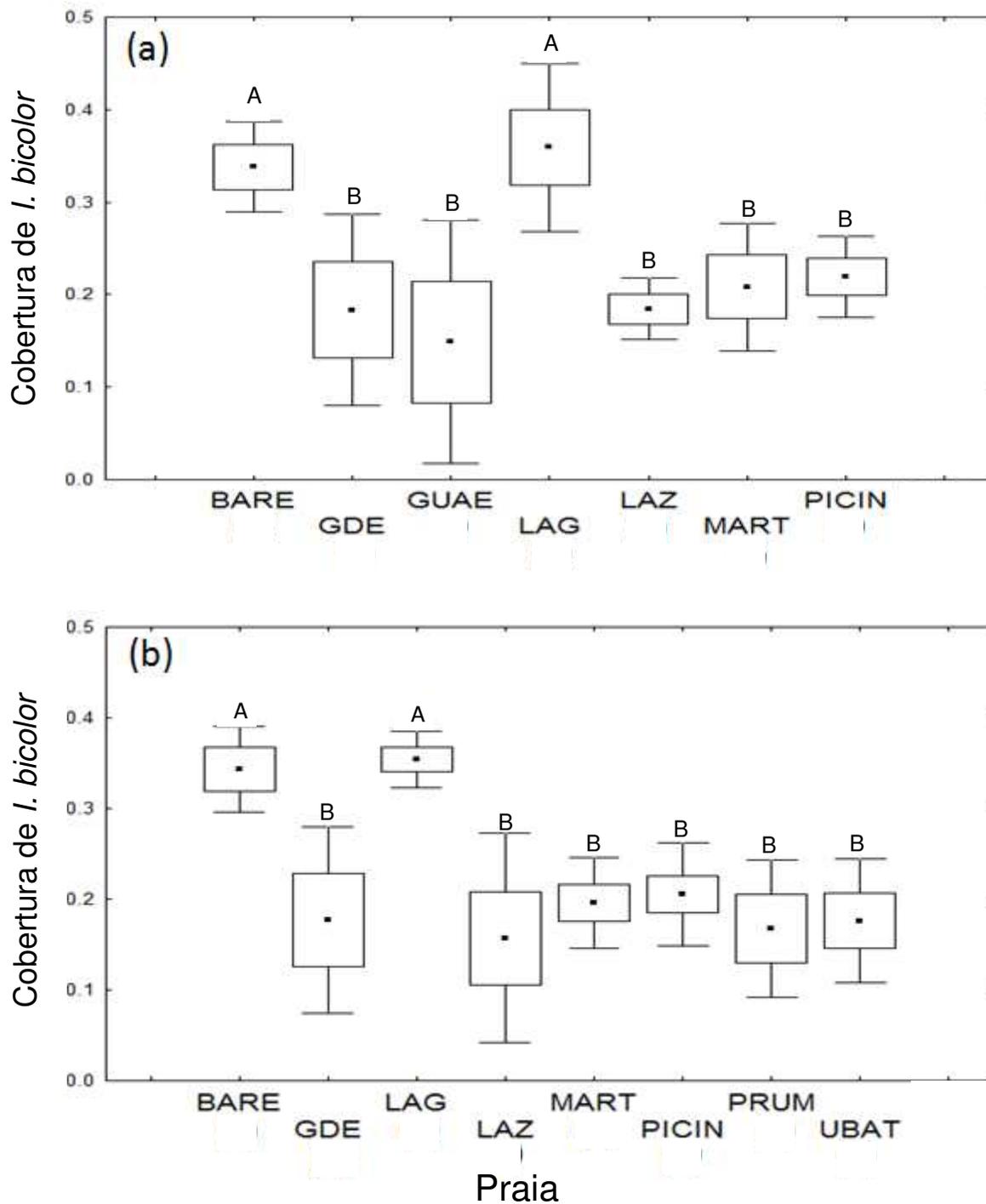


Figura 2 – Variação espacial na porcentagem de cobertura média de *Isognomon bicolor* em praias do litoral norte de São Paulo em 2007 (a) e 2008 (b). ■ = Média; □ = Erro-padrão; ⊥ = Desvio-padrão. As letras no interior do gráfico indicam similaridade entre as praias após teste de Tukey. Para legenda das praias ver Tabela 1. Para tamanho das amostras em 2007 e 2008, ver, respectivamente, Tabelas 3 e 4. As coberturas relativas estão transformadas para arcoseno da raiz quadrada.

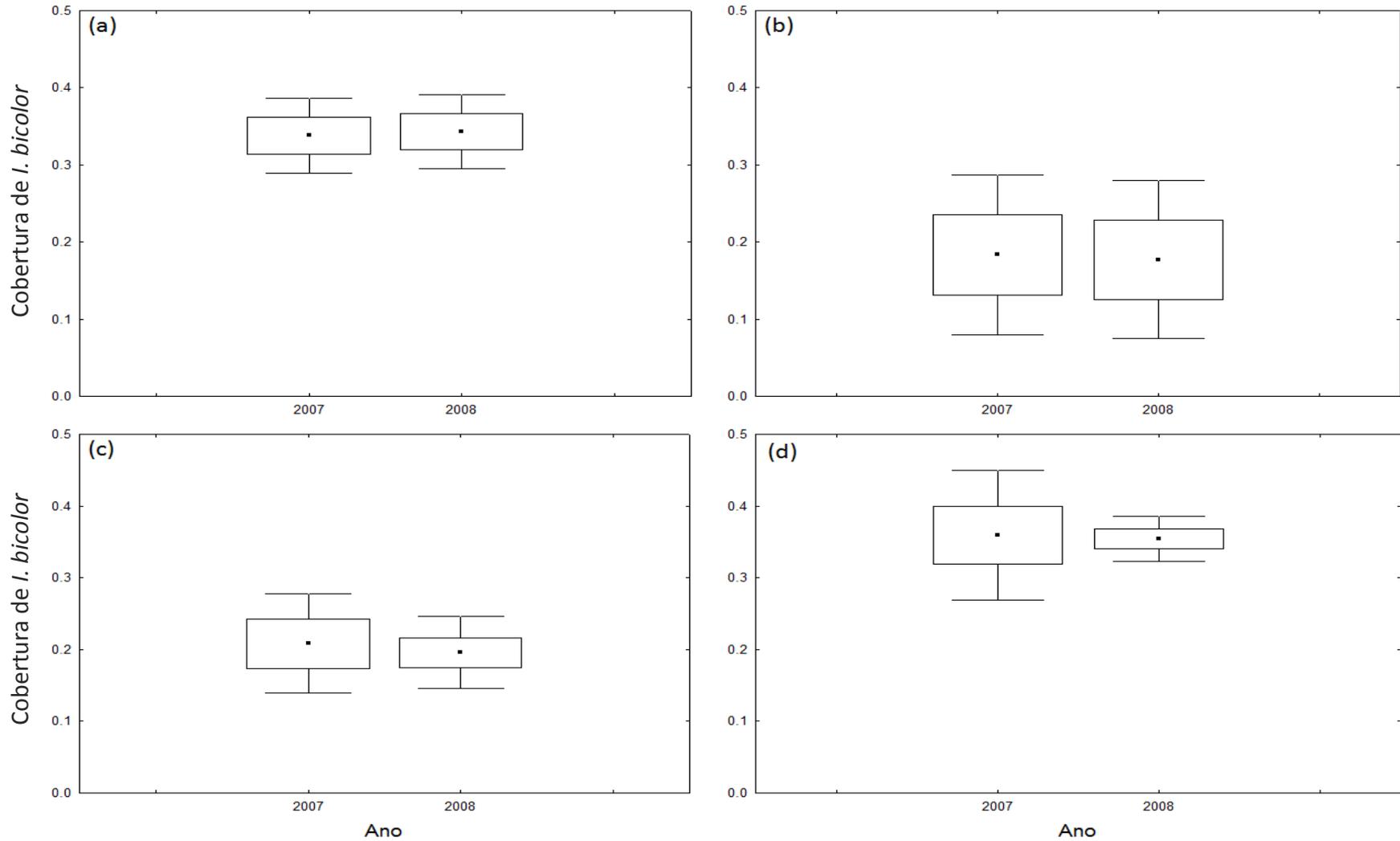


Figura 3 – Variação temporal na porcentagem de cobertura de *Isognomon bicolor* em praias do litoral norte de São Paulo. (a) Praia de Barequeçaba; (b) Praia Grande; (c) Praia de Martim de Sá; (d) Praia da Lagoinha; (e) Praia do Lazaro; (f) Praia de Picinguaba ■ = Média; □ = Erro-padrão; ⊥ = Desvio-padrão. Para tamanho das amostras em 2007 e 2008, ver, respectivamente, Tabelas 3 e 4. As coberturas relativas estão transformadas para arcoseno da raiz quadrada.

(Continua)

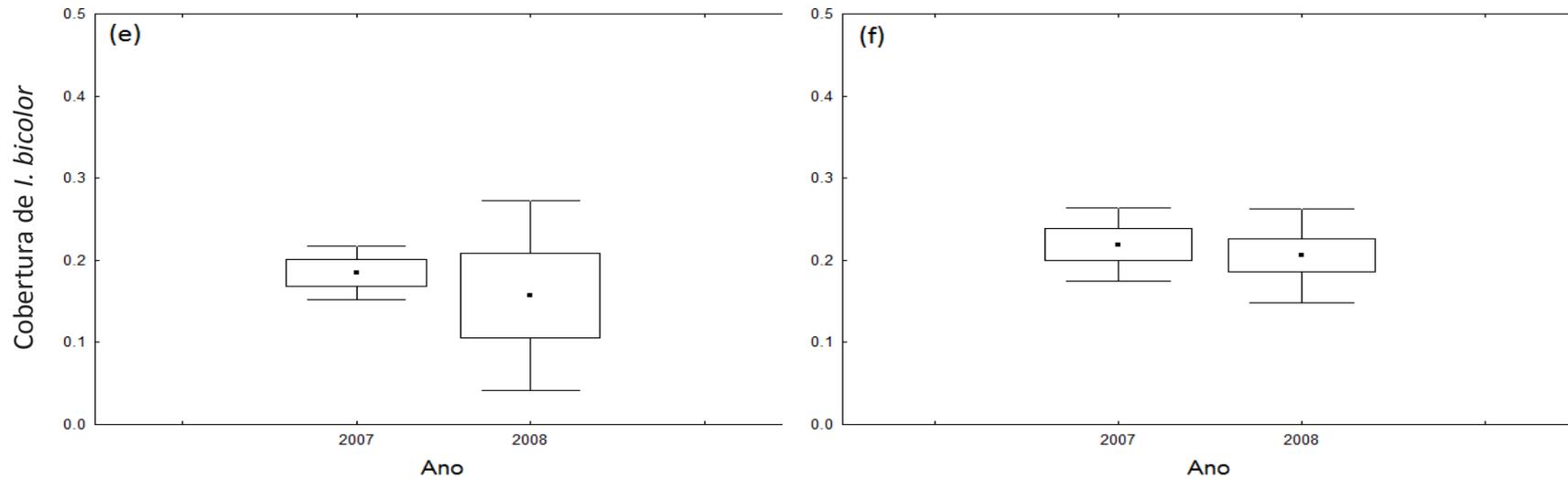


Figura 3 (Continuação) – Variação temporal na porcentagem de cobertura de *Isognomon bicolor* em praias do litoral norte de São Paulo. (a) Praia de Barequeçaba; (b) Praia Grande; (c) Praia de Martim de Sá; (d) Praia da Lagoinha; (e) Praia do Lázaro; (f) Praia de Picinguaba ■ = Média; □ = Erro-padrão; ⊥ = Desvio-padrão. Para tamanho das amostras em 2007 e 2008, ver, respectivamente, Tabelas 3 e 4. As coberturas relativas estão transformadas para arcoseno da raiz quadrada.

## **I.6.2 - Composição e cobertura de espécies do litoral norte de São Paulo:**

Apesar de ocorrer na maioria das praias *Isognomon bicolor* foi amostrado apenas em sete praias no ano de 2007 (Barequeçaba, Grande, Guaecá, Martim de Sá, Lazaro, Lagoinha e Picinguaba) e oito no ano de 2008 (Barequeçaba, Grande, Martim de Sá, Lazaro, Lagoinha, Ubatumirim, Prumirim e Picinguaba), conseqüentemente, a composição e cobertura das espécies nativas só foram avaliadas nesses pontos. Um total de dez táxons foi amostrado nas praias citadas acima. Além do invasor, apenas *Brachidontes solisianus* e *Crassostrea rhizophorae* estavam presentes em todos os pontos. *Pinctada imbricata* foi a espécie com menor porcentagem de ocorrência nas praias avaliadas em ambos os anos. As demais espécies apresentaram padrão de ocorrência variado (Tabela 7).

O entremarés das praias onde *I. bicolor* foi amostrado caracterizou-se pela baixa diversidade, com dominância de apenas um ou dois táxons, e grande disponibilidade de substrato (rocha nua). As Figuras 4 e 5 mostram, respectivamente, a porcentagem de cobertura média das espécies em cada praia nos anos de 2007 e 2008. Os bivalves *Brachidontes solisianus* e *Brachidontes darwinianus* e o cirripédio *Chthamalus bisinuatus* apresentaram as maiores coberturas em ambos os anos, formando faixas conspícuas e bem definidas nas porções superiores e médias dos costões amostrados. Essas espécies foram categorizadas como dominantes ou intermediárias na maior parte das praias onde ocorreram. O grupo das algas, *Pinctada imbricata* e *Tetraclita stalactifera* também apresentaram padrão de cobertura relativamente constante nas praias analisadas nos dois anos. De maneira geral, esses táxons foram categorizados como espécies de baixa abundância ou raras na região entremarés (Figuras 4 e 5).

Os bivalves *Perna perna* e *Crassostrea rhizophorae* e o poliqueta *Phragmatopoma* sp apresentaram padrão de cobertura extremamente variado, recobrando grandes áreas em algumas praias e apresentando porcentagens extremamente baixas em outras (Figuras 4 e 5). Quando essas espécies foram consideradas dominantes, foi constatada a formação de faixa conspícua nas

regiões inferiores dos costões amostrados. Nos locais em que essas espécies foram consideradas intermediárias, foi observada a formação de agregados de tamanhos variados, que, em alguns casos, eram compostos por mais de uma espécie.

A formação de faixa de dominância do bivalve invasor, *Isognomon bicolor*, não foi observada em nenhuma praia amostrada, tanto em 2007, quanto em 2008. Nas praias analisadas, a espécie sempre apresentou porcentagens de coberturas consideradas baixas nos dois anos, exceto em Barequeçaba e Lagoinha (Figuras 4 e 5). Nessas praias, *I. bicolor* apresentou cobertura intermediária, podendo ser facilmente detectada formando manchas de tamanhos pequenos a médios, principalmente nas porções inferiores do costão.

Não houve correlação entre a cobertura relativa de *I. bicolor* e a diversidade de Shannon calculada para os transectos em ambos os anos (Correlação de Pearson:  $p=0,499$  para 2007; Correlação de Pearson:  $p=0,275$  para 2008 – Figura 4).

Tabela 7 – Ocorrência das espécies incrustantes do entremarés rochoso nas praias avaliadas no litoral norte de São Paulo durante 2007 e 2008, onde: + = Presença; - = Ausência. % = porcentagem de praias avaliadas na qual a espécie ocorreu. Para legenda das praias, ver Tabela 1.

Espécie (legenda)	Praias 2007								Praias 2008								
	BARE	GDE	GUAE	MART	LAZ	LAG	PICIN	%	BARE	GDE	MART	LAG	LAZ	PRUM	UBAT	PICIN	%
Algas (Alg)	-	+	+	+	+	+	+	86	-	+	+	+	+	+	+	+	88
<i>Brachidontes darwinianus</i> (Bd)	-	+	-	-	+	+	-	43	-	+	+	+	+	+	+	-	75
<i>Brachidontes solisianus</i> (Bs)	+	+	+	+	+	+	+	100	+	+	+	+	+	+	+	+	100
<i>Chthamalus bisinuatus</i> (Cb)	+	+	+	+	+	-	+	86	+	+	+	-	+	+	+	+	88
<i>Crassostrea rhizophorae</i> (Cr)	+	+	+	+	+	+	+	100	+	+	+	+	+	+	+	+	100
<i>Isognomon bicolor</i> (Ib)	+	+	+	+	+	+	+	100	+	+	+	+	+	+	+	+	100
<i>Perna perna</i> (Pp)	-	-	+	+	+	+	-	57	-	-	+	+	+	+	+	+	75
<i>Phragmatopoma</i> sp (Psp)	+	-	+	+	+	-	-	57	+	-	+	+	+	+	-	+	75
<i>Pinctada imbricata</i> (Pi)	+	-	-	-	-	+	-	29	+	-	-	-	-	-	+	-	25
<i>Tetraclita stalactifera</i> (Ts)	+	+	+	+	+	-	+	86	+	+	+	-	+	+	+	-	75

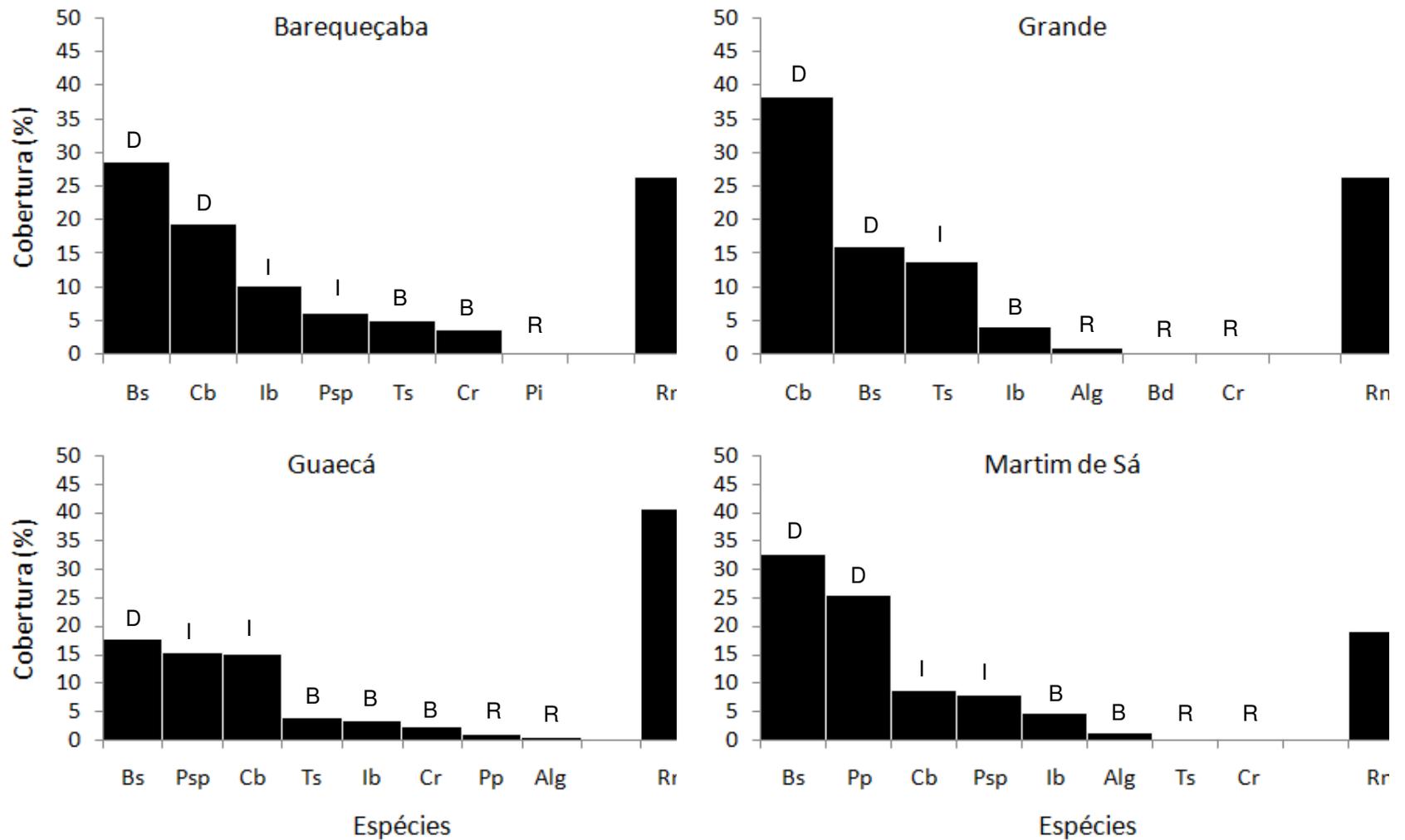


Figura 4 – Porcentagem de cobertura média (não transformada) das espécies do entremarés rochoso em praias do litoral norte de São Paulo em 2007. (Para legenda das espécies das espécies, ver Tabela 7. Rn = Rocha nua. As letras em cima das barras indicam as categorias de cobertura das espécies: D = dominante; I = intermediária; B = baixa abundância; R = rara. Para tamanho das amostras, ver Tabela 3).

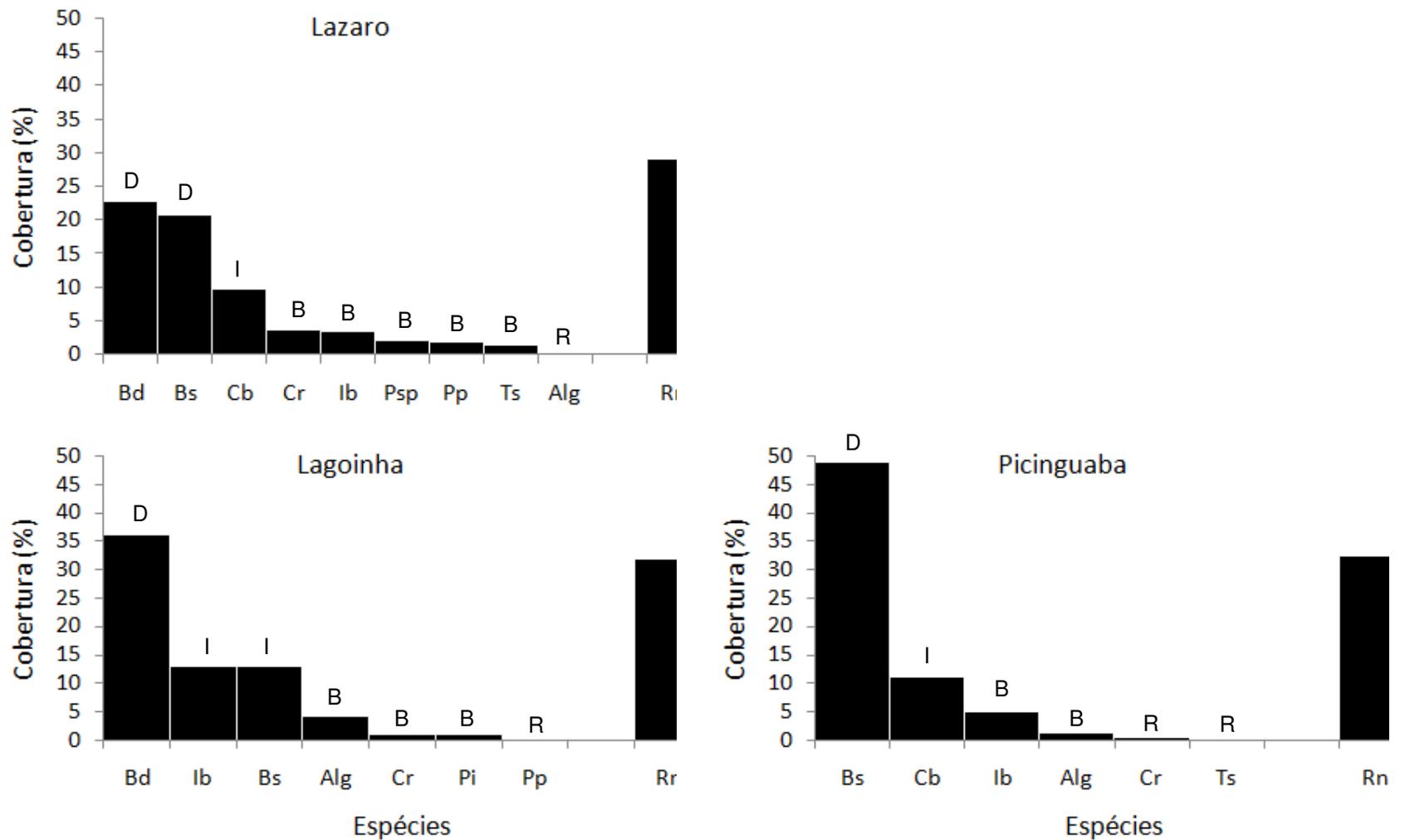


Figura 4 (Continuação) - Porcentagem de cobertura média (não transformada) das espécies do entremarés rochoso em praias do litoral norte de São Paulo em 2007. (Para legenda das espécies das espécies, ver tabela 7. Rn = Rocha nua. As letras em cima das barras indicam as categorias de cobertura das espécies: D = dominante; I = intermediária; B = baixa abundância; R = rara. Para tamanho das amostras, ver Tabela 3).

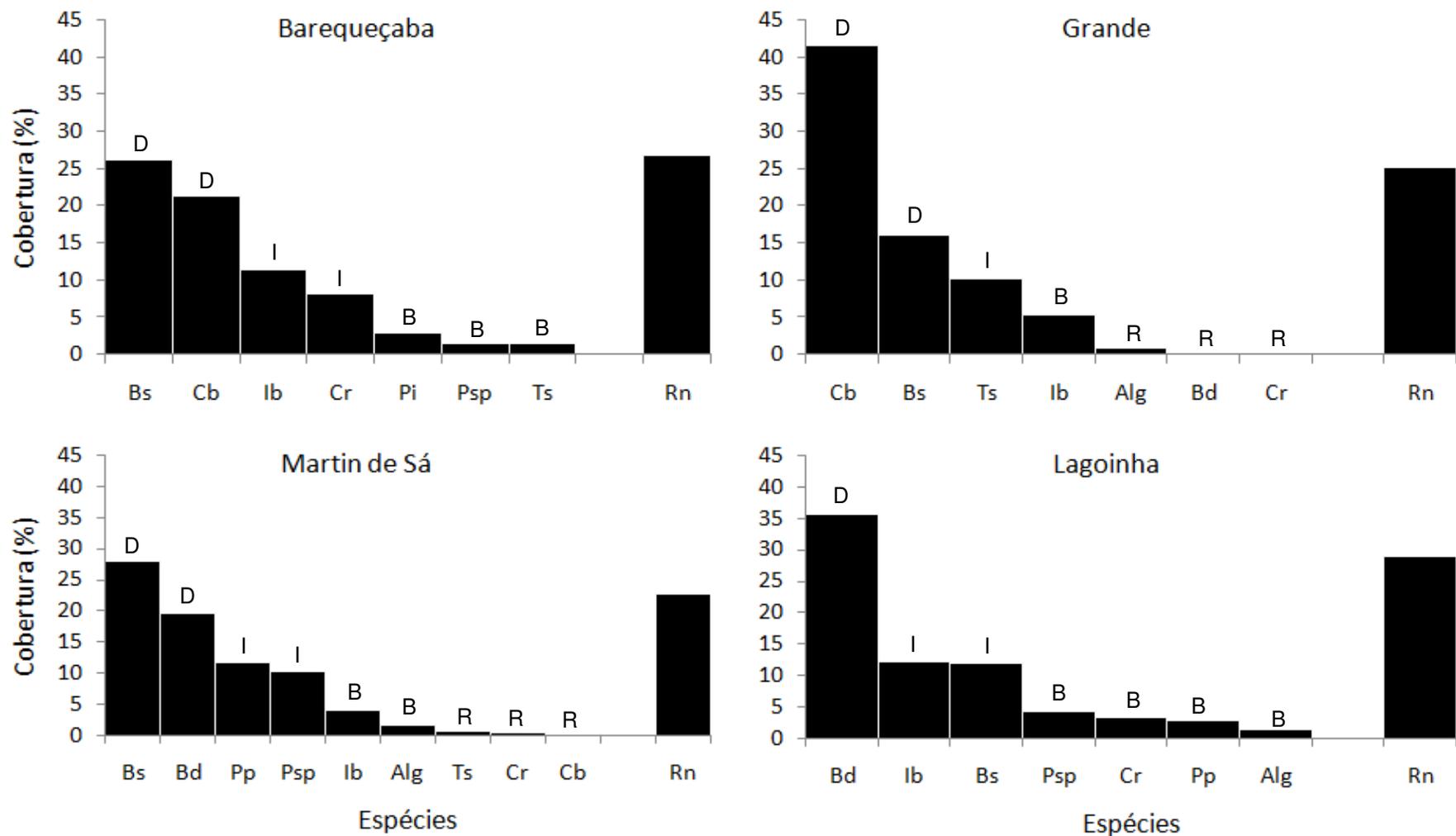


Figura 5 – Porcentagem de cobertura média das espécies do entremarés rochoso em praias do litoral norte de São Paulo em 2008. (Para legenda das espécies das espécies, ver Tabela 7. Rn = Rocha nua. As letras em cima das barras indicam as categorias de cobertura das espécies: D = dominante; I = intermediária; B = baixa abundância; R = rara). Para tamanho das amostras, ver Tabela 4).

(Continua)

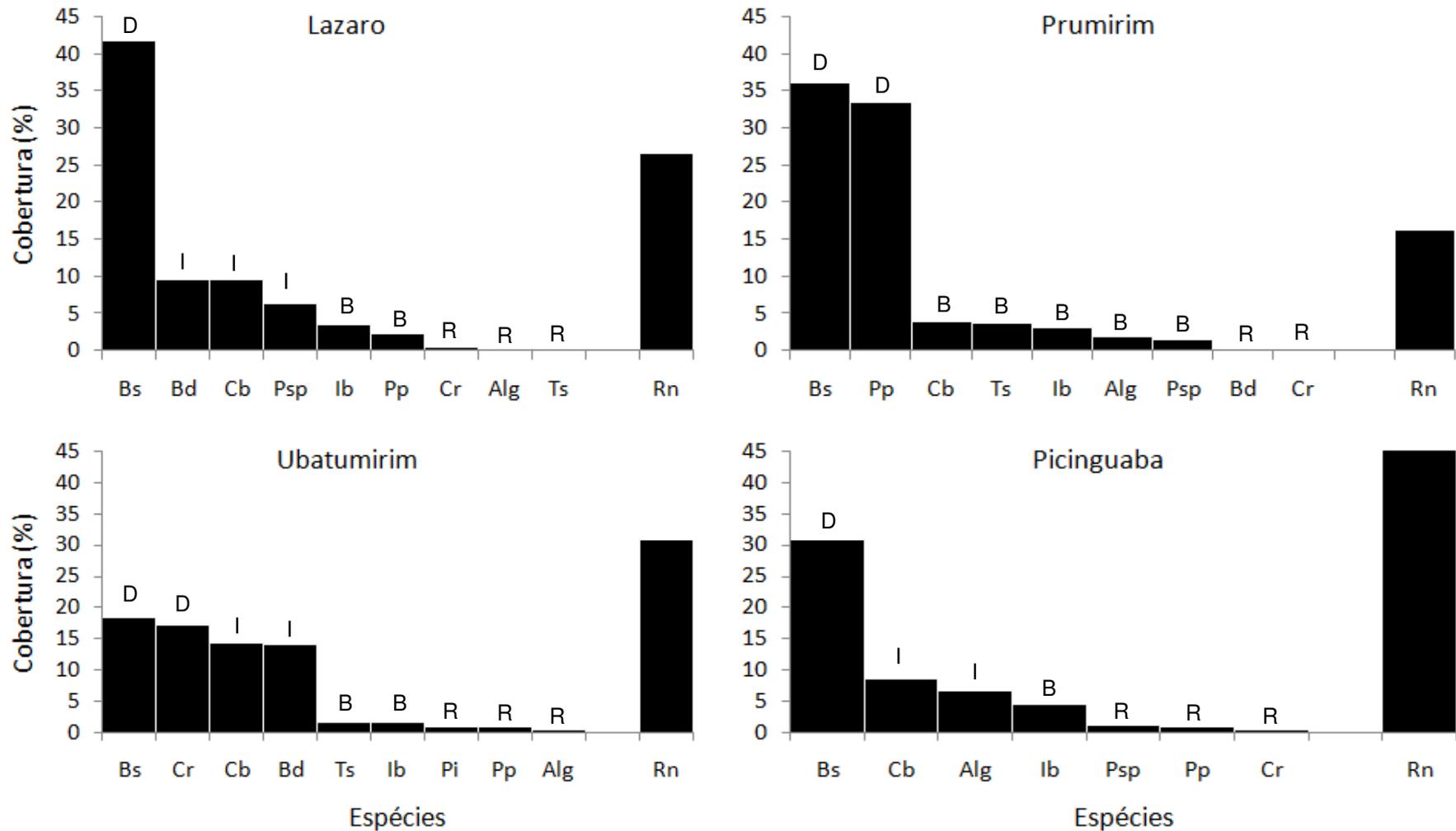


Figura 5 (Continuação) - Porcentagem de cobertura média (não transformada) das espécies do entremarés rochoso em praias do litoral norte de São Paulo em 2008. (Para legenda das espécies das espécies, ver Tabela 7. Rn = Rocha nua. As letras em cima das barras indicam as categorias de cobertura das espécies: D = dominante; I = intermediária; B = baixa abundância; R = rara). Para tamanho das amostras, ver Tabela 4).

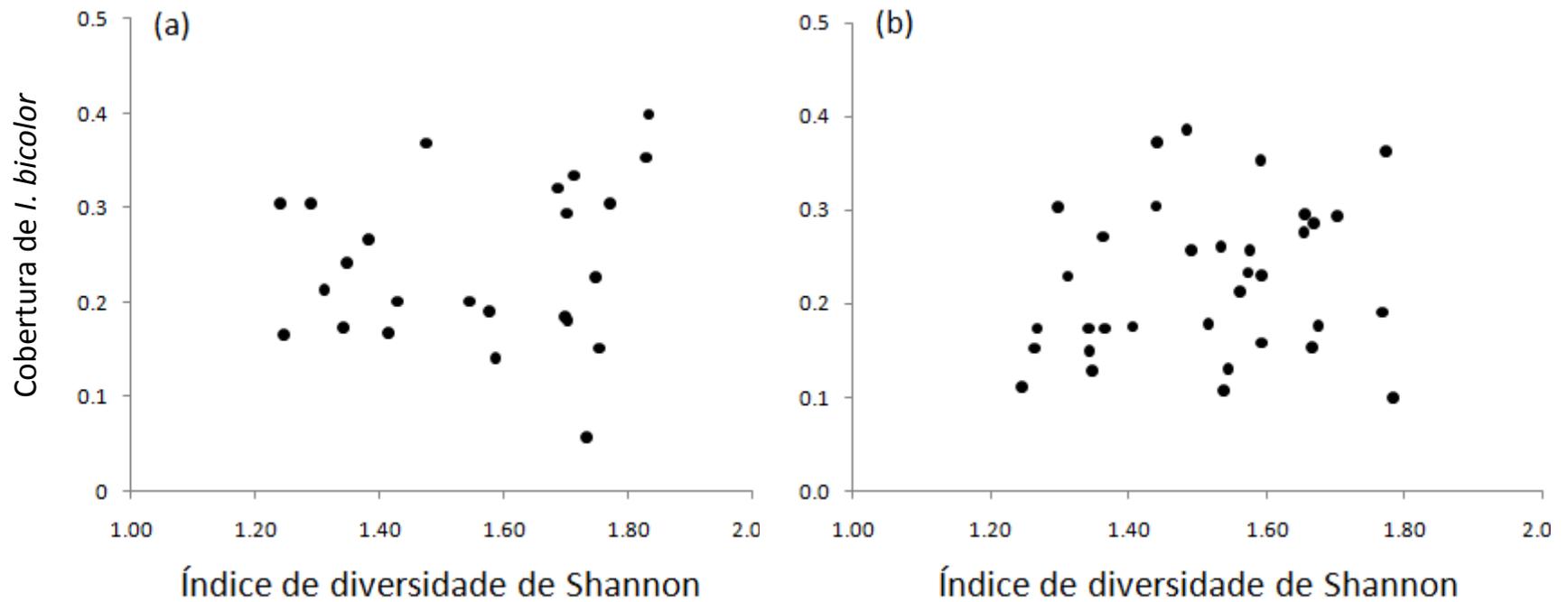


Figura 6 – Diversidade biológica VS porcentagem de cobertura de *Isognomon bicolor* em transectos amostrados no litoral norte de São Paulo em 2007 (a) e 2008 (b). A correlação linear entre essas variáveis não foi significativa. O tamanho da amostra, após remoção de valores extremos, foi de 24 transectos em (a) e de 34 em (b).

## I.7 - Discussão

O bivalve invasor *Isognomon bicolor* já foi registrado em grande parte da costa brasileira, com ocorrência confirmada para os estados do Rio Grande do Norte, Pernambuco, Bahia, Espírito Santo, Rio de Janeiro, São Paulo, Paraná e Santa Catarina (Domaneschi e Martins, 2002 e obs. pessoal). Em escala regional, a espécie também apresenta grande amplitude de distribuição geográfica. Breves-Ramos (2004) documentou sua ocorrência em dez pontos distribuídos ao longo do litoral do estado do Rio de Janeiro. Mais recentemente, Oliveira e Creed (2008) observaram a ocorrência da espécie em 84% (31 de 37) dos pontos coletados dentro da baía da ilha Grande (RJ). *Isognomon bicolor* também ocorre em praias do litoral sul do estado de São Paulo (Jacobucci *et al.*, 2006; obs. pessoal) e já foi documentada na baixada santista (Robles, 2003; obs. pessoal). Para o litoral norte de São Paulo, a ocorrência da espécie foi confirmada em aproximadamente 87% das praias visitadas em 2007 (13 de 15) e em 93% (14 de 15) em 2008. A ampla distribuição geográfica atual de *I. bicolor* está relacionada à sua grande capacidade de dispersão (ver capítulo 2). A espécie não foi considerada organismo dominante em nenhum dos pontos coletados. Apenas nas praias de Barequeçaba e Lagoinha sua presença foi conspícua e sua cobertura intermediária. Nas demais praias, *I. bicolor* foi considerado uma espécie rara ou de baixa abundância frente aos organismos nativos, com porcentagens de cobertura figurando entre as menores já registradas para o bivalve invasor no Brasil.

O clímax de qualquer episódio de invasão ocorre quando a espécie exótica, além de apresentar ampla distribuição geográfica, também atinge grandes densidades nos locais invadidos, tornando-se o organismo dominante ou extremamente conspícuo (Colauti e MacIsaac, 2004). Essa situação já foi documentada para *I. bicolor* em estudos realizados em anos anteriores a 2005. Trabalhos realizados em praias do estado do Rio de Janeiro, nos municípios de Angra dos Reis, (Breves-Ramos, 2004) e de Arraial do Cabo (Rocha, 2002; Breves-Ramos, 2004; Rapagnã,

2004; Fernandes *et al.*, 2004), demonstraram quantitativamente a dominância da espécie, principalmente nas regiões médias e inferiores do entremarés rochoso. Para o litoral do estado de São Paulo a espécie já foi documentada com grande densidade populacional na praia do Obuseiro, município de Guarujá (Robles, 2003), e formando faixas de dominância, com grande porcentagem de cobertura, na praia de Martim de Sá, em Caraguatatuba (Oliveira, 2004; Leite *et al.*, no prelo). A aparente substituição de espécies nativas por bancos mono-específicos de *I.bicolor*, conforme sugerido anteriormente (Rocha, 2002; Roble, 2003; Fernandes *et al.*, 2004) não encontra respaldo no presente trabalho. Os padrões de abundância e zonação observados para as espécies nativas, com predomínio de *Chthamalus bisinuatus* nas porções superiores do entremarés, de *Brachidontes solisianus*, e em alguns casos *B. darwinianus*, em suas porções médias, e a dominância ou a formação de mosaicos, compostos principalmente por *Tetraclita stalactifera*, *Crassostrea rhizophorae*, *Perna perna* e *Phragmatopoma* sp, nas porções inferiores, são semelhantes aos já documentados em diversos estudos realizados no litoral norte de São Paulo antes da observação de grandes bancos de *Isognomon bicolor* (Oliveira Filho e Paula, 1983; Migotto *et al.*, 1993; Lampareli, 1998).

A baixa porcentagem de cobertura atual de *I. bicolor* é apoiada por estudos realizados no litoral do estado do Rio de Janeiro, com dados coletados entre os anos de 2005 e 2007. López (2008), trabalhando em costões de Arraial do Cabo, documentou a ocorrência de um severo evento de mortalidade em massa no final de 2006, com queda significativa na densidade de *I. bicolor*. Na ocasião, os indivíduos mortos (conchas vazias) representaram de 60 a 95% dos organismos coletados. Esse evento também foi registrado por Silva (2008) na praia Vermelha, Rio de Janeiro. A autora observou o início da queda de porcentagem de cobertura da espécie no final de 2006, com os menores valores sendo registrados para no inverno de 2007, exatamente o período do início da amostragem do presente trabalho.

A comparação entre os padrões atuais e históricos de distribuição e cobertura de *I. bicolor* no litoral sudeste do Brasil indica uma regressão em seu processo de invasão. Atualmente, o invasor pode ser considerado em um estágio pré-climax, uma vez que, apesar da ampla distribuição geográfica apresenta agora baixas coberturas nas regiões onde ocorre (Colauti e MacIsaac, 2004). A regressão do processo de invasão, após eventos de mortalidade em massa, já foi documentada para bivalves (Robinson *et al.*, 2007). Após a invasão e manutenção de uma biomassa estimada em oito toneladas na década de 90 na laguna Langebaan, África do Sul (Robinson e Griffiths, 2002), a espécie *Mytilus galloprovincialis* simplesmente desapareceu em meados de 2001, restando apenas conchas vazias no ambiente (Robinson *et al.*, 2007). Em ambos os casos, a mortalidade foi um fenômeno extremamente rápido e, até o momento, sem uma explicação comprovada. O mecanismo causal da mortalidade de *I. bicolor* necessita de estudos futuros para comprovação, entretanto, algumas alternativas são propostas.

A grande variação de temperatura apresentada no período da mortalidade foi descartada por Lopez (2008) como mecanismo causal após a realização de experimentos em laboratório, entretanto, a autora ressalta que o experimento foi realizado com indivíduos que sobreviveram ao evento e, portanto, podem apresentar maior resistência à oscilação de temperatura que a média da população. Condições meteorológicas atípicas em determinado período de tempo, responsáveis por ressacas com alta intensidade e frequência de batimento de ondas, poderiam causar mortalidade devido ao desalojamento de grandes blocos de indivíduos do costão (Paine e Levin, 1996; Nybakken, 1997). Esse cenário também pode ser descartado como mecanismo principal, pois os efeitos da grande mortalidade também foram observados em costões abrigados do batimento de ondas no Rio de Janeiro (López, 2008) e no litoral norte de São Paulo.

O escape de inimigos naturais é considerado uma das principais hipóteses para explicar o sucesso das invasões biológicas (Mack *et al.*, 2000). Tal mecanismo pode ter influenciado no sucesso inicial da invasão de *I. bicolor*, contribuindo para o aumento e manutenção de sua grande

densidade na costa sudeste do Brasil, até o evento de mortalidade em massa. Após as fases iniciais da invasão, as espécies exóticas passam efetivamente a fazer parte da biota local (Heger e Trelp, 2003). Quando isso ocorre, a presença dos invasores pode causar alguns efeitos nessas comunidades (Torchin *et al.*, 2002), tais como: alterações em parâmetros físico-químicos do ambiente, em sua complexidade estrutural ou nas interações entre as espécies da comunidade (Parker *et al.*, 1999; Shea e Cheson, 2002; Wallentinus e Nyberg, 2007). Depois de tornar-se extremamente abundante no entremarés rochoso, o bivalve invasor pode ter passado a compor o repertório alimentar de predadores nativos. Mudança no padrão de seleção de itens alimentares já foi demonstrada para o gastrópode *Stramonita haemastoma* quando sua principal presa, o bivalve *Perna perna*, encontrava-se com baixa abundância. Nessa situação o gastrópode passou a consumir preferencialmente *I. bicolor* (López, 2003). A queda na abundância de *Perna perna* após a invasão de *I. bicolor* e o padrão complementar de abundância quando as duas espécies co-ocorrem já foram documentados em vários costões (Rocha, 2002; Breves-Ramos, 2004; Rapagnã, 2004), entretanto, a rapidez com a qual a mortalidade ocorreu, bem como sua amplitude geográfica, tornam a predação pouco provável como principal mecanismo causal do evento. A capacidade de doenças causadas por parasitas em provocar mortalidade em massa em bivalves (Gulka *et al.*, 1983; Le Gall *et al.*, 1988) e outros invertebrados marinhos (Brady e Scheibling, 2005; Cai *et al.*, 2006) já foi demonstrada, principalmente quando esses se encontravam em grandes adensamentos populacionais. A ação de um parasita poderia ter provocado morte na escala de tempo e espaço observada, entretanto, apesar de totalmente plausível, essa possibilidade precisa ser adequadamente investigada e os possíveis parasitas identificados.

É provável que não exista apenas um mecanismo principal envolvido na mortalidade em massa apresentada por *I. bicolor*, mas sim, uma combinação de condições e fatores que levaram a esse evento. Independente de tais mecanismos, a redução na cobertura provocada pela mortalidade no litoral norte de São Paulo persiste até hoje, mais de dois anos após sua ocorrência,

padrão que se repete nos costões de Arraial de Cabo, no Rio de Janeiro (López 2008). A manutenção desse padrão no tempo é uma característica da fase intermediária do processo de invasão, conhecida como “fase de atraso” (lag phase). Comum a diversas espécies invasoras, essa fase geralmente ocorre após a introdução dos organismos na comunidade recipiente, possuindo dois desfechos possíveis (Mack *et al.*, 2000). No primeiro deles, a população exótica consegue sobreviver para se tornar um invasor bem sucedido. No segundo, a baixa abundância leva à extinção dessas populações ao longo do tempo. No início do processo de invasão, a previsão de qual desfecho resultará do atraso é praticamente impossível (Mack *et al.*, 2000).

A duração da “fase de atraso” é extremamente variável (Rilov *et al.*, 2004), com casos extremos já documentados para bivalves na literatura. A invasão do mexilhão zebra, *Dreissena polymorpha*, na região dos Grandes Lagos, norte dos EUA, apresentou uma “fase de atraso” curtíssima, com a espécie presente em 18 estados do país, além de duas províncias canadenses, em apenas sete anos após sua introdução (Johnson e Padilla, 1996). Por outro lado, *Brachidontes pharaonis*, após invadir o mar Mediterrâneo em 1869, permaneceu como uma espécie rara na costa israelense por mais de 100 anos, período após o qual, apresentou grande explosão populacional e formação de densos bancos, impactando espécies da biota local (Rilov *et al.*, 2004). A própria invasão de *I. bicolor* na costa do país apresentou uma “fase de atraso” inicial relativamente curta. Desde seu primeiro registro de ocorrência, na década de 70, até se tornar uma espécie conspícua no litoral sudeste brasileiro, passaram-se aproximadamente trinta anos. Durante esse intervalo de tempo, a espécie se tornou amplamente distribuída pelo litoral brasileiro, entretanto, passava despercebida como membro da fauna local. Apenas após a observação, ao final da década de 90, de densas populações em praias do litoral norte de São Paulo (Martins, 2000) e do Rio de Janeiro (Rocha, 2002) é que a espécie passou a ser alvo de estudos envolvendo sua biologia e ecologia.

Várias hipóteses já foram sugeridas para explicar a “fase de atraso”, dentre as quais, destacam-se: a baixa quantidade e o arranjo espacial das populações invasoras, os efeitos estocásticos ambientais e demográficos, que são mais severos em pequenas populações e, finalmente, a baixa aptidão ou ausência de variabilidade genética dos invasores. Qualquer uma das hipóteses pode ter contribuído para o curto atraso do início da invasão de *I. bicolor*, entretanto, se a espécie estiver enfrentando uma nova “fase de atraso” no litoral sudeste do Brasil, algumas características de sua biologia e ecologia, descritas durante os estudos da invasão, bem como a análise de seu histórico prévio, permitem uma melhor avaliação dessas hipóteses. Essa nova “fase de atraso” é atípica, pois não provém da evolução primária da invasão, mas sim da regressão de um processo que já atingiu seu clímax, dessa forma, algumas previsões podem ser consideradas a respeito do resultado dessa fase. Esse tipo de reversão não foi encontrado compondo nenhum modelo conceitual na literatura até o presente momento.

A existência de poucas populações extremamente distantes entre si, bem como a ocorrência de efeitos estocásticos, ambientais ou demográficos, não podem ser atribuídas como causas da nova “fase de atraso”. Atualmente, sabe-se que a espécie apresenta muitas populações amplamente distribuídas na costa sudeste do Brasil, principalmente nos litorais do Rio de Janeiro (Breves-Ramos, 2004; Oliveira e Creed, 2008) e São Paulo (presente trabalho). Além disso, a presença de larvas planctotróficas (López, 2008), associada a evidências moleculares de intenso fluxo gênico entre populações distantes (ver capítulo 2), são indícios da alta capacidade de dispersão da espécie e da constante troca de indivíduos entre essas populações, típicas de uma dinâmica metapopulacional.

Os efeitos estocásticos são muito mais severos em populações pequenas (Akçakaya *et al.*, 1999; Frankham, 2005), como as apresentadas atualmente por *I. bicolor*. Apesar de esses efeitos poderem prolongar o atraso atual, dificilmente serão responsáveis pela eventual extinção da espécie na área de estudo. Devido à dinâmica metapopulacional comentada acima, a ocorrência

de eventos que causem a extinção local de algumas populações pode ser seguida por novas migrações e recolonizações a partir das populações restantes. Essa dinâmica pode criar um mosaico móvel de populações, com estabilidade em uma grande escala temporal (Brown e Kodric-Brown, 1977; Hanski, 1989; Ricklefs, 2001). A redução na aptidão e na capacidade de adaptação, causada pela baixa variabilidade genética, também poderia contribuir para a manutenção da nova “fase de atraso”. Em períodos de tempo longos, as chances da extinção de populações locais pouco variáveis aumentam (Frankham, R. 2005; Allendorf e Lundquist, 2003), entretanto, a variabilidade genética de *I. bicolor* continua extremamente alta (ver capítulo 2) mesmo após o período de dois anos do evento de mortalidade em massa. O contínuo aporte de indivíduos de outras regiões, típico de invasões com múltiplos episódios de introdução (Roman e Darling, 2007), pode contribuir para que a espécie mantenha os níveis de variabilidade apesar do gargalo populacional.

Algumas características intrínsecas da espécie também podem influenciar na manutenção e nos resultados da “fase de atraso” atual. A ausência da recuperação dos bancos de *I. bicolor*, apesar da grande porcentagem de rocha nua disponível (Figuras 4 e 5), pode ser explicada, em parte, devido à baixa capacidade de colonização e recrutamento da espécie sobre esse tipo de substrato (Rocha 2002; Moysés, 2005). Em experimentos de sucessão, Rocha (2002) demonstrou que a espécie só ocorreu tardiamente no processo, após um período mínimo de 15 meses. O bivalve invasor necessita principalmente de estruturas em baixo relevo, representadas por fendas, rachaduras ou carapaças vazias de outras espécies, para recrutar de forma mais eficiente (Moysés, 2005). Apesar de baixo, o recrutamento da espécie é constante ao longo de todo o ano (Rocha 2002; Moyses, 2005). Esse padrão de recrutamento é considerado uma estratégia contra catástrofes pontuais (Newell *et al.*, 1982), exatamente como a que causou a mortalidade em massa registrada para o bivalve. Além disso, a estrutura populacional apresentada por *I. bicolor* no Rio de Janeiro é atípica para bivalves, com mais indivíduos adultos que recrutas (Rocha,

2002). Outros autores encontraram resultados semelhantes, apesar de menos evidentes (Breves-Ramos, 2004; López, 2008). Esse padrão de estrutura populacional, associado às baixas taxas de mortalidade estimadas para a espécie antes do evento de mortalidade em massa (Rocha, 2002; López, 2008), pode indicar a ocorrência do que foi chamado “efeito estoque” (Chesson, 1986). Segundo o autor, em populações com essas características, os efeitos demográficos e genéticos do recrutamento constante de indivíduos, mesmo que baixo, podem ser estocados na população devido à longevidade dos adultos; dessa forma, a estabilidade dos bancos da espécie invasora aumenta, dificultando sua extinção.

Nenhuma variação temporal da porcentagem de cobertura de *I. bicolor* foi detectada (Figura 3). No intervalo de tempo analisado as populações do invasor apresentam-se estáveis, entretanto, provavelmente dois anos consecutivos representem uma série temporal curta para que um crescimento demográfico lento, porém contínuo, seja detectado. Se esse for o caso, pode-se considerar que *I. bicolor* possui o potencial para uma nova explosão populacional, a partir da qual pode retornar ao clímax da invasão, com os impactos associados a essa fase (Parker *et al.*, 1999). A relativa estabilidade das populações, o fluxo constante de indivíduos entre elas e a ocorrência de múltiplos episódios de introdução (ver capítulo 2) podem contribuir para esse cenário. Vale à pena ressaltar que a espécie já demonstrou capacidade de crescimento demográfico a partir de baixas abundâncias, fato que, na realidade, já o fez uma vez no litoral sudeste do Brasil. Apenas o monitoramento dessas populações por estudos com uma série temporal mais longa poderão avaliar definitivamente essa situação.

A porcentagem de cobertura de *I. bicolor* variou espacialmente no litoral norte de São Paulo, com os maiores valores, entre 10 e 15%, obtidos para as praias de Barequeçaba, município de São Sebastião, e Lagoinha, município de Ubatuba, tanto em 2007, quanto em 2008. Para as outras praias amostradas, quando a abundância de *I. bicolor* foi suficiente para permitir sua detecção, as porcentagens de cobertura foram consideradas iguais e sempre inferiores a 5%. Em

vista disso, as praias de Barequeçaba e Lagoinha são locais extremamente indicados para futuros estudos de monitoramento das populações dessa espécie no litoral norte de São Paulo. A consistência do padrão de variação espacial nos dois anos estudados sugere a existência de algum fator local, comum às praias acima citadas, atuando na sua estruturação. A inclinação do substrato e o batimento de ondas são fatores importantes na determinação da abundância de *I. bicolor* em costões rochosos. Martins (2000) observou que a espécie foi mais abundante em costões com batimento de ondas moderados e inclinações altas. Resultado semelhante foi obtido por Whorff e colaboradores (1995), que estudando a influência da inclinação do substrato e da intensidade de ondas na variação de uma comunidade de algas e sua fauna associada, verificaram densidades crescentes de *I. bicolor* com o aumento da inclinação do substrato e diminuição da intensidade e batimento de ondas.

Evidências do mecanismo de “resistência biótica” já foram documentadas para a invasão de *I. bicolor*. Esse mecanismo foi proposto por Elton (1958), para explicar o padrão observado de que comunidades ou sistemas com maior diversidade seriam mais resistentes à invasão. Breve-Ramos (2004) encontrou maior cobertura do bivalve em locais onde o índice de diversidade de Shannon foi significativamente menor. O autor ressalta que seus resultados precisam ser interpretados com cautela, pois outros fatores não controlados, como disponibilidade de alimentos e de larvas, padrões de circulação e outros parâmetros físicos do ambiente, também podem influenciar na diferença de cobertura observada. No presente trabalho, entretanto, a tendência de ocupação da espécie em locais com menos diversidade não foi observada (Figura 6), dessa forma, a cobertura da espécie invasora não apresentou relação com a diversidade da fauna local.

A complexa interação de diversos fatores, ambientais e biológicos, atua na determinação dos padrões espaciais e temporais de distribuição e dominância dos organismos, sejam eles nativos ou invasores (Menge, 2000; Shea e Chesson, 2002). Entre os objetivos do estudo da

ecologia da invasão destacam-se a maior capacidade de previsão de futuros episódios, o desenvolvimento de programas mais eficientes de erradicação e controle de invasores e a ampliação de políticas de manejo e conservação de espécies nativas (Parker *et al.*, 1999; Mack *et al.*, 2000; Kolar e Lodge, 2001). O estudo das invasões biológicas é extremamente importante para agregar o conhecimento científico necessário para que tais objetivos sejam alcançados. Nesse sentido, o presente trabalho documenta a regressão do processo de invasão de *I. bicolor*, cujas populações apresentam-se atualmente com ampla distribuição, entretanto, com baixas porcentagens de cobertura no litoral norte de São Paulo. Esse invasor passou da fase de clímax para uma nova fase com características semelhantes às descritas para as etapas intermediárias do processo por diversos modelos atuais (Mack *et al.*, 2000; Heger e Trelp, 2003; Collauti e MacIsaac, 2004; Occhipinti-Ambrogi, 2007). O caso estudado é um exemplo de como as invasões biológicas podem ser dinâmicas no tempo e no espaço, com a possibilidade de haver retrações, expansões e recolonizações, que devem ser incorporadas aos modelos de invasão biológica.

## I.8 - Referências bibliográficas

- Abbott, R.T. 1974. American Seashells. 2<sup>nd</sup>. Ed. Van Nostrand Reinhold, Nova Iorque. 663p.
- Abbott, R.T. Dance, SP. 1983. Compendium of seashells 2<sup>nd</sup>. Ed. E.P. Dutton, Nova Iorque. 410p.
- Allendorf, F.W. Lundquist, LL. 2003. Introduction: population biology, evolution, and control of invasive species. *Conservation Biology*, 17: 24–30.
- Ayres, M. Ayres Junior, M. Ayres, D.L. Santos, AA. 2007. BIOESTAT – Aplicações estatísticas nas áreas das ciências biomédicas. Ong Mamiraua, Belém, PA. 364pp.
- Baillie, J.E.M. Hilton-Taylor, C. Stuart, S.N. (Eds). 2004. IUCN Red list of threatened species – A global species assessment. IUCN Publications Services Unit, Reino Unido. 191pp.
- Brady, S.M. Scheibling, R.P. 2005. Repopulation of the shallow subtidal zone by greensea urchins (*Strongylocentrotus droebrachiensis*) following mass mortality in Nova Scotia, Canada. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 85: 1511-1517.
- Breves-Ramos, A. 2004. Distribuição, abundância relativa e estrutura populacional de *Isogonomon bicolor* (Adams, 1845) no litoral do estado do Rio de Janeiro, Brasil. Dissertação de mestrado, Museu Nacional da Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, RJ. 109pp.
- Brown, J.H. Kodric-Brown, A. 1977. Turnover rates in insular biogeography: effect of immigration on extinction. *Ecology*, 58: 445–449.
- Cai, J. Han, Y. Wang, Z. 2006. Isolation of *Vibrio parahaemolyticus* from abalone (*Haliotis diversicolor supersecta* L.) postlarvae associated with mass mortalities. *Aquaculture*, 257: 161-166.
- Carlton, J.T. 1996. Pattern, process, and prediction in marine invasion ecology. *Biological Conservation*, 78: 97–106.
- Carlton, J.T. Geller, J.B. 1993. Ecological roulette: The global transport of nonindigenous marine organisms. *Science*, 261: 78-82.
- Chesson, P.L. 1986. Environmental variation and the coexistence of species. In: Diamond, J. Case, T. (Eds.) *Community Ecology*. Harper e Row, Nova Iorque. 240-256pp.
- Cheung, S.G. Shin, P.K.S. 2005. Size effects of suspended particles on gill damage in green-lipped mussel *Perna viridis*. *Marine Pollution Bulletin*, 51: 801–110.
- Chu, K.H. Tam, P.F. Fung, C.H. Chen, Q.C. 1997. A biological survey of ballast water in container ships entering Hong Kong. *Hydrobiology*, 352: 201–206.
- Clarke, K.R. Gorley, R.N. 2001. PRIMER: User manual/tutorial. Versão 5.2.4. PRIMER-E Ltda, Plymouth. 91 p.

- Colautti, R.I. MacIsaac, H.J. 2004. A neutral terminology to define 'invasive' species. *Diversity and Distributions*, 10: 135–141.
- Coradin, L. (Coord). 2006. *Espécies Exóticas Invasoras: Situação Brasileira*. Ministério do meio ambiente, Secretaria de biodiversidade e florestas. Brasília: MMA, 24p.
- Coutinho, R. 1995. Avaliação crítica das causas da zonação dos organismos bentônicos em costões rochosos. In: Esteves, F.A. (Ed). *Oecologia Brasiliensis*, Vol. I: Estrutura, funcionamento e manejo de ecossistemas Brasileiros. PPG ecologia, UFRJ, Rio de Janeiro. 259-271pp.
- 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*, 19: 611-627.
- Drake, J.M. Lodge, D.M. 2004. Global hot spots of biological invasions: evaluating options for ballast-water management. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 271: 575–580.
- Elton, C.S. 1956. *The Ecology of Invasions by Animals and Plants*. University of Chicago press, Chicago. 181p.
- Fernandes, C.F. Rapagnã, L.C. Bueno, G.D.B. 2004. Estudo da população do bivalve exótico *Isognomon bicolor* (C.B. Adams, 1845) (Bivalvia, Isognomonidae) na Ponta da Fortaleza em Arraial do Cabo – RJ: In: Silva, JSV. Souza, RCCL. (Org). *Água de Lastro e Bioinvasão*. Ed. Interciência, Rio de Janeiro. 133-141pp.
- Fernández, J. Jiménez, M.P. 2006. Estructura de la comunidad de moluscos y relaciones tróficas en el litoral rocoso del estado Sucre, Venezuela. *Revista de Biología Tropical*, 54: 121-130.
- Frankham, R. 2005. Invasion Biology – resolving the genetic paradox in invasive species. *Heredity*, 94: 385.
- Grosholz, E.D. 2002. Ecological and evolutionary consequences of coastal invasions. *Trends in Ecology and Evolution*, 17: 22-27.
- Gulka, S. Chang, P.W. Marti, K.A. 2006. Prokaryotic infection associated with mass mortality of the sea scallop, *Placopecten magellanicus*. *Journal of Fish Disease*, 6: 255-264.
- Hallegraeaf, G.M. Bolch, C.J. 1991. Transport of toxic dinoflagellate cysts via ships' ballast water. *Marine Pollution Bulletin*, 22: 27-30.
- Hammer, O. Harper, D.A.T. Ryan, P.D. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and analyses. *Paleontologia Electronica*, 4: 9.
- Hanski, I. 1989. Metapopulation dynamics: does it help to have more of the same? *Trends in Ecology and Evolution*, 4: 113–114.
- Heger, T. Trelp, L. 2003. Predicting biological invasions. *Biological Invasions*, 5: 293–312.

Herbert, P.D.N. Wilson, C.C. Murdoc, M.H. Lazar, R. 1991. Demography and ecological impacts of the invading mollusc *Dreissena polymorpha*. Canadian Journal of Zoology, 69: 405-409.

Holland, B.S. 2000. Genetics of marine bioinvasions. Hydrobiology, 420: 63-71.

Introíni, G.O. 2005. Ultra-estrutura dos espermatozóides de *Brachidontes darwinianus*, *B. solisianus* e *Isognomon bicolor* e estudo cromossômico de *B.darwinianus* e *Isognomon bicolor* (Mollusca, Bivalvia). Dissertação de mestrado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP. 72pp.

Jacobucci, G.B. Güth, A.Z. Turra, A. Magalhães, C.A. Denadai, M.R. Chaves, A.M.R. Souza, E.C.F. 2006. Levantamento de Mollusca, Crustacea e Echinodermata associados a *Sargassum* spp. na Ilha da Queimada Pequena, Estação Ecológica dos Tupiniquins, litoral sul do Estado de São Paulo, Brasil. Biota Neotropica, 6 :1-8.

Johnson, L.E. Padilla, D.K. 1996. Geographic spread of exotic species: ecological lessons and opportunities from the invasion of the zebra mussel, *Dreissena polymorpha*. Biological Conservation, 78: 23-33.

Kolar, C.S. Lodge, D.M. 2001. Progress in invasion biology: predicting invaders. Trends in Ecology and Evolution, 16: 199-204.

Krebs, C.J. 1989. Ecological Methodology. Harper & Row, Nova Yorque. 654 pp.

Lampareli, C.C. (Coord.) 1998. Mapeamento dos ecossistemas costeiros do estado de São Paulo. Secretaria do Meio Ambiente – CETESB, São Paulo. 108pp.

Le Gall, G. Chagot, D. Mialhe, E. Grizel, H. 1988. Branchia rickettsiales-like infection associated with a mass mortality of sea scallop *Pecten maximus*. Diseases of Aquatic Organisms, 4: 229-232.

Leite, F.P.P. Migotto, A.E. Duarte, L.F.L. Tiago, C.G. no prelo. Zonação em costões rochosos. Editora da Unicamp. In: Biodiversidade e Ecossistemas Bentônicos Marinhos do Estado de São Paulo, Sudeste do Brasil.

Levinton, J.S. 1996. Marine Biology: Function, Biodiversity, Ecology. Oxford university press, Nova Iorque. 420pp.

Little, C. Kitching, J.A. 1996. The Biology of Rocky Shore (biology of habitats). Oxford university press, Londres. 240pp.

Littler, M.M. Martz, D.R. Littler, D.S. 1983. Effects of recurrent sand deposition on rocky intertidal organisms: importance of substrate heterogeneity in a fluctuating environment. Marine Ecology Progress Series, 11: 129-139.

Lockwood, J.L. Cassey, P. Blackburn, T. 2005. The role of propagule pressure in explaining species invasions. Trends in Ecology and Evolution, 20: 223-228.

López, M.S. 2003. Efecto de la potencial presa exótica *Isognomon bicolor* (1845) sobre la ecología trófica de *Stramonita Haemastoma* (Kool, 1987) em el intermareal rocoso de Arraial do

Cabo, RJ, Brasil Dissertação de mestrado, Universidad Internacional de Andalucía, Baeza, Espanha.

López, M.S. 2008. O bivalve invasor *Isognomon bicolor* (C.B. Adams, 1845) e seu papel nas comunidades de entremarés rochoso na região de ressurgência do Cabo Frio, RJ. Tese de doutorado, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, RJ. 225pp.

Mack, R.N. Simberloff, D. Lonsdale, W.M. Evans, H. Clout, M. Bazzaz, F.A. 2000. Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences and control. *Ecological Applications*, 10: 689-710.

Martins, C.M. 2000. *Isognomon bicolor* (C.B. Adams, 1845) (Bivalvia, Isognomonidae): Ocorrência nova, redescritção e anatomia descritiva e funcional. Tese de doutorado, Universidade de São Paulo, São Paulo, SP. 99p.

Matthews, H.R. Kempf, M. 1970. Moluscos marinhos do norte e nordeste do Brasil. II – Moluscos do arquipélago de Fernando de Noronha. *Arquivos de Ciências do Mar*, 10: 1-53.

Menge, B.A. 2000. Top-down and bottom-up community regulation in marine rock intertidal habitats. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 250: 257-289.

Migoto, A.E. Tiago, C.G. Magalhães, A.R.M. 1993. Malacofauna marinha da região costeira do canal de São Sebastião, SP, Brasil: Gastropoda, Bivalvia, Polyplacophora e Scaphopoda. *Boletim do Instituto Oceanográfico*, 41: 13-27.

Moreno-Forero, S.K. Navas, G.R.S. Solano, O.D. 1998. Cryptobiota associated to dead *Acropora palmata* (Scleractinia: Acroporidae) coral, Isla Grande, Colombian Caribbean. *Revista de Biología Tropical*, 46: 229-236.

Moysés, D.N. 2005. Influência da heterogeneidade do substrato no recrutamento de invertebrados bentônicos e sucessão ecológica do médiolitoral do costão rochoso da ilha do Brandão, angra do Reis, RJ. Dissertação de mestrado, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, RJ. 156pp.

Newell R.I.E. Hilbish, T.J. Koehn, R.K. Newell, C.J. 1982. Temporal variation in the reproductive cycle of *Mytillus edulis* L. from localities on the east coast of the United States. *Biological Bulletin of Marine Biology*, 162: 299-310.

Nybakken, J.W. 1997. *Marine Biology and Ecological Approach*. 3ed. Addison Wesley Logman, Nova Iorque. 481pp.

Occhipinti-Ambrogi, A. 2007. Global change and marine communities: alien species and climate change. *Marine Pollution Bulletin*, 55: 342–352.

Oliveira, A.E.S. Creed, J.C. 2008. Mollusca, Bivalvia, *Isognomon bicolor* (C. B. Adams 1845): distribution extension. *Check List*, 4: 386–388.

Oliveira, D.A. 2004. Distribuição Espacial e Temporal dos Anfípodos Gammarídeos Associados a

Diferentes Substratos Secundários do Costão Rochoso de Praias do Litoral Norte do Estado de São Paulo. Dissertação de mestrado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP. 77pp.

Oliveria Filho, E.C. Paula, E.J. 1983. Aspectos da distribuição vertical e variação sazonal de comunidades da zona das marés em costões rochosos do litoral norte do estado de São Paulo. Publicações do Instituto de Pesquisa da Marinha, 147: 44-71.

Paine R.T. Levin S.A. 1981. Intertidal landscapes: disturbance and the dynamics of pattern. Ecological Monographs, 51:145–178.

Parker, I.M. Simberloff, D. Lonsdale, W.M. Goodell, K. Wonham, M. Kareiva, P.M. Williamson, M.H. Von Holle, B. Moyle, P.B. Byers, J.E. Goldwasser, L. 1999. Impact: toward a framework for understanding the ecological effects of invaders. Biological Invasions, 1: 3–19.

Raffaelli, D. Hawkins, S. 1996. Intertidal Ecology. Chapman & Hall, Londres. 356 pp.

Rapagnã, L.C. 2004. Estudo da estrutura das populações dos bivalves *Isognomon bicolor* (C.B. Adams, 1845), *Perna perna* (Linnaeus, 1758) e *Pinctada imbricata* (Roding, 1798) nos costões rochosos de Arrail do Cabo, RJ, Brasil. Dissertação de mestrado, Universidade Federal Fluminense, Niterói, RJ. 81pp.

Richardson, D.M. Pysek, P. Rejmánek, M. Barbour, M.G. Panetta, F.D. West, C.J. 2000. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions Diversity and Distribution, 6: 93–107.

Ricklefs R.E. 2001. The Economy of Nature, 5ed. WH Freeman and Co, Nova Iorque.

Rilov, G. Benayahu, B. Gasith, A. 2004. Prolonged lag in population outbreak of an invasive mussel: a shifting-habitat model. Biological Invasions, 6: 347–364.

Rios, E.C. 1970. Coastal brazilian seashells. Rio Grande: Fundação Cidade do Rio Grande. Museu Oceanográfico do Rio Grande, 225p.

Rios, E.C. 1994. Seashells of Brazil. 2<sup>nd</sup>. Rio Grande: Fundação Universidade do Rio Grande, 368p.

Robinson, T.B. Griffiths, CL. 2002. Invasion of Langebaan Lagoon, South Africa, by *Mytilus galloprovincialis* — effects on natural communities. African Zoology, 37: 151–158.

Robinson, T.B. Griffiths, C.L. Branch, G.M. Govender, A. 2007. The invasion and subsequent die-off of *Mytilus galloprovincialis* in Langebaan Lagoon, South Africa: effects on natural communities. Marine biology, 152: 225–232.

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, São Paulo, SP. 148pp.

- 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. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, RJ. 87pp.
- Rocha, R.M. Kremer, L.P. 2005. Introduced Ascidians in Paranaguá Bay, Paraná, southern Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 22: 1170-1184.
- Roman, J. Darling, J.A. 2007. Paradox lost: genetic diversity and the success of aquatic invasions. *Trends in Ecology and Evolution*, 22: 454-464.
- Ruiz, G.M. Carlton, J.T. Grosholz, E.D. Hines, AH. 1997. Global invasions of marine and estuarine habitats by non-indigenous species: mechanisms, extent, and consequences. *American Zoologist*, 37: 621-632.
- Sabino, C.M. Villaça, R. 1996. Estudo comparativo de métodos de amostragem de comunidades de costão. *Revista Brasileira de Biologia*, 50: 407 – 419.
- Sax, D.F. Stachowicz, J.J. Gaines, S.D. 2005. *Species Invasions: Insights into Ecology, Evolution, and Biogeography*. 1 ed. Sinauer Associates, Inc. MA. 480pp.
- Schramm, W. Nienhuis, PH. 1996. Marine benthic vegetation. Recent changes and the effects of eutrophication. *Ecological Studies*, 123: 10-41.
- Shea, K. Chesson, P. 2002. Community ecology theory as a framework for biological invasions. *Trends in Ecology and Evolution*, 17: 170-176.
- Silva, M.A.G.F. 2008. Variação temporal da estrutura e das relações interespecíficas na comunidade bentônica invadida por *Isognomon bicolor* (Adams, 1845) (Mollusca:Bivalvia) no costão rochoso da praia vermelha (RJ, Brasil). Dissertação de mestrado, Museu Nacional da Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, RJ. 112pp.
- Simberloff, D. 2000. in: Elton, CS. 2000. *The Ecology of Invasions by Animals and Plants*. University of Chicago press, Chicago. Foreword.
- Simberloff, D. Von Holle B. 1999. Positive interactions of nonindigenous species: Invasional meltdown? *Biological Invasions*, 1: 21-32.
- StatSoft, Inc. 2001. STATISTICA (data analysis software system), version 6.0 [www.statsoft.com](http://www.statsoft.com).
- Stephenson, T.A. Stephenson, A. 1949. The universal features of zonation between tidemarks on rocky coasts. *Journal of Ecology*, 37: 289-305.
- Tavares, M. Mendonça Junior, J.B. 2004. Introdução de crustáceos decápodes exóticos no Brasil: Uma Roleta Ecológica. In: Silva, J.S.V. Souza, R.C.C.L. (Org). *Água de lastro e bioinvasão*. Ed. Interciência, Rio de Janeiro. 59-76pp.
- Temkin, I. 2006 . Bivalvia – a look at the Branches. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 148: 253–312.

- Torchin, M.E. Lafferty, K.D. Kuris, AM. 2002. Parasites and marine invasions. *Parasitology*, 124: 137-151.
- Vilardy, S. Polanía, J. 2002. Mollusc fauna of the mangrove root-fouling community at the Colombian Archipelago of San Andres and Old Providence. *Wetlands ecology and management*, 10: 273–282.
- Villafranca, S. Jiménez, M. 2004. Abundancia y diversidad de moluscos asociados al mejillón verde *Perna viridis* (Bivalvia: Mytilidae) en Guayacán, Edo. Sucre, Venezuela. *Boletino del instituto oceanográfico universidad de Oriente, Cunama*, 43: 65-76.
- Wallentinus, I. Nyberg, C.D. 2007. Introduced marine organisms as habitat modifiers. *Marine Pollution Bulletin*, 55: 323–332.
- Whorff, J.S. Whorff, L.L. Sweet, M.H. 1995. Spatial variation in an algal turf community with respect to substrate slope and wave height. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 14:295-386.
- Williamson, M. 1996. *Biological Invasions*. Chapman & Hall, Londres. 256pp.
- Zacharias, M.A. Roff, J.C. 2000. A hierarchical ecological approach to conserving marine biodiversity. *Conservation Biology*, 14: 1327-1334.
- Zardi, G.I. Nicastro, K.R. McQuaid, C.D. Erlandsson, J. 2007. Sand and wave induced mortality in invasive (*Mytilus galloprovincialis*) and indigenous (*Perna perna*) mussels. *Marine Biology*, 153: 853-858.

## Capítulo II

**Variabilidade e estrutura genética de *Isognomon bicolor* (Bivalvia:Isognomonidae) e *Brachidontes solisianus* (Bivalvia:Mytilidae) em populações do litoral sudeste do Brasil.**

## II.1 - Resumo

Enquanto estudos ecológicos das invasões biológicas são relativamente comuns, menor atenção foi dada a uma abordagem genética do assunto. A caracterização dos padrões de genética populacional de espécies invasoras e nativas é importante para conservação de espécies e para a compreensão de processos biológicos associados às invasões. Nesse sentido, a variabilidade e a estruturação genética do bivalve invasor *Isognomon bicolor* foi avaliada em populações no litoral sudeste do Brasil e comparada com os padrões de variabilidade e estrutura do bivalve nativo *Brachidontes solisianus* utilizando-se o método de isozimas. As estimativas de variabilidade genética para as populações de *I. bicolor* foram tão altas quanto às do bivalve nativo ( $A = 3,46$ ;  $P = 91,1$ ;  $He = 0,418$ ;  $Ho = 0,201$  em *I. bicolor* e  $A = 3,52$ ;  $P = 87,5$ ;  $He = 0,451$ ;  $Ho = 0,270$  em *B. solisianus*). Os coeficientes de endogamia foram altos e significativos ( $f = 0,532$  para *I. bicolor*;  $f = 0,405$  para *B. solisianus*). A ausência de heterozigotos ocorreu em grande parte dos locos polimórficos para ambas as espécies, provavelmente devido a uma combinação de efeito wahlund e endocruzamento. Nenhum desequilíbrio de ligação foi detectado, indicando que cada grupo de amostras era composto por apenas uma espécie. O coeficiente de estruturação genética, apesar de baixo, foi significativo apenas para as populações de *I. bicolor* ( $\theta = 0,023$ ). A distância genética média ( $D = 0,027$  em *I. bicolor*;  $D = 0,008$  em *B. solisianus*) e o número de migrantes por geração ( $Nm = 0,94$  em *I. bicolor*;  $5,07$  em *B. solisianus*) apóiam os resultados de estruturação observados, que indicam a grande capacidade de dispersão de ambas as espécies. Os resultados obtidos para *I. bicolor* são evidências de um processo de invasão constituído de múltiplos eventos de introdução. No período de invasão registrado para *I. bicolor*, as populações encontram-se relativamente estáveis e conectadas entre si, fato que sugere que as chances de extinção dessa espécie na costa brasileira são baixas.

## II.2 - Abstract

While ecological studies of biological invasions are relatively common, less attention has been given to genetic approaches. The knowledge of invasive and native population's genetic patterns is important for conservation and understanding biological processes associated to the invasions. Therefore, the variability and genetic structure of the invasive bivalve *Isognomon bicolor* was evaluated in populations along the southeastern coast of Brazil and compared with the patterns of variability and structure of the native bivalve *Brachidontes solisianus* using allozymes. *I. bicolor* genetic variability were as high as those for the native bivalve ( $A = 3.46$ ,  $P = 91.1$ ,  $H_e = 0.418$ ,  $H_o = 0.201$  for *I. bicolor* and  $A = 3.52$ ,  $P = 87.5$ ,  $H_e = 0.451$ ;  $H_o = 0.270$  for *B. solisianus*). The inbreeding coefficients were high and significant ( $f = 0.532$  for *I. bicolor*;  $f = 0.405$  for *B. solisianus*). The absence of heterozygotes occurred in most of the loci for both species, probably due to a combination of Wahlund effect and inbreeding. No linkage disequilibrium was detected, indicating that each group of samples consisted of only one specie. Genetic structure coefficient, besides being low, it was significant for *I. bicolor* populations ( $\theta = 0.023$ ). The average genetic distance ( $D = 0.027$  in *I. bicolor*,  $D = 0.008$  in *B. solisianus*) and the number of migrants per generation ( $N_m = 0.94$  in *I. bicolor*;  $5.07$  in *B. solisianus*) support the observed population structure, which indicate a wide dispersal hability for both species. The results obtained for *I. bicolor* are evidence of an invasion process with multiple introduction events and populations are relatively stable and connected to each other, which suggests that chances of extinction in brazilian coast are low.

## II.3 - Introdução

A invasão biológica é um processo constituído de estágios suscetivos (Heger e Trelp, 2003; Colautti e MacIsaac, 2004). Apesar da existência de algumas divergências na descrição desses estágios e em suas terminologias, têm-se como consenso a ocorrência de processos que envolvem o transporte e a introdução das espécies exóticas, seu estabelecimento nas comunidades autóctones e o clímax do processo de invasão (Mack *et al.*, 2000; Richardson *et al.*, 2000; Kolar e Lodge, 2001; Heger e Trelp, 2003; Colautti e MacIsaac, 2004; Lockwood *et al.*, 2005). Cada etapa impõe condições restritivas qualitativamente diferentes às espécies invasoras, exigindo resposta em níveis de organização distintos para que a invasão seja bem sucedida.

Espécies invasoras possuem grande potencial para ameaçar sistemas nativos. Seu impacto pode ocorrer de forma direta ou indireta e em diferentes níveis, com efeitos negativos sobre os indivíduos, a dinâmica de suas populações, a organização e estrutura da comunidade recipiente, o funcionamento do ecossistema e, ainda, podem existir efeitos genéticos, provocados por hibridações, alterações de padrões de migração e fluxo gênico ou novas pressões de seleção (Parker *et al.*, 1999). Atualmente, as invasões biológicas são apontadas como o segundo maior agente causador de extinção de espécies do planeta (Wilcove *et al.*, 1998; Ricciardi, 2004), .

Em ecossistemas marinhos e costeiros, devido a características inerentes de conectividade, a dispersão das espécies invasoras é facilitada. Além disso, no ambiente marinho a introdução de espécies através da água de lastro de grandes embarcações é um vetor extremamente eficiente (Carlton e Geller, 1993; Ruiz *et al.*, 1997). O atual volume de comércio marítimo internacional agrava a situação, aumentando a amplitude geográfica de ocorrência e a quantidade de espécies envolvidas na invasão desses sistemas (Carlton e Geller, 1993; Carlton, 1996). De fato, o número de espécies invasoras relatadas cresce de forma acelerada em regiões de portos e seus arredores (Rocha e Kremer, 2005).

Enquanto estudos de aspectos ecológicos das invasões biológicas são relativamente comuns, menor atenção foi dada a uma abordagem genética do assunto (Kolbe *et al.*, 2004). Os padrões de variabilidade e estrutura genética das espécies são atribuídos às interações entre inúmeros fatores, como o tamanho e o histórico de suas populações, seus padrões reprodutivos e de fluxo gênico e suas taxas de mutação e seleção natural (Andrade *et al.*, 2005).

Segundo Sakai e colaboradores (2001) existe um aparente paradoxo envolvendo padrões de diversidade genética e o processo de invasão biológica. Estudos de conservação demonstram que variação genética reduzida limita a habilidade de uma população em se adaptar, além disso, populações de tamanho pequeno apresentam maior risco de extinção (Allendorf e Lundquist, 2003), exatamente o caso em que se encontram muitas populações de espécies exóticas ao serem introduzidas em um novo ambiente. A combinação de efeito fundador e deriva genética pode, em poucas gerações, remover grande quantidade de diversidade genética dessas populações (Hartl e Clark, 1997), diminuindo, ou até mesmo impedindo, sua viabilidade na comunidade recipiente. As invasões biológicas deveriam funcionar como “becos sem saída” evolutivos, entretanto, muitas populações introduzidas tornam-se invasoras (Kolbe *et al.*, 2004).

Em invertebrados marinhos a estruturação populacional ocorrerá principalmente em espécies com menor capacidade de dispersão, característica geralmente associada ao desenvolvimento direto e a reprodução assexuada (Bohonak, 1999). Em organismos com desenvolvimento indireto, a grande capacidade de dispersão das larvas pelágicas pode homogeneizar rapidamente a variação genética e reduzir o grau de diferenciação entre populações (Palumbi, 1994). O tempo de permanência das larvas na coluna d’água é outro aspecto importante da biologia larval. De maneira geral, larvas planctotróficas permanecem por tempo maior quando comparadas a larvas lecitotróficas e, dessa forma, apresentam maior potencial de dispersão e conexão de populações geograficamente distantes. O isolamento geográfico pode

levar a diferenciação genética em resposta a pressões seletivas locais e efeitos de deriva genética (Burton, 1983).

A análise de isozimas é uma técnica objetiva e importante para a compreensão e avaliação de padrões de variabilidade e estrutura genética, fluxo gênico, limite de espécies e hibridação, além de possuir menor custo em relação a outros marcadores moleculares (Van der Bank *et al.*, 2001). Essa técnica é amplamente utilizada em estudos envolvendo bivalves e outros invertebrados marinhos (Beaumont e Pether, 1996; Holland, 2000; Andrade *et al.*, 2003; Dias *et al.*, 2006; José e Solferini, 2007). Os resultados de estudos de isozimas em populações de organismos invasores são variados e não existe, até o presente, um consenso a respeito de como características genéticas influenciam os resultados da invasão (Roman e Darling, 2007). A caracterização da estrutura genética de populações invasoras e nativas é importante por questões de manejo e conservação de espécies e também para a compreensão de processos biológicos associados às invasões. Se populações geneticamente variáveis tendem a se tornar invasores bem sucedidos, dados de estudos de variabilidade e estrutura genética podem ajudar na avaliação do risco e previsão de futuros episódios de invasão. Podem também funcionar como guia na concentração esforços de controle e erradicação de espécies com a maior probabilidade de estabelecimento. Além disso, as invasões biológicas funcionam como modelos únicos e podem contribuir com o entendimento dos processos que atuam na evolução das espécies e suas populações, uma vez que o invasor não compartilha um passado evolutivo com a comunidade invadida. Desta forma, o conhecimento da genética populacional de espécies invasoras e nativas é essencial para o entendimento do significado evolutivo dos eventos de invasão (Holland, 2000).

Um exemplo de invasão bem sucedida na costa sudeste brasileira, atribuída à água de lastro, é o aparecimento de populações do bivalve *Isognomon bicolor* (Martins, 2000; Robles, 2003). Após uma série de erros de identificação, apontados por Domaneschi e Martins (2002), acredita-se que essa é a única espécie do gênero introduzida no Brasil. Atualmente *I. bicolor*

apresenta ampla distribuição pelo litoral do país (Martins, 2000; Breves-Ramos, 2004; Lopez, 2008). Neste contexto, o objetivo geral do presente capítulo é descrever a estrutura e variabilidade genética de 4 populações do invasor *Isognomon bicolor* no litoral sudeste do Brasil. Para avaliar a hipótese de que espécies invasoras geralmente possuem atributos genéticos diferentes de espécies nativas, dados sobre a estrutura e variabilidade genética do bivalve nativo *Brachidontes solisianus* também foram obtidos e usados como parâmetros de comparação.

## II.4 – Objetivos específicos

Caracterizar os padrões de variabilidade e estrutura genética do bivalve invasor *Isognomon bicolor*.

Caracterizar os padrões de variabilidade e estrutura genética do bivalve nativo *Brachidontes solisianus*.

Comparar a variabilidade genética das espécies invasora e nativa.

Confirmar, através de evidências moleculares, a ocorrência de apenas uma espécie do gênero *Isognomon* (*I. bicolor*) na área de estudo.

## **II.5 - Materiais e métodos**

### **II.5.1 – Espécies selecionadas:**

*Brachidontes solisianus* – pertence à família Mytilidae e possui ampla distribuição geográfica na costa leste do continente americano, ocorrendo do México ao Uruguai (Klappenbach, 1965). No Brasil, esse bivalve é nativo e pode ser encontrado formando amplas faixas de dominância na zona entremarés de costões rochosos, principalmente em suas porções médias e superiores (Nalesso, 1988; Tanaka, 2005). *B. solisianus* possui comprimento médio de 1,0 a 1,5 cm, excepcionalmente atingindo 2,0 cm (Nalesso, 1988). A maturação e liberação de gametas ocorrem durante o ano todo, entretanto, para os machos existe um pico de liberação no verão (Avelar e Boleli, 1989). Esta espécie possui larva planctotrófica que, em condições de laboratório, recruta a partir do 23<sup>o</sup> dia (Monteiro-Ribas *et al.*, 2006).

*Isognomon bicolor* – É um bivalve nativo do Mar do Caribe, que pertence à família Isognomonidae. Atualmente, é considerada uma espécie invasora no Brasil e distribui-se amplamente pelo litoral do país, com ocorrência confirmada do Rio grande do Norte a Santa Catarina (Domaneschi e Martins, 2002; Robles, 2003; Lopez, 2008). Esse bivalve pode ser facilmente encontrado na zona entremarés de costões rochoso, ocupando principalmente suas porções médias e inferiores (Breves-Ramos, 2004; Fernandes *et al.*, 2004). O tamanho médio da espécie varia de 2,8 a 3,8 cm (Domaneschi e Martins, 2002; Rocha, 2002), suas larvas são planctóticas (Lopez, 2008) e seus espermatozoides possuem estruturas que aumentam o tempo de viabilidade na coluna d'água (Introíni, 2005). *I. bicolor* apresenta um recrutamento baixo, mas constante ao longo do ano, e aparece apenas tardiamente no processo de sucessão ecológica (Rocha, 2002; Moysés, 2005).

### **II.5.2 - Área de estudo:**

O estudo foi realizado no litoral sudeste do Brasil entre os paralelos 20° 38' e 23° 22' de latitude sul, abrangendo os estados de São Paulo, Rio de Janeiro e Espírito Santo, cobrindo uma distância de aproximadamente 700 km da costa (Figura 7). Nessa escala, o processo oceanográfico mais conspícuo é a corrente do Brasil, que representa o limite oeste da circulação de águas subtropicais do oceano Atlântico (Schmid *et al.*, 1995). Na área de estudo, ocorre a mistura de três importantes massas de água. As águas tropicais são superficiais e quentes, as águas centrais do Atlântico sul (ACAS) são profundas e frias e as águas costeiras possuem menor salinidade, devido ao aporte de água doce de estuários e rios. A mistura dessas massas d'água pode gerar padrões hidrográficos complexos próximos da costa. (Silveira *et al.*, 2000; Sumida *et al.*, 2005).

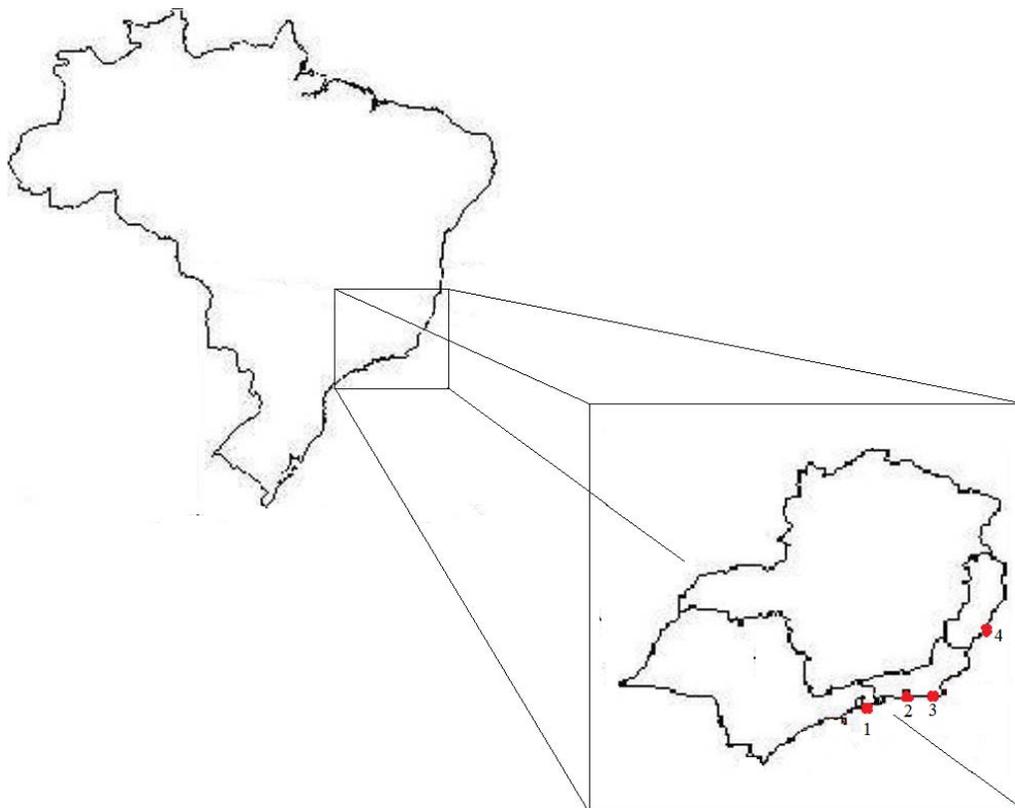


Figura 7 – Pontos de coleta no litoral sudeste do Brasil. (1 – Praia da Fazenda, Ubatuba, SP. 2 – Praia Vermelha, Rio de Janeiro, RJ. 3 - Praia do Forno, Arraial do Cabo, RJ. 4 - Praia do Morro, Guarapará, ES).

As coletas foram realizadas em quatro pontos na área de estudo (Figura 7):

**(1) Praia da Fazenda** (23° 21' 25" S; 44° 51' 55" W) – Localiza-se no Parque Estadual Serra do Mar - Núcleo Picinguaba, município de Ubatuba, São Paulo. Com aproximadamente 3,5km de extensão, possui como limites a Vila de Picinguaba e a praia do Félix. O costão amostrado não recebe impacto direto de ondas, a não ser durante a passagem de frentes frias e condições de ressaca.

**(2) Praia Vermelha** (22° 57' 23" S; 43° 09' 53" W) – Localiza-se na entrada da baía de Guanabara, município do Rio de Janeiro, RJ. Com aproximadamente 275 metros de extensão, forma uma baía semi-fechada delimitada pelos morros da Urca e Babilônia. Essa área está sujeita a níveis moderados de poluição devido à intensa circulação de água no local, que atua diluindo a grande carga de efluentes orgânicos lançados na baía (Mayr e Paranhos, 2000).

**(3) Praia do Forno** (22° 58' 05" S 42° 00' 57" W) – Localiza-se no município de Arraial do Cabo, Rio de Janeiro. As características topográficas, meteorológicas e hidrológicas peculiares da região fazem com que ocorra o fenômeno da ressurgência, caracterizado pela ascensão de águas frias, ricas em nutrientes, de uma profundidade de aproximadamente 300 metros (Carvalho, 2000). A praia do Forno possui 600m de extensão e encontra-se no fundo da enseada do Forno protegida por dois amplos paredões rochosos. Além disso, a entrada de ondas é minimizada devido à presença de duas ilhas próximas (Cabo Frio e dos Porcos). Não há registros de despejo de esgoto nessa área (Breves-Ramos, 2004).

**(4) Praia do Morro** (20°39'42"S; 40°29'41"W) - Localiza-se próxima a região central da cidade de Guaraparí, Espírito Santo. Possui aproximadamente 3 km de extensão e intensa urbanização, sofrendo grande influência antrópica. A praia do Morro é limitada ao sul pelo canal de Guaraparí, do qual recebe grande aporte de água doce, e ao norte pelo Morro da Pescaria e ilha

da Raposa, formações rochosas que protegem o costão rochoso amostrado da ação direta do batimento de ondas.

### **II.5.3 – Procedimento de amostragem:**

As coletas foram realizadas entre os dias 4 e 7 de março de 2008 durante o período de baixamar de sizígia. Nos costões foram selecionadas áreas com inclinação semelhante e topografia homogênea para minimizar efeitos de microambientes sobre as características morfológicas ou genéticas das espécies. Indivíduos de *I. bicolor* e *B. solisianus* foram coletados manualmente e de forma aleatória, perfazendo um total de oito amostras (Tabela 8). Os indivíduos foram mantidos em nitrogênio líquido até a realização da eletroforese de isozimas.

Tabela 8 – Número total de indivíduos (N) em cada amostra

Espécie	Local	Amostra	N
<i>Brachidontes solisianus</i>	Praia da Fazenda, Ubatuba - SP	Bs FZD	34
	Praia Vermelha, Rio de Janeiro - RJ	Bs VRM	34
	Praia do Forno, Arraial do Cabo - RJ	Bs FRN	28
	Praia do Morro, Guarapai - ES	Bs MRR	34
Total	-		130
<i>Isognomon bicolor</i>	Praia da Fazenda, Ubatuba - SP	Ib FZD	28
	Praia Vermelha, Rio de Janeiro - RJ	Ib VRM	33
	Praia do Forno, Arraial do Cabo - RJ	Ib FRN	33
	Praia do Morro, Guarapai - ES	Ib MRR	33
Total	-		127

### **II.5.4 - Eletroforese de isozimas:**

Indivíduos inteiros foram retirados da concha e macerados em 200µl de tampão de extração (0.1M Tris pH 8.0, 0.5% β-mercaptoethanol). Um deles foi marcado com azul de bromofenol para controle da posição das amostras durante corrida. Esses macerados foram absorvidos em tiras de papel filtro (Whatman #3 - 0,3 x 1,0 cm) e aplicados em géis de amido

(Sigma 8,5%). Os géis foram submetidos à corrente elétrica até que o azul de bromofenol atingisse aproximadamente 9 cm do ponto de aplicação. A composição das soluções-tampão e condições da eletroforese estão indicados na Tabela 9. A Tabela 10 contém os sistemas enzimáticos revelados e seus respectivos tampões. Após a eletroforese, os géis foram fatiados e incubados a 37<sup>o</sup> em soluções de coloração, conforme protocolos de Shawn e Prasad (1970) e Ward e Warwick, (1980). Depois de coradas, as fatias foram fixadas em uma mistura de metanol, água e ácido acético (5:5:1). Os géis foram então fotografados e diafanizados em glicerina 5%.

### **II.5.5 - Análise de dados:**

As análises descritas a seguir foram feitas separadamente para as populações de *B. solisianus* e de *I. bicolor*. Quando possível, os resultados foram comparados entre espécies. Todos os cálculos e testes foram realizados utilizando-se os programas: TFPGA 1.3 (Miller, 1997), PAST 1.77 (Hammer *et al.*, 2001), Genetix 4.05 (Belkhir, 2004), Genepop 4.0 (Rousset, 2007b) e MEGA 4 (Tamura *et al.*, 2007).

Tabela 9 – Composição das soluções dos géis e dos eletrodos, tempo de corrida e amperagem da eletroforese.

Tampão	Solução do gel	Solução do eletrodo	Tempo de corrida	Amperagem
Líto-EDTA pH 6,1 (A)	2,4g LiOH 23,6g H <sub>3</sub> BO <sub>3</sub> 4,4 g EDTA 1000ml de água	Solução do gel diluída 1:10	3h	50mA
Tris-citrato pH 8,0 (B)	1,211g de Tris 0,48g de Ác. Cítrico 1000ml de água	Solução do gel diluída 1:25	3h	45mA
Morfolina pH 8,0 (C)	0,42g de Ác. Cítrico N(3aminopropil)-morfolina pH6,1 1000ml de água	Solução do gel diluída 1:20	3h	45mA

Tabela 10 – Sistemas enzimáticos revelados e seus respectivos tampões.

Código (EC)	Sistemas enzimáticos (abreviação)	Tampão
3.4.11.1	Aminopectidase da leucina (LAP)	A
1.1.1.42	Desidrogenase do isocitrato (IDH)	C
1.1.1.37	Desidrogenase do malato (MDH)	C
2.7.5.1	Fosfoglicomutase (PGM)	C
5.3.1.9	Isomerase da fosfoglicose (PGI)	A
5.3.1.8	Isomerase da manose-fosfato (MPI)	B
3.4.-.-	Peptidases leucina-glicina-glicina (PEP)	A
2.6.1.1	Transaminase do glutamato oxaloacetato (GOT)	B

### **II.5.5.1 - Variabilidade genética:**

As frequências gênicas foram determinadas pela leitura direta dos géis. Os alelos foram designados conforme sua mobilidade em relação ao alelo mais comum da espécie para cada loco.

A variabilidade genética de ambas as espécies foi descrita em dois níveis (populações e espécies) através do cálculo dos seguintes estimadores multilocos: número médio de alelos por locos (A), porcentagem de locos polimórficos, com critério de 95% (P), diversidade gênica média (He) e heterozigidade observada média (Ho). Os estimadores de variabilidade para o nível da espécie foram calculados com os dados das populações agrupados. A variabilidade genética foi comparada entre populações da mesma espécie com o teste de Kruskal-Wallis e entre espécies com o teste de Mann-Whitney.

O coeficiente de endogamia ( $F_{IS}$  – Wright, 1978) foi estimado pelo parâmetro  $f$  de Weir e Cockerhan (1984). O  $f$  multilocos foi calculado para cada população e, com os dados das populações agrupados, para o nível da espécie. Seu intervalo de confiança (95%) foi obtido por bootstrap (10.000 randomizações). A comparação entre as populações de uma mesma espécie e entre o nível das espécies foi realizada pela avaliação da sobreposição desses intervalos.

Desvios significativos do equilíbrio de Hardy-Weinberg (EHW) foram detectados com a realização do teste U exato. Esse teste foi realizado por população (multilocos) e para cada loco

polimórfico (multipopulação). A verificação da independência dos genótipos entre diferentes locos foi realizada com o teste G exato de desequilíbrio de ligação. Em ambos os testes, os valores de significância foram ajustados pela correção seqüencial de Bonferroni (Rice, 1989).

#### **II5.5.2 –Estrutura populacional:**

A presença de locos com frequências alélicas heterogêneas entre as populações foi verificada com o teste G exato de diferenciação gênica. A correção seqüencial de Bonferroni (Rice, 1989) foi utilizada nesse teste.

O coeficiente de estruturação genética ( $F_{ST}$  – Wright, 1978) foi estimado com parâmetro  $\theta$  de Weir e Cockerham (1984). Seu intervalo de confiança (95%) foi determinado pelo processo de bootstrap (10.000 randomizações). Quando significativo, o  $\theta$  também foi calculado entre os pares de populações para determinar a existência de padrões consistentes de estruturação genética. A significância das comparações pareadas foi verificada por 10.000 permutações. Como comparações múltiplas aumentam a chance de erro tipo I, foi aplicada a correção seqüencial de Bonferroni (Rice, 1989).

A distância genética (Nei, 1978) foi calculada para cada par de populações. Para demonstrar a relação entre as populações, realizou-se uma análise de agrupamento (UPGMA) baseada nessa medida.

Para avaliar se a distância geográfica entre as populações pode explicar os padrões de estruturação populacional encontrados foi realizado o teste de isolamento por distância (teste de Mantel). A distância entre os pontos foi tomada em linha reta utilizando-se as coordenadas geográficas de cada praia. Quando possível esse teste foi feito para o coeficiente de estruturação ( $\theta$ ) e distância genética (D).

O fluxo gênico entre as populações foi indiretamente estimado pelo método de alelos privados (Barton e Slatkin, 1985), que se baseia no modelo de ilhas de Wright (1931).

## II.6 - Resultados

### II.6.1 - Variabilidade genética:

Os oito sistemas enzimáticos utilizados produziram 14 locos com boa resolução para *I. bicolor* (Got, Idh-1, Lap-1, Lap-2, Mdh-1, Mdh-2, Mpi-1, Pep-1, Pep-2, Pep-3, Pgi-1, Pgi-2, Pgm-1, Pgm-2) e 12 locos para *B. solisianus* (Got, Idh-1, Idh-2, Lap-2, Mdh-1, Mpi-1, Mpi-2, Pep-1, Pep-2, Pgi-1, Pgi-2, Pgm-1). Os anexos 1 e 2 contêm as frequências alélicas por loco e população dessas espécies, respectivamente.

A variabilidade genética de *I. bicolor* foi alta. O número de alelos em suas populações variou de um (Got) a sete (Lap-2). O loco Got foi monomórfico em apenas duas amostras (Ib FRN e Ib MRR) e Mdh-1 em três (Ib VRM, Ib FRN e Ib MRR). O restante dos locos foi polimórfico em todas as populações. A menor diversidade gênica ocorreu na amostra Ib MRR, loco Got (0,000), e a maior na amostra Ib FRN, loco Lap-2 (0,780). A heterozigotidade observada variou de 0,000 (Got em Ib FZD e Ib MRR) até 0,484 (Lap-2 em Ib VRM). As estimativas de variabilidade genética das populações de *I. bicolor* podem ser observadas na Tabela 11. Os níveis de variabilidade não foram significativamente diferentes entre as populações dessa espécie ( $p = 0,986$  para  $A$ ;  $p = 0,741$  para  $H_e$ ;  $p = 0,629$  para  $H_o$ ).

Em *B. solisianus*, a variabilidade genética de também foi alta. O número de alelos em suas populações variou de dois (Got, Idh-2, Mdh-1, Mpi-1 e Pgi-1) a sete (Lap-2). Apenas o loco Got foi monomórfico nas quatro populações. Os demais locos foram polimórficos em todas as populações, exceto por Mdh-1; monomórfico em duas (Bs FZD e Bs MRR). A diversidade gênica variou de 0,029 (Got em Bs MRR) a 0,817 (Lap-2 em Bs FRN). A heterozigotidade observada atingiu de 0,000 (Got em Bs VRM) a 0,618 (Lap-2 em Bs FZD). As estimativas de variabilidade genética das populações de *B. solisianus* encontram-se na Tabela 12. As diferenças

de variabilidade entre essas populações não foram significativas ( $p = 0,804$  para A;  $p = 0,928$  para He;  $p = 0,116$  para Ho).

As estimativas de variabilidade genética no nível das espécies também foram altas para *I. bicolor* e *B. solisianus* (Tabelas 11 e 12), refletindo o padrão geral de suas populações. Não houve diferenças significativas na variabilidade entre a espécie invasora e a nativa quando a comparação foi realizada nesse nível ( $p = 0,554$  para A;  $p = 0,312$  para P;  $p = 0,700$  para He;  $p = 0,110$  para Ho).

Tabela 11 – Atributos genéticos de *I. bicolor* em dois níveis (populações e espécie)

Amostra	A	P	He	Ho	$f$ [I.C. 95%]
Ib FZD	3,50	100,0	0,460	0,207	0,557* [0,408-0,662]
Ib VRM	3,43	92,9	0,409	0,177	0,572* [0,463-0,659]
Ib FRN	3,36	85,7	0,428	0,214	0,505* [0,400-0,575]
Ib MRR	3,57	85,7	0,376	0,205	0,459* [0,330-0,541]
Média	3,46	91,1	0,418	0,201	-
Nível da espécie	4,28	93,0	0,425	0,200	0,532* [0,476-0,580]

A = número médio de alelos/loco; P = Porcentagem de locos polimórficos; He = diversidade gênica média; Ho = heterozigosidade observada média.  $f$  [I.C. 95%] = coeficiente de endogamia e intervalo de confiança; \* = Desvio significativo ( $p < 0,05$ ) do equilíbrio de Hardy-Weinberg. Para legenda das amostras veja tabela 8.

Tabela 12 – Atributos genéticos de *B. solisianus* em dois níveis (populações e espécie)

Amostra	A	P	He	Ho	$f$ [I.C. 95%]
Bs FZD	3,33	83,3	0,480	0,283	0,416* [0,307-0,476]
Bs VRM	3,50	91,7	0,447	0,303	0,326* [0,209-0,427]
Bs FRN	3,67	91,7	0,448	0,308	0,316* [0,199-0,419]
Bs MRR	3,58	83,3	0,429	0,187	0,653* [0,403-0,653]
Média	3,52	87,5	0,451	0,270	-
Nível da espécie	4,08	92,0	0,454	0,270	0,405* [0,344-0,450]

A = número médio de alelos/loco; P = Porcentagem de locos polimórficos; He = diversidade gênica média; Ho = heterozigosidade observada média.  $f$  [I.C. 95%] = coeficiente de endogamia e intervalo de confiança; \* = Desvio significativo ( $p < 0,05$ ) do equilíbrio de Hardy-Weinberg. Para legenda das amostras veja tabela 8.

Os coeficientes de endogamia ( $f$ ) das populações e no nível das espécies foram altos e significativos para *I. bicolor* e *B. solisianus* (Tabelas 11 e 12, respectivamente). As diferenças não foram significativas quando o  $f$  foi comparado entre as populações de uma mesma espécie. Por outro lado, *I. bicolor* apresentou coeficiente de endogamia significativamente maior que *B. solisianus* quando a comparação foi realizada no nível das espécies.

A ausência de equilíbrio de Hardy-Weinberg (EHW) ocorreu em todas as populações das duas espécies (Tabelas 11 e 12). Coeficientes de endogamia positivos associados a valores significativos do teste exato de EHW são fortes evidências da deficiência de heterozigotos. Essa deficiência foi observada em grande parte dos locos polimórficos de ambas as espécies. Para *I. bicolor*, apenas *Idh-1* ( $p = 0,377$ ) e *Mdh-1* ( $p = 0,161$ ) encontraram-se em EHW. Os outros 12 locos polimórficos (86%) apresentaram deficiência de heterozigos. Para *B. solisianus*, apenas *Mdh-1* estava de acordo com as expectativas de EHW ( $p = 0,359$ ). Os 10 locos polimórficos restantes (91%) apresentaram excesso de homozigotos.

Nenhum desequilíbrio de ligação foi detectado em *I. bicolor* e também em *B. solisianus*, dessa forma, os genótipos de diferentes locos foram considerados independentes entre si.

### **II.6.2 – Estrutura populacional:**

As frequências alélicas foram homogêneas entre as populações para a maioria dos locos de *I. bicolor* (10 de 14) e de *B. solisianus* (10 de 12). Para a primeira espécie, apenas os locos *Lap-1*, *Lap-2*, *Mpi-1* e *Pep-3* apresentaram frequências heterogêneas ( $p = 0,000$  para os três primeiros locos e  $p = 0,001$  para *Pep-3*). Para a segunda, apenas *Lap-2* e *Pep-2* possuíam frequências alélicas heterogêneas ( $p = 0,001$  e  $p = 0,002$ , respectivamente).

O coeficiente de estruturação genética das populações de *I. bicolor* foi baixo, entretanto, significativo ( $\theta = 0,023$ ; Intervalo de confiança = 0,011 - 0,040). Os valores de  $\theta$  calculados entre os pares de populações dessa espécie foram significativos apenas entre *Ib FZD* e demais amostras

(Tabela 13). Para o bivalve nativo *B. solisianus* o coeficiente de estruturação genética não diferiu significativamente de zero ( $\theta = 0,002$ ; Intervalo de confiança =  $-0,009 - 0,012$ ).

As distâncias genéticas (D) foram baixas para as populações de ambas as espécies. Para *I. bicolor* a distância média foi 0,027; a maior distância ocorreu entre os pares Ib FZD e Ib MRR (0,061) e a menor entre Ib VRM e Ib FRN (0,011). Para *B. solisianus*, a distância média foi 0,008, com o maior e menor valores entre Bs FZD e Bs MRR (0,014) e Bs FRN e Bs MRR (0,000), respectivamente. As Figuras 8 e 9 mostram os dendogramas (UPGMA) para as populações de *I. bicolor* e *B. solisianus*, respectivamente. Observa-se padrão semelhante para ambas as espécies, com as amostras da praia da Fazenda (Ib FZD e Bs FZD) mais distantes das demais.

O isolamento por distância não explica os padrões de estruturação observados. Para as populações de *B. solisianus*, o coeficiente de estruturação ( $\theta$ ) não foi testado pois não foi significativamente diferente de zero e a distância genética (D) não se correlacionou com a distância geográfica ( $p = 0,495$ ). Para as populações de *I. bicolor*, as correlações entre a distância das praias e os parâmetros  $\theta$  e D também não foram significativas ( $p = 0,165$  e  $p=0,199$ , respectivamente).

O número de migrantes por geração (Nm) entre as populações, estimado pelo método de alelos privados, foi menor (0,94) para *I. bicolor* em comparação com *B. solisianus* (5,07).

Tabela 13 – Valores de  $\theta$  calculados entre pares de populações de *Isognomon bicolor*.

Populações	Ib VRM	Ib FRN	Ib MRR
Ib FZD	0,027*	0,025*	0,069*
Ib VRM	-	0,004	0,015
Ib FRN		-	0,009

\* = significativo ( $p < 0,05$ ). Para legenda das amostras veja Tabela 8.

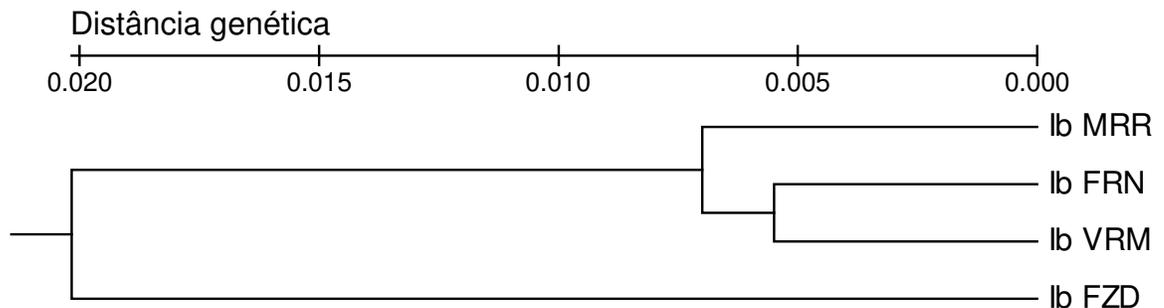


Figura 8 – Análise de agrupamento (UPGMA) baseada na distância genética entre as populações de *I. bicolor*. Para legenda das amostras veja Tabela 8.

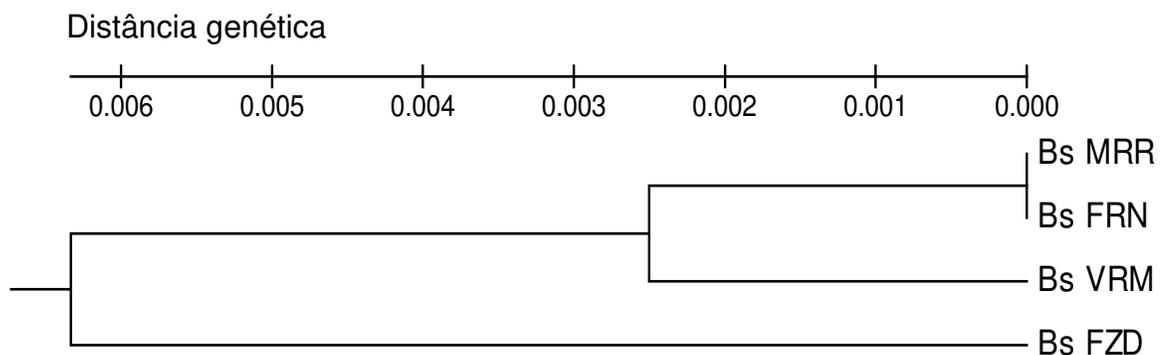


Figura 9 – Análise de agrupamento (UPGMA) baseada na distância genética entre as populações de *B. solisianus*. Para legenda das amostras veja Tabela 8.

## II.7 – Discussão

Alta variabilidade genética é comum em diversos organismos marinhos, dentre os quais, destacam-se os bivalves da região entremarés (Valentine e Ayala, 1976; Beaumont e Zouros, 1991; Russo e Solé-Cava, 1991; Saavedra, 1993; Ayre e Dufty, 1994; Gallardo *et al.*, 1998; Andrade *et al.*, 2003; Dias *et al.*, 2006; José e Solferini, 2007; Vargas *et al.*, 2008). A variabilidade genética estimada para *I. bicolor* e *B. solisianus* foi alta, mesmo considerando-se o padrão de variabilidade normalmente descrito para bivalves (Tabela 14).

Tabela 14 – Descritores de variabilidade genética para diversas espécies de bivalves.

Espécie	A	He	P	Referência
<i>Mytilus edulis</i>	-	0,095	30	Ahmad <i>et al.</i> , 1977
<i>Mytilus galloprovincialis</i>	-	0,180 – 0,300	-	Grant and Cherry, 1985
<i>Aulacomya ater regia</i>	2,31	0,220 – 0,293	-	Blot <i>et al.</i> , 1987
<i>Mytilus desolationis</i>	2,02	0,230 – 0,270	-	Blot <i>et al.</i> , 1987
<i>Ostrea edulis</i>	1,88	0,089	18,2-40,9	Saavedra <i>et al.</i> , 1993
<i>Cerastoderma edule</i>	5,35	0,322	0,86	Beaumont e Pether, 1996
<i>Dreissena polymorpha</i>	2,8	0,750	39,3	Zielinski <i>et al.</i> , 1996
<i>Donax deltoids</i>	3,5	-	72,5	Murray-Jones and Ayre, 1997
<i>Quadrula quadrula</i>	2,06	0,200- 0,270	50–70	Berg <i>et al.</i> , 1998
<i>Venus antique</i>	1,88	0,088	38,5-69,2	Gallardo <i>et al.</i> , 1998
<i>Donax serra</i>	1,73–1,91	0,180 – 0,226	45,5-59,1	Laudien <i>et al.</i> , 2003
<i>Ruditapes philippinarum</i>	6,62	0,324	93,7	Vargas <i>et al.</i> , 2008
<i>Brachidontes solisianus</i>	3,52	0,451	87,5	Presente trabalho
<i>Isognomon bicolor</i>	3,46	0,418	91,1	Presente trabalho

A = número médio de alelos/loco; P = Porcentagem de locos polimórficos; He = diversidade gênica média; Ho = heterozigosidade observada média.

Além de alta, a variabilidade genética não diferiu entre as quatro populações de *I. bicolor*, assim como entre as populações de *B. solisianus*. A heterogeneidade ambiental, característica marcante do entremarés rochoso, pode ser um dos fatores atuando sobre este padrão, uma vez que, sabe-se que alta variabilidade genética é favorecida em ambientes heterogêneos (Powell, 1971). O fato da variabilidade genética no nível das espécies também ser alta e igual entre o

bivalve nativo e o invasor é um resultado interessante. Como as fases iniciais das invasões biológicas representam eventos fundadores, a variabilidade genética de populações recentes deveria ser reduzida (Allendorf e Lundquist, 2003; Frankham, 2005). Além disso, os efeitos da deriva genética, cujo resultado final pode ser a fixação aleatória de alelos com perda extra de variabilidade, são mais severos nessas populações, que geralmente são formadas por um pequeno número de indivíduos (Eckert *et al.*, 1996). O padrão de variabilidade obtido para *I. bicolor* torna-se ainda mais interessante quando se analisa seu histórico populacional recente na costa sudeste do Brasil. Em 2006, essa espécie passou por um sério evento de mortalidade em massa, que foi registrado no litoral do estado do Rio de Janeiro (López, 2008; Silva, 2008) e observado em São Paulo (Capítulo 1). Eventos como estes também representam gargalos populacionais e, assim como o efeito fundador, podem reduzir a variabilidade genética se persistirem por tempo suficiente (Lee, 2002).

No entanto o paradigma da perda de variabilidade associado às invasões vem sendo revisto para organismos do meio aquático (Frankham, 2005; Roman e Darling, 2007). Trabalhos comparando populações nativas e invasoras demonstram que a manutenção dos níveis de variabilidade genética ocorre em diversos taxóons, e em alguns casos, houve até o aumento da variabilidade (Novak e Mack, 1993; Facon *et al.*, 2003; Kolbe *et al.*, 2004; Voisin *et al.*, 2005; Hassan e Bonhomme, 2005). O esforço de introdução aumenta quanto maior a pressão de propágulos da espécie invasora e a frequência dos episódios de introdução, o que pode influenciar positivamente os níveis de variabilidade genética das populações exóticas (Roman, 2006; Malacrida *et al.*, 2007). O aporte de uma grande quantidade de indivíduos aumenta as chances de que as populações recém fundadas contenham amostras representativas da variabilidade genética das populações-fonte (Roman e Darling, 2007). A liberação freqüente de indivíduos minimiza efeitos estocásticos, ambientais e demográficos, prejudiciais em populações de tamanho reduzido e pode atuar na manutenção dos níveis de variabilidade das populações (Lee, 2002; Frankham,

2005). Além disso, a introdução de indivíduos de populações espacialmente separadas, adaptadas às diferentes condições locais, pode transformar diferenças genéticas entre populações em variabilidade genética intrapopulacional (Kolbe *et al.*, 2004). A ocorrência de múltiplos episódios de introdução já foi demonstrada em bivalves (Stepien *et al.*, 2005; Therriault *et al.*, 2005) e outros organismos do entremarés rochoso (Martel *et al.*, 2004; Zardus e Hadfield, 2005; Viard *et al.*, 2006) e é provavelmente um importante mecanismo por trás da alta variabilidade observada pra *Isognomon bicolor*.

Além do esforço de introdução, características biológicas da espécie exótica e de seu histórico de invasão podem favorecer a ocorrência do cenário da manutenção/aumento da variabilidade genética de populações invasoras. Roman e Darling (2007) argumentam, em uma revisão sobre o assunto, que em mais de 80% dos casos estudados em que ocorreu a manutenção ou aumento da variabilidade, a espécie invasora apresentava reprodução exclusivamente sexuada; já em 60% dos casos onde houve redução da variabilidade genética, os organismos reproduziam-se tanto sexuada como assexuadamente. Os autores argumentam que a recombinação genética inerente a reprodução sexuada deve exercer papel fundamental para evitar a perda de alelos e variabilidade. Outra característica comum a muitas espécies invasoras, inclusive *I. bicolor*, que pode ser responsável pela manutenção da variabilidade genética é um ciclo de vida com estágio larval de longa duração (Stepien *et al.*, 2005; Viard *et al.*, 2006). A presença de larvas aumenta a capacidade de dispersão das espécies e da troca de indivíduos entre populações já estabelecidas. Esse fluxo de indivíduos minimiza as chances de extinção da espécie na área invadida e reduz os efeitos de deriva genética nas populações (Hanski, 1989; Harlt e Clark, 1997).

A forma como as espécies atingem novas áreas, ou seja, seu vetor de introdução, também influencia o cenário da manutenção da variabilidade. Nos ambientes marinhos, a água de lastro é um dos principais vetores associado à introdução de espécies (Carlton e Geller, 1993). A grande quantidade de água armazenada em tanques de lastro de navios cargueiros pode conter um

número enorme de organismos ou propágulos viáveis, principalmente de larvas planctônicas (MacIsaac *et al.*, 2002). A liberação dos indivíduos desses navios representa grandes eventos de introdução. Vale resaltar a presença de grandes complexos portuários, que recebem diariamente navios provenientes de todo o mundo, na área de estudo. O volume de comércio internacional atual torna esse tipo de evento cada vez mais freqüente e amplia o esforço de introdução de diversas espécies invasoras pelo mundo.

A variabilidade genética para populações caribenhas de *I. bicolor*, de onde a espécie é nativa, é desconhecida até o presente momento, assim, não se pode saber se a variabilidade genética das populações invasoras de *I. bicolor* aumentou, diminuiu ou permaneceu igual em relação às populações nativas. Entretanto, as populações de *I. bicolor* amostradas apresentaram variabilidade genética extremamente alta e compatível com a variabilidade de uma espécie nativa, dessa forma, a hipótese da manutenção ou aumento da variabilidade é mais parcimoniosa do que a da perda em relação a uma população fonte extremamente variável. A biologia de *I. bicolor*, com reprodução sexuada e presença de larvas planctotróficas, e seu provável vetor de introdução no Brasil, por água de lastro, estão de acordo com as idéias mais recentes sobre como a variabilidade genética de espécies invasoras é afetada durante o processo de invasão. Futuros estudos, comparando populações brasileiras às do mar do Caribe são necessários para essa questão seja definitivamente solucionada.

As populações de ambas as espécies apresentaram coeficientes de endogamia altos e desvios significativos do equilíbrio de Hardy-Weinberg (EHW), indicando considerável deficiência de heterozigotos (Tabelas 11 e 12). O excesso de homozigotos é um padrão comum em populações de invertebrados marinhos (Burton, 1983; Andrade *et al.*, 2005; José e Solferini, 2006), principalmente para o grupo dos bivalves (Zouros and Foltz, 1984; Gallardo *et al.*, 1998). Apesar de conhecido há algum tempo, tal padrão e suas causas ainda estão em discussão. Existem diversas hipóteses para explicar a deficiência de heterozigotos, entre elas destacam-se fenômenos

naturais como: (I) presença de alelos nulos, (II) aneuploidia, (III) seleção natural, (IV) endocruzamentos e (V) efeito Wahlund, além de artefatos associados à técnica, como erros de leitura. (Zouros and Foltz, 1984; Andrade *et al.*, 2005; Vargas *et al.*, 2008).

É impossível que erros de leitura, provocados pela baixa resolução dos géis, sejam a causa da deficiência de heterozigotos observada. No presente trabalho, foram utilizados apenas locos com padrão claro de bandas nos géis, além disso, a deficiência foi observada inclusive em locos contendo poucos alelos e que eram de interpretação extremamente fácil (ex.: Idh-1 para *B. solisianus* e Got para *I. bicolor*).

Alelos nulos já foram observados em bivalves (Mallet *et al.*, 1985) e são produzidos por mutações que não codificam proteínas funcionais. Indivíduos heterozigotos, podem ser confundidos com indivíduos homozigotos, pois apenas um dos alelos forma banda no gel (Beaumont e Pether, 1996). Em casos descritos na literatura, alelos nulos ocorrem em baixas frequências (Plutchak *et al.*, 2006) e são explicações mais prováveis se a deficiência limita-se a poucos locos (Rio-Portilla e Beaumont, 2000), condição oposta ao resultado obtido para ambas as espécies. Além disso, não foi detectada a presença de nenhum homozigoto nulo nos 12 locos revelados para *B. solisianus* e nos 14 para *I. bicolor*.

Aneuploidia é a perda ou inativação de cromossomos inteiros dos pares de homólogos (Beaumont e Pether, 1996), dessa forma, pode haver confusão de heterozigotos com homozigotos de forma semelhante à descrita acima. Aneuploidia é comum quando apenas um tipo de tecido (ex.: brânquias) é utilizado nas análises (David, 1998), entretanto, no presente estudo foram macerados indivíduos inteiros para a obtenção das isozimas. Além disso, Zouros e colaboradores (1996) demonstraram que esse mecanismo não pode ser o responsável quando os desvios do EHW ocorrem em grande número de locos, justamente o padrão observado para ambas as espécies.

Evidências de seleção atuando em locos enzimáticos já foram documentadas para moluscos de costão rochoso (Andrade *et al.*, 2005; José e Solferini, 2006). Também existem evidências de seleção contra heterozigotos para o bivalve *Mytilus edulis* em laboratório (Mallet, 1985; Beaumont, 1991). Apesar disso, a seleção natural é um fenômeno que afeta locos específicos, portanto, dificilmente poderia ser o principal mecanismo responsável pela deficiência de heterozigotos do presente trabalho. Além disso, pode haver perda de variabilidade genética se a seleção atua sistematicamente contra heterozigotos, refletindo em locos com menor heterozigosidade média (Beaumont e Pether, 1996), entretanto, no presente trabalho os locos com deficiência de heterozigotos são geneticamente mais variáveis ( $H_e = 0,619$  para *B. solisianus* e  $0,537$  para *I. bicolor*) que os demais ( $H_e = 0,309$  para *B. solisianus* e  $0,260$  para *I. bicolor*).

Algumas características das espécies deste trabalho tornam a hipótese de cruzamento entre indivíduos aparentados (endocruzamento) menos provável como explicação para a deficiência de heterozigotos. Ambas possuem fecundação externa, com a liberação dos gametas diretamente na coluna d'água (Introíni, 2005). Tal fato amplia as chances de cruzamentos ao acaso dentro das populações. Além disso, a presença de estágio larval pelágico (Monteiro-Ribas *et al.*, 2006; Lopez, 2008), com grande capacidade de dispersão, pode diluir em poucas gerações os efeitos locais causados pela endogamia (Andrade *et al.*, 2003). Apesar disso, o endocruzamento não pode ser totalmente descartado como mecanismo da deficiência observada. Vargas e colaboradores (2008) obtiveram níveis de deficiência semelhantes aos deste trabalho com o bivalve *Ruditapes philippinarum*, também com fecundação externa, e especulam que, se os gametas liberados permanecem unidos em “lotes” antes da fecundação, as chances de endogamia aumentam. Plutchak e colaboradores (2006), trabalhando com *Crepidula onyx*, um gastrópode que possui larvas planctônicas, argumentam que existe a possibilidade de que grupos de larvas aparentadas recrutem em conjunto, aumentando as chances de haver endocruzamento nas próximas gerações, entretanto, admitem que essa hipótese precisa ser melhor examinada e testada

em trabalhos futuros. No presente trabalho não existem evidências que sejam categóricas na exclusão do endocruzamento como um dos mecanismos da perda de heterozigotos.

O efeito Wahlund é resultado da combinação de indivíduos provenientes de grupos geneticamente distintos em uma mesma amostra (Gaffney *et al.*, 1990). A mistura de populações espacialmente separadas, com frequências alélicas heterogêneas, pode causar tal efeito. No presente trabalho poucos locos apresentaram distribuição alélica heterogênea entre as populações (2 de 12 para *B. solisianus* e 4 de 14 para *I. bicolor*). Além disso, grande deficiência de heterozigotos foi constatada em locos para os quais as populações possuem frequências alélicas homogêneas, como Idh-1 e Pep-1 para *B. solisianus* e Pep-1, Pep-2 e Pgi-1 para *I. bicolor*. A heterogeneidade espacial das frequências alélicas pode ter contribuído para a deficiência de heterozigotos, mas não a explica completamente.

Também pode ocorrer efeito Wahlund temporal (Gaffney *et al.*, 1990). Tracey e colaboradores (1975), trabalhando com o bivalve *Mytilus californianus*, discutem que a formação de pequenos grupos reprodutivos pode dividir uma população em subpopulações geneticamente diferenciadas e sugerem a assincronia no período de desova como mecanismo capaz de gerar tais grupos. José e Solferini (2006), trabalhando com populações do gastrópode *Colisela subrogosa* em costões rochosos do litoral brasileiro, obtiveram desvios do EWH semelhantes aos do presente trabalho e argumentam que a estruturação espacial e temporal das populações, proveniente de processos agindo em pequena escala, poderia induzir a formação temporária de grupos reprodutivos e explicar a deficiência de heterozigotos observada. A ocorrência desses grupos poderia explicar os resultados obtidos para *B. solisianus* e *I. bicolor*, entretanto, não existem evidências comprovando essa hipótese, além disso, a formação e manutenção de tais grupos é pouco provável em organismos com desenvolvimento larval planctônico e liberação de gametas na coluna d'água.

A mistura de indivíduos provenientes de diferentes coortes, com frequências alélicas heterogêneas, também pode causar efeito Wahlund temporal (Laudien, 2003). A distribuição de alelos, apesar de homogênea entre as subpopulações, pode não ser homogênea dentro delas. As amostras podem ser compostas por proporções semelhantes de indivíduos de diferentes coortes. A amostragem em apenas um período e a ausência de dados que permita avaliar a qual coorte os indivíduos amostrados pertenciam encerram a possibilidade de demonstração dessa hipótese. Provavelmente a atuação em conjunto de mais de um dos mecanismos descritos acima, principalmente efeito Wahlund e endogamia, contribuíram para o padrão de deficiência observado.

A deficiência de heterozigotos também pode ser provocada pela mistura de diferentes espécies em uma mesma amostra (Raymond *et al.*, 1997), entretanto, tal mistura também causaria desequilíbrio de ligação entre genótipos de diferentes locos (Hartl & Clark, 1997). Até meados dos anos 90, acreditava-se que outras espécies do gênero *Isognomon* ocorriam no Brasil (Matthews e Kempf, 1970; Rios, 1970; Abbott e Dance, 1983; Rios, 1994). Através de análises morfológicas, Domaneschi e Martins (2002) demonstraram que a única espécie que ocorre no país é *I. bicolor* e que esta vinha sendo sistematicamente confundida com outras espécies do gênero. A ausência de desequilíbrio de ligação é uma evidência molecular que descarta a ocorrência de mais de uma espécie do gênero *Isognomon* na área de estudo, apoiando de forma independente os resultados de Domaneschi e Martins (2002).

Os padrões de estruturação genética de espécies marinhas estão associados principalmente ao seu modo de desenvolvimento (Watts *et al.*, 1990; Kyle e Boulding, 2000; Duran *et al.*, 2004; Whitaker, 2006). Espécies que apresentam larvas meroplanctônicas possuem maior capacidade de dispersão geográfica e, conseqüentemente, menor grau de diferenciação entre populações do que organismos com desenvolvimento direto (Bohonak, 1999). Também é esperado que populações invasoras, mais recentes e que sofreram eventos fundadores, apresentem maior grau

de estruturação genética quando comparadas a populações de organismos nativos. A estruturação genética significativa, porém baixa, de *I. bicolor* ( $\theta = 0,023$ ; IC = 0,008 - 0,040) indica que suas populações estão conectadas, com constante troca de indivíduos entre elas. Quando o coeficiente de estruturação foi calculado entre os pares de populações de *I. bicolor*, apenas a amostra da praia da Fazenda, em São Paulo, apresentou-se diferente das demais. De fato, ao se retirar essa população das análises, a estruturação populacional que já baixa desapareceu completamente ( $\theta = 0,009$ ; IC = -0,005 - 0,023). Esse resultado é preocupante no caso de *I. bicolor* pois significa estabilidade de suas populações e diminuição do risco de extinção, mesmo com o evento de mortalidade em massa observado recentemente (capítulo 1). Os níveis de estruturação genética encontrados para *I. bicolor* e *B. solisianus* são comuns para outros bivalves marinhos que também possuem larvas planctotróficas (Beaumont e Pether, 1996; Murray-Jones e Ayre, 1997; Laudien *et al.*, 2003; Zahan *et al.*, 2009). As distâncias genéticas (D) calculadas para as populações de ambas as espécies corroboram os resultados discutidos acima. Os valores médios de D para *I. bicolor* e *B. solisianus* são baixos (0,027 e 0,008, respectivamente) e, segundo Laudien e colaboradores (2003), estão dentro dos limites de populações coespecíficas. A ausência ou baixa estruturação genética é indício de fluxo gênico entre populações geograficamente distantes. A maior distância entre amostras no presente trabalho foi de aproximadamente 700 km, fato que, demonstra o grande potencial de dispersão do invasor *I. bicolor* e também de *B. solisianus*.

As larvas de ambas as espécies devem permanecer no plâncton por tempo suficiente para haver troca de indivíduos entre as populações. Saavedra e colaboradores (1993) argumentam que o tempo de permanência das larvas de *Ostrea edulis* no plâncton, de 10 a 14 dias, é suficiente para que exista fluxo considerável entre populações localizadas na costa europeia do Atlântico norte e no mar Mediterrâneo. Em condições de laboratório, larvas de *B. solisianus* recrutaram a partir do 23º dia (Monteiro-Ribas *et al.*, 2006), portanto, a amplitude geográfica do presente trabalho pode

ser considerada pequena frente ao potencial de dispersão dessa espécie nativa. Não foram encontradas informações sobre o tempo de permanência das larvas de *I. bicolor* no plâncton, mas, pelos resultados aqui obtidos, acredita-se que seja semelhante ao do bivalve nativo. De forma alternativa, o transporte de indivíduos adultos incrustados em cascos de navios pode explicar os padrões de estruturação genética observados para *I. bicolor*. Dias e colaboradores (2006) constataram baixa estruturação genética em populações distantes de *Symplegma rubra*, uma ascídia colonial cujas larvas permanecem apenas algumas horas no plâncton, e atribuíram esse padrão à dispersão de adultos incrustados em cascos de navios ou outros substratos consolidados a deriva no mar (“Rafting”). A pequena diferença nos níveis de estruturação genética observada entre *I. bicolor* e *B. solisianus* pode estar relacionada ao menor tamanho das populações do bivalve invasor em relação ao nativo (capítulo 1), ao tempo de permanência das larvas dessas espécies no plâncton ou ao diferente número de migrantes entre as populações dessas espécies.

A ausência de alelos raros nas populações mais externas da área estudada é um indício de que o fluxo de indivíduos na área de estudo ocorre de forma bidirecional (Beaumont e Pether, 1996), apesar da influência da corrente do Brasil (de norte para sul). A migração de larvas no sentido oposto ao dessa corrente pode ocorrer devido à dispersão secundária de indivíduos e larvas, provavelmente por água de lastro ou incrustação em cascos de navios. Essa hipótese é plausível pela localização das populações amostradas entre os grandes terminais portuários de Santos e Vitória. De fato a região sul-sudeste do Brasil já foi considerada um dos “hot-spots” para invasões mediadas por água de lastro (Drake e Lodge, 2004), fato que demonstra o grande tráfego de navios nessa área.

As estimativas indiretas de fluxo gênico são, em muitos casos, a única alternativa viável para se determinar a quantidade de indivíduos trocados entre populações (Laudien *et al.*, 2003). As estimativas de migração, obtidas pelo método dos alelos privados, se ajustam bem aos resultados de estruturação genética obtidos para ambas as espécies. Segundo Slatkin (1987), um

valor entre 1 e 5 migrantes por geração ( $N_m$ ) é o suficiente para evitar grande diferenciação entre populações. A baixa, mas significativa, estruturação apresentada por *I. bicolor* pode estar associada ao seu número médio de 0,94 de migrantes por geração. Já a quantidade de migrantes trocados entre as populações de *B. solisianus* ( $N_m = 5,07$ ) seria suficiente para garantir a ausência de estruturação genética observada. Baseado nos resultados de diferenciação populacional, o sudeste brasileiro pode ser tratado como uma grande unidade populacional para *B. solisianus*. Para *I. bicolor*, as populações amostradas nos estados do Rio de Janeiro e Espírito Santo estão um pouco mais propensas a trocar indivíduos entre si do que com a população de São Paulo, sugerindo uma pequena diferenciação entre a porção norte e sul da área de estudo. Essa conclusão, no entanto, deve ser tomada com cautela e estudos adicionais, envolvendo uma área geográfica maior do litoral sudeste, com diferentes marcadores moleculares e métodos diretos de estimativa de fluxo larval, devem ser feitos para apoiá-la.

A baixa estruturação e alta variabilidade genética, semelhante ao padrão de uma espécie nativa, das populações do invasor *I. bicolor* é surpreendente, principalmente por sua ocupação relativamente recente da costa sudeste do país. Esse padrão emerge devido à ocorrência de múltiplos episódios de introdução associados à grande capacidade de dispersão da espécie. Essas características são preocupantes no caso de uma espécie invasora pois significam grande capacidade de adaptação e estabilidade de suas populações, fato que, torna a extinção dessa espécie pouco provável na costa sudeste do Brasil. Os resultados apresentados e discutidos para os padrões de variabilidade e estrutura populacional genética são inéditos para o estudo da invasão de *Isognomon bicolor* no Brasil. O presente trabalho iniciou os estudos envolvendo a genética populacional dessa espécie invasora e sugere o monitoramento contínuo desses padrões, principalmente para a avaliação dos efeitos do evento de mortalidade em massa nas características genéticas desse invasor. Tal monitoramento pode trazer dados teóricos extremamente relevantes para a genética populacional e ecologia de espécies invasoras.

## II.8 - Referências bibliográficas

- Abbott, R.T. Dance, S.P. 1983. Compendium of seashells 2<sup>nd</sup>. Ed. E.P. Dutton, Nova Iorque. 410p.
- Ahmad, M. Skibinski, D.O.F. Beardmore, J.A. 1977. An estimate of the amount of genetic variation in the common mussel *Mytilus edulis*. *Biochemical Genetics*, 15: 833–846.
- Allendorf, F.W. Lundquist, L.L. 2003. Introduction: population biology, evolution, and control of invasive species. *Conservation Biology*, 17: 24–30.
- Andrade, S.C.S. Magalhães, C.A. Solferini, V.N. 2003. Patterns of genetic variability in Brazilian Littorinids (Mollusca): a macrogeographic approach. *Journal of Zoological Systematic and Evolutionary Research*, 41: 249-255.
- Andrade, S.C.S. Medeiros, H.F. Solferini, V.N. 2005. Homogeneity test of Hardy-Weinberg deviations in Brazilian littorinids: evidence for selection? *Journal of Molluscan Studies*, 71: 167–174.
- Ayre, D.J. Dufty, S. 1994. Evidence for restricted gene flow in the viviparous coral *Seriatopora hystrix* on Australia's great barrier reef. *Evolution*, 48: 1183-1201.
- Beaumont, A.R. 1991. Genetic studies of laboratory reared mussels, *Mytilus edulis*: heterozygote deficiencies, heterozygosity and growth. *Biological Journal of the Linnean Society*, 44: 273-285.
- Beaumont, A.R. Pether, S.M.J. 1996. Allozyme variation and gene flow between cockle *Cerastoderma edule* populations in southern United Kingdom. *Fisheries Research*, 28: 263-275.
- Beaumont, A.R. Zouros, E. 1991. Genetics of scallops. *Developments in Aquaculture and Fisheries Science*, 21: 585-623.
- Belkhir, K. Borsa, P. Chikhi, L. Raufaste, N. Bonhomme, F. 1996–2004. GENETIX 4.05, logiciel sous Windows<sup>TM</sup> pour la genétique des populations. Laboratoire Genome, Populations, Interactions, CNRS UMR 5000, Université de Montpellier II, Montpellier (France). <http://www.genetix.univ-montp2.fr/genetix/genetix.htm>.
- Berg, D.J. Cantonwine, E.G. Hoeh, W.R. Guttman, S.I. 1998. Genetic structure of *Quadrula quadrula* (Bivalvia: Unionidae): little variation across large distances. *Journal of Shellfish Research*, 17: 1365–1373.
- Blot, M. Soyer, J. Thiriot-Quievreux, C. 1987. Preliminary data on the genetic differentiation of *Mytilus desolationis* Lamy 1936 and *Aulacomya ater regia* Powell 1957 (Bivalvia, Mytilidae) in the Kerguelen Islands (Terres Australes et Antarctiques Françaises). *Polar Biology*, 7: 1–9.
- Bohonak, A.J. 1999. Dispersal, gene flow and population structure. *The Quarterly Review of Biology*, 74: 21-45.

- Breves-Ramos, A. 2004. Distribuição, abundância relativa e estrutura populacional de *Isognomon bicolor* (Adams, 1845) no litoral do estado do Rio de Janeiro, Brasil. Dissertação de mestrado, Museu Nacional da Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, RJ. 109pp.
- Burton, R.S. 1983. Protein polymorphisms and genetic differentiation of marine invertebrate populations. *Marine Biology Letters*, 4: 193-206.
- Carlton, J.T. 1996. Pattern, process, and prediction in marine invasion ecology. *Biological Conservation*, 78: 97–106.
- Carlton, J.T. Geller, J.B. 1993. Ecological roulette: The global transport of nonindigenous marine organisms. *Science*, 261: 78-82.
- Carvalho, W.F. 2000. Produção bacteriana e fitoplanctonica da região de Arraial do Cabo, RJ. Dissertação de mestrado, Universidade Federal Fluminense, Rio de Janeiro. 138pp.
- Colautti, R.I. MacIsaac, H.J. 2004. A neutral terminology to define ‘invasive’ species. *Diversity and Distributions*, 10: 135–141.
- David, P. 1998. Heterozygote-fitness correlations: new perspectives on old problems. *Heredity*, 80: 531–537.
- Dias, G.M. Duarte, L.F.L. Solferini, V.N. (2006) Low genetic differentiation between isolated populations of the colonial ascidian *Symplegma rubra* Monniot, C. 1972. *Marine Biology*, 148: 807-815.
- Domaneschi, O. Martins, C.M. 2002. *Isognomon bicolor* (C.B. Adams, 1845) (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*, 19: 611-627.
- Drake, J.M. Lodge, D.M. 2004. Global hot spots of biological invasions: evaluating options for ballast-water management. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 271: 575–580.
- Duran, S. Pascual, M. Estoup, A. Turon, X. 2004 Strong population structure in the marine sponge *Crambe crambe* (Poecilosclerida) as revealed by microsatellite markers. *Molecular Ecology*, 13: 511-522.
- Eckert, C.G. Manicacci, D. Barrett S.C.H. 1996. Genetic Drift and Founder Effect in Native Versus Introduced Populations of an Invading Plant, *Lythrum salicaria* (Lythraceae). *Evolution*, 50: 1512-1519.
- Facon, B. Pointier, J.P. Glaubrecht, M. Poux, C. Jarne, P. David, P. 2003. A molecular phylogeography approach to biological invasions of the New World by parthenogenetic Thiarid snails. *Molecular Ecology*, 12: 3027-3039.
- Fernandes, C.F. Rapagnã, L.C. Bueno, G.D.B. 2004. Estudo da população do bivalve exótico *Isognomon bicolor* (C.B. Adams, 1845) (Bivalvia, Isognomonidae) na Ponta da Fortaleza em Arraial do Cabo – RJ: In: Silva, J.S.V. Souza, R.C.C.L. (Org). *Água de Lastro e Bioinvasão*. Ed. Interciência, Rio de Janeiro. 133-141pp.

Frankham, R. 2005. Invasion biology – resolving the genetic paradox in invasive species. *Heredity*, 94: 385.

Gaffney, P.M. Scott, T.M. Koehn, R.K. Diehl, W.J. 1990. Interrelationships of heterozygosity, growth rate and heterozygote deficiency in the coot clam, *Mulinia lateralis*. *Genetics*, 124: 687–699.

Gallardo, M.H. Penaloza, L. Clasing, E. 1998. Gene flow and allozymic population structure in the clam *Venus antiqua* (King of Broderip), (Bivalvia, Veneriidae) from Southern Chile. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 230: 193–205.

Grant, W.S. Cherry, M.I. 1985. *Mytilus galloprovincialis* Lmk. in southern Africa. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 90: 179–191.

Hammer, Ø. Harper, D.A.T. Ryan, P.D. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Paleontologia Electronica*, 4: 9.

Hanski, I. 1989. Metapopulation dynamics: does it help to have more of the same? *Trends in Ecology and Evolution*, 4: 113–114.

Hartl, D.H. Clark, A.G. 1997. *Principles of Population Genetics*. Ed 3. Sinauer Associates, Massachusetts. 542pp.

Hassan, M. Bonhomme, F. 2005. No reduction in neutral variability of mitochondrial and nuclear genes for a Lessepsian migrant, *Upeneus moluccensis*. *Journal of Fish Biology*, 66: 865–870.

Heger, T. Trepl, L. 2003. Predicting biological invasions. *Biological Invasions*, 5: 313–321.

Holland, B.S. 2000. Genetics of marine bioinvasions. *Hydrobiology*, 420: 63–71.

Introini, G.O. 2005. Ultraestrutura dos espermatozoides de *Brachidontes darwinianus*, *B. solisianus* e *Isognomon bicolor* e estudo cromossômico de *B. darwinianus* e *I. bicolor* (Mollusca, Bivalvia). Dissertacao de mestrado, Universidade estadual de Campinas, Campinas, SP. 72pp.

José, J. Solferini, V.N. 2007. Population genetics of *Collisella subrugosa* (Patellogastropoda: Acmaeidae): evidence of two scales of population structure. *Genetica*, 130: 73–82.

Klappenbach, M.A. 1965. Lista preliminar de los Mytilidae brasileños com claves para su determinación y notas sobre su distribucion. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 37: 327–352.

Kolar, C.S. Lodge, D.M. 2001. Progress in invasion biology: predicting invaders. *Trends in Ecology and Evolution*, 16: 199–204.

Kolbe, J.J. Glor, R.E. Schettino, L.R. Lara, A.C. Larson A. Losos, J.B. 2004. Genetic variation increases during biological invasion by a Cuban lizard. *Nature*, 432: 177–181.

Kyle, C.J. Boulding, E.G. 2000. Comparative population genetic structure of marine gastropods

(*Littorina* spp.) with and without pelagic larval dispersal. *Marine Biology*, 137: 835-845.

Laudien, J. Flint, N.S. van der Bank, F.H. Brey, T. 2003. Genetic and morphological variation in four populations of the surf clam *Donax serra* (Roding) from southern African sandy beaches. *Biochemical Systematics and Ecology*, 31:751-772.

Lee, C.E. 2002. Evolutionary genetics of invasive species. *Trends in Ecology and Evolution*, 17: 386 - 391.

Lockwood, J.L. Cassey, P. Blackburn, T. 2005. The role of propagule pressure in explaining species invasions. *Trends in Ecology and Evolution*, 20: 223-228.

Lópes, MS. 2008. O bivalve invasor *Isognomon bicolor* (C.B. Admas, 1845) e seu papel nas comunidades de entremarés rochoso na regiao de ressurgencia do cabo frio, RJ. Tese de doutorado, UniversidadeFederal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, RJ. 225pp.

MacIsaac, H.J. Robbins, T.C. Lewis, M.A. 2002. Biological invasions of aquatic habitats in Europe and the Great Lakes: modeling ships' ballast water as invasion threats to the Great Lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 59: 1245–1256.

Mack, R.N. Simberloff, D. Lonsdale, W.M. Evans, H. Clout, M. Bazzaz, F.A. 2000. Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences and control. *Ecological Applications*, 10: 689-710.

Malacrida, A.R. Gomulski, L.M. Bonizzoni, M. Bertin, S. Gasperi, G. Guglielmino, C.R. 2007. Globalization and fruitfly invasion and expansion: the medfly paradigm. *Genetica*, 131:1–9.

Mallet, A.L. Zouros, E. Gartner-Kepkay, K.E. Freeman, K.R. Dickie, L.M. 1985. Larval viability and heterozygote deficiency in populations of marine bivalves: evidence from pair matings of mussels. *Marine Biology*, 87: 165–172.

Martel, C. Viard, F. Bourguet, D. Garcia-Meunier, P. 2004. Invasion by the marine gastropod *Ocenebrellus inornatus* in France. II. Expansion along the Atlantic coast. *Marine Ecology Progress Series*, 273: 163 –172.

Martins, C.M. 2000. *Isognomon bicolor* (C.B. Adams, 1845) (Bivalvia, Isognomonidae): Ocorrência nova, redescritção e anatomia descritiva e funcional. Tese de doutorado, Universidade de São Paulo, São Paulo, SP. 99p.

Matthews, H.R. Kempf, M. 1970. Moluscos marinhos do Norte e Nordeste do Brasil. II – Moluscos do arquipélago de Fernando de Noronha. *Arquivos de Ciências do Mar*, 10: 1-53.

Mayr, L.M. Paranhos, R. 2000. Qualidade das águas da baía de Guanabara. III Seminário internacional de gestão sustentável da baía de Guanabara. CIDS/EBAP-FGV, 62pp.

Miller, M.P. 1997. Tools for population genetic analysis (TFPGA) 1.3: a Windows program for the analysis of allozyme and molecular population genetic data. Computer software distributed by author.

Monteiro-Ribas, W. Rocha-Miranda, F. Romano, R.C. Quintanilha, J. 2006. Larval development of *Brachidontes solisianus* (Bivalvia, Mytilidae), with notes on differences between its hinge system and that of the mollusk *Perna perna*. *Brazilian Journal of Biology*, 66: 109-116.

Moysés, D.N. 2005. Influência da heterogeneidade do substrato no recrutamento de invertebrados bentônicos e sucessão ecológica do médiolitoral do costão rochoso da ilha do Brandão, angra do Reis, RJ. Dissertação de mestrado, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, RJ. 156pp.

Murray-Jones, S.E. Ayre, D.J. 1997. High levels of gene flow in the surf bivalve *Donax deltoides* (Bivalvia: Donacidae) on the east coast of Australia. *Marine Biology*, 128:83-89.

Nalesso, R.C. 1988. Influência da salinidade e exposição ao ar na distribuição dos mexilhões *Brachidontes solisianus* e *B. solisianus* em dois estuários do litoral do estado de São Paulo. Dissertação de mestrado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP. 165pp.

Nei, M. 1978. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. *Genetics*, 89: 583–590.

Novak, S.J. Mack, R.N. 1993. Genetic variation in *Bromus tectorum* (Poaceae): comparison between native and introduced populations. *Heredity*, 71: 167-176.

Palumbi, S.R. 1994. Genetic divergence, reproductive isolation, and marine speciation. *Annual Review of Ecology and Systematic*, 25: 547–572.

Parker, I.M. Simberloff, D. Lonsdale, W.M. Goodell, K. Wonham, M. Kareiva, P.M. Williamson, M.H. Von Holle, B. Moyle, P.B. Byers, J.E. Goldwasser, L. 1999. Impact: toward a framework for understanding the ecological effects of invaders. *Biological Invasions*, 1: 3–19.

Plutchak, L.L. Simmons, R. Woodruff, D.S. 2006. Multilocus allozyme heterozygote deficiencies in *Crepidula onyx*: Geographic and temporal patterns among adult snails in Mission bay, California. *Journal of Molluscan Studies*, 72: 337–348.

Powell, R. 1971. Genetic polymorphisms in varied environments. *Science*, 174, 1035-1036.

Raymond, M. Vaanto, R.L. Thomas, F. Rousset, F. De Meeus, T. Renaud, F. 1997. Heterozygote deficiency in the mussel *Mytilus edulis* species complex revisited. *Marine Ecology Progress Series*, 156: 225–237.

Ricciardi, A. 2004. Assessing species invasions as a cause of extinction. *Trends in Ecology and Evolution*, 19: 85-85.

Rice, W.R. 1989. Analyzing tables of statistical tests. *Evolution*, 43: 223-225.

Richardson, D.M. Pysek, P. Rejmánek, M. Barbour, M.G. Panetta, F.D. West, C.J. 2000. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and Distribution*, 6: 93–107.

- Rio-Portilla, M.A. Beaumont, A.R. 2000. Larval growth, juvenile size and heterozygosity in laboratory reared mussels, *Mytilus edulis*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 254: 1–17.
- Rios, E.C. 1970. Coastal Brazilian Seashells. Rio Grande: Fundação Cidade do Rio Grande. Museu Oceanográfico do Rio Grande, 225p.
- Rios, E.C. 1994. Seashells of Brazil. 2nd ed, Museu Oceanográfico da FURG, Rio Grande do Sul.
- Robles, F. 2003. O banco de *Isognomon bicolor* Adams 1845: estrutura da comunidade e processo sucessional inicial. Tese de doutorado, Universidade de São Paulo, São Paulo, SP. 148pp.
- 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. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, RJ. 87pp.
- Rocha, R.M. Kremer, L.P. 2005. Introduced Ascidians in Paranaguá Bay, Paraná, southern Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 22: 1170-1184.
- Roman, J. 2006. Diluting the founder effect: cryptic invasions expand a marine invader's range. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 273: 2453-2459.
- Roman, J. Darling, J.A. 2007. Paradox lost: genetic diversity and the success of aquatic invasions. *Trends in Ecology and Evolution*, 22: 454-464.
- Rousset, F. 2007b. Genepop'007: a complete reimplementation of the Genepop software for Windows and Linux. *Molecular Ecology Notes*, in press.
- Ruiz, G.M. Carlton, J.T. Grosholz, E.D. Hines, A.H. 1997. Global invasions of marine and estuarine habitats by non-indigenous species: mechanisms, extent, and consequences. *American Zoologist*, 37: 621-632.
- Russo, C.A.M. Solé-Cava, A.M. 1991. High levels of gene variation and the population structure of *Bunodosoma caissarum* (Cnidaria: Actiniidae). *Revista de Biologia Tropical*, 39: 41-46.
- Saavedra, C. Zapata, C. Guerra, A. Alvarez, G. 1993. Allozyme variation in European populations of the oyster *Ostrea edulis*. *Marine Biology*, 115: 85–95.
- Sakai, A.K. Allendorf, F.W. Holt, J.S. Lodge, D.M. Molofsky, J. With, K.A. Baughman, S. Cabin, R.J. Cohen, J.E. Ellstrand, N.C. McCauley, D.E. O'Neil, P. Parker, I.M. Thomson, J.N. Weller, S.G. 2001. The population biology of invasive species. *Annual Review of Ecology and Systematic*, 32: 305-332.
- Schmid, C. Schäfer, H. Podestá, G. Zenk, W. 1995. The Vitória eddy and its relation to the Brazil current. *Journal of Physical Oceanography*, 25: 2532-2546.

Shaw, C.R. Prasad, R. 1970. Starch gel electrophoresis of enzymes – a compilation of recipes. *Biochemical Genetics*, 4: 297-320.

Silva, M.A.G.F. 2008. Variação temporal da estrutura e das relações interespecíficas na comunidade bentônica invadida por *Isognomon bicolor* (Adams, 1845) (Mollusca:Bivalvia) no costão rochoso da praia Vermelha (Rj, Brasil). Dissertação de mestrado. Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, RJ. 112pp.

Silveira, I.C.A. Schmidt, A.C.K. Campos, E.J.D. Godoi, S.S. Ikeda, Y. 2000. A Corrente do Brasil ao Largo da Costa Leste Brasileira. *Revista Brasileira de Oceanografia*, 48: 171–183.

Slatkin, M. 1987. Gene flow and the geographic structure of natural populations. *Science*, 236: 787–792.

Stepien, C.A. Brown, J.E. Neilson, M.E. Tumeo, M.A. 2005. Genetic diversity of invasive species in the Great Lakes versus their Eurasian source populations: insights for risk analysis. *Risk Analysis*, 25: 1043–1060.

Sumida, P.Y.G. Yoshinaga, M.Y. Ciotti, A.M. Gaeta, S.A. 2005. Benthic response to upwelling events off the SE Brazilian coast. *Marine Ecology Progress Series*, 291: 35–42.

Tamura, K. Dudley, J. Nei, M. Kumar, S. 2007. *MEGA4*: Molecular Evolutionary Genetics Analysis (MEGA) software version 4.0. *Molecular Biology and Evolution*, 24: 1596-1599.

Tanaka, M.O. 2005. Recolonization of experimental gaps by the mussels *Brachidontes darwinianus* and *B. solisianus* in a subtropical rocky shore. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 48: 115-119.

Tanaka, M.O. Magalhães, C.A. 2002. Edge effects and succession dynamics in *Brachidontes* mussel beds. *Marine Ecology Progress Series*, 237: 151–158.

Therriault, T.W. Orlova, M.I. Docker, M.F. MacIsaac, H.J. Heath, D.D. 2005. Invasion genetics of a freshwater mussel (*Dreissena rostriformis bugensis*) in eastern Europe: high gene flow and multiple introductions. *Heredity*, 95:16–23.

Tracey, M.L. Bellet, N.F. Graven, C.D. 1975. Excess allozyme homozygosity and breeding population structure in the mussel *Mytilus californianus*. *Marine Biology*, 32: 303–311.

Valentine, J.W. Ayala, F.J. 1976. Genetic variability in krill. *Proceedings of the National Academy of Science*, 73: 658-660.

Van der Bank, H. Van der Bank, M. Van Wyk, B.E. 2001. A review of the use of allozyme electrophoresis in plant systematics. *Biochemical Systematic and Ecology*, 29: 469-483.

Vargas, K. Asakura, Y. Ikeda, M. Taniguchi, N. Obata, Y. Hamasaki, K. Tsuchiya, K. Kitadas, S. 2008. Allozyme variation of littleneck clam *Ruditapes philippinarum* and genetic mixture analysis of foreign clams in Ariake Sea and Shiranui Sea off Kyushu Island, Japan. *Fisheries Science*, 74: 533-543.

Viard, F. Ellien, C. Dupont, L. 2006. Dispersal ability and invasion success of *Crepidula fornicata* in a single gulf: insights from genetic markers and larval-dispersal model. *Helgoland Marine Research*, 60: 144–152.

Voisin, M. Engel, C.R. Viard, F. 2005. Differential shuffling of native genetic diversity across introduced regions in a brown alga: Aquaculture vs. maritime traffic effects. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102: 5432–5437.

Ward, R.D. Warwick, T. 1980. Genetic differentiation in the molluscan species *Littorina rudis* and *L. arcana* (Gastropoda: Littorinidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 14: 417-428.

Watts, R.J. Johnson, M.S. Black, R. 1990. Effects of recruitment on genetic patchiness in the urchin *Echinometra mathaei* in Western Australia. *Marine Biology*, 105: 145-151.

Weir, B.S. Cockerhan, C.C. 1984. Estimating F-statistics for the analysis of population structure. *Evolution*, 38: 1358-1370.

Whitaker, K. 2006. Genetic evidence for mixed modes of reproduction in the coral *Pocillopora damicornis* and its effect on population structure. *Marine Ecology Progress Series*, 306, 115-124.

Wilcove, D.S. Rubenstein, D. Dubow, J. Philips, A. Losos, E. 1998. Quantifying threats to imperiled species in the United States. *Bioscience*, 48: 607–615.

Wright, S. 1931. Evolution in medelian populations. *Genetics*, 16: 97-159.

Wright, S. 1978. *Evolution and the genetics of populations*, vol. 4. Variability within and among natural populations. Univ. Chicago press, Chicago.

Zardus, J.D. Hadfield, M.G. 2005. Multiple origins and incursions of the Atlantic barnacle *Chthamalus proteus* in the Pacific. *Molecular Ecology*, 14: 3719–3733.

Zhan, A. Hu, J. Hu, X. Zhou, Z. Hui, M. Wang, S. Peng, W. Wang, M. Bao, Z. 2009. Fine-Scale Population Genetic Structure of Zhikong Scallop (*Chlamys farreri*): Do Local Marine Currents Drive Geographical Differentiation? *Marine Biotechnology*: 11, 223-235.

Zielinski, R. Soroka, M. Wachowiak-Zielinska, M. 1996. Genetic variability in selected Polish population of *Dreissena polymorpha* (Pallas) (Bivalvia: Dreissenidae). *Journal of Applied Genetics*, 37: 105-120.

Zouros, E. Foltz D.W. 1984. Possible explanations of heterozygote deficiency in bivalve molluscs. *Malacologia*, 25: 583-591.

Zouros, E. Thiriou-Quievreux, C. Kotoulas, G. 1996. The negative correlation between somatic aneuploidy and growth in the oyster *Crassostrea gigas* and implications for the effect of induced polyploidization. *Genetical Research*, 68: 109–116.

## Considerações finais

O presente trabalho documenta a regressão do processo de invasão de *Isognomon bicolor* no litoral norte de São Paulo, reflexo do evento de mortalidade em massa registrado recentemente. Apesar de apresentar populações amplamente distribuídas pela área, suas porcentagens de cobertura média figuram entre as menores já documentadas para a espécie no Brasil. Na maioria das praias analisadas em 2007 e 2008, *I. bicolor* foi considerado espécie rara ou de baixa abundância. A situação atual da invasão dessa espécie parece não ser tão preocupante quanto à descrita em estudos anteriores, nos quais foi documentado grande dominância e a formação de densos bancos, entretanto, vale a pena ressaltar o potencial apresentado por *I. bicolor* para atingir novamente o climax da invasão.

Diversas espécies invasoras passam por uma fase de atraso antes de atingir a explosão populacional, característica fase de climax de uma invasão. A partir dessa fase, as alterações e impactos causados nos ecossistemas recipientes são mais severos. Os altos níveis de variabilidade genética apresentados pelas populações do bivalve invasor, compatíveis com os do bivalve nativo *B. solisianus*, são preocupantes pois podem significar um processo de invasão composto por múltiplos episódios de introdução. Se esse for caso, a introdução constante de indivíduos no país pode favorecer uma nova etapa de crescimento populacional do invasor. A baixa estruturação genética apresentada pelo invasor indica que suas populações estão conectadas e possuem constante fluxo de indivíduos entre si, comprovando a grande capacidade de dispersão da espécie. Tal fato confere estabilidade a essas populações e diminui suas chances de extinção mesmo com a ocorrência do evento de mortalidade em massa.

O provável vetor de introdução de *I. bicolor* no país, por água de lastro, é outra característica importante para seu processo de invasão no Brasil. Esse vetor é capaz de gerar um grande esforço de introdução devido à quantidade de propágulos liberados em cada episódio de

introdução e também devido à frequência de ocorrência desses episódios, uma vez que, navios cargueiros percorrem rotas comerciais periódicas para o intercâmbio de mercadorias. As introduções recorrentes e a estabilidade das populações tornam *I. bicolor* um invasor com potencial de atingir novamente o climax da invasão na área de estudo.

A invasão de *I. bicolor* funciona como um modelo ideal para a melhor compreensão das invasões biológicas. O monitoramento contínuo das populações dessa espécie pode responder questões importantes sobre a dinâmica de populações invasoras. A realização de estudos que envolvam a ecologia e a genética dessa espécie em escala geográfica mais ampla e que comparem populações brasileiras e caribenhas é essencial para determinação da possível rota de introdução e dos mecanismos que expliquem o sucesso desse invasor no país. A compreensão das invasões biológicas é importante para reduzir os impactos causados em ecossistemas nativos, para o aumento da capacidade de previsão de futuros episódios de invasão e para a determinação de áreas mais susceptíveis.

## Anexos

Anexo 1 - Frequências alélicas para os 14 locos enzimáticos de *Isognomon bicolor*.

População	Idh-1				Pgm-1					Pgm-2				
	N \ Alelos	33	66	100	N \ Alelos	78	89	100	116	N \ Alelos	100	119	128	143
Ib FZD	21	-	0,167	0,833	28	0,036	0,143	0,821	-	28	0,750	0,161	0,071	0,018
Ib VRM	26	-	0,058	0,942	33	0,061	0,212	0,697	0,030	33	0,758	0,212	0,030	-
Ib FRN	26	-	0,077	0,904	33	0,015	0,303	0,682	-	33	0,727	0,273	-	-
Ib MRR	26	0,019	0,096	0,865	33	0,046	0,197	0,758	-	33	0,727	0,242	0,030	-

População	Pep-1				Pep-2				Pep-3							
	N \ Alelos	71	100	129	171	N \ Alelos	87	91	100	113	N \ Alelos	85	91	100	108	118
Ib FZD	21	0,191	0,476	0,286	0,048	18	0,056	0,278	0,389	0,278	21	-	0,071	0,500	0,238	0,191
Ib VRM	23	0,065	0,587	0,304	0,044	26	0,019	0,096	0,635	0,250	26	0,039	0,096	0,635	0,154	0,077
Ib FRN	21	0,238	0,524	0,238	-	26	0,019	0,154	0,615	0,212	26	0,039	0,115	0,462	0,289	0,096
Ib MRR	24	0,208	0,563	0,229	-	26	0,019	0,231	0,654	0,096	26	-	0,308	0,519	0,173	-

População	Lap-1				Lap-2											
	N \ Alelos	58	79	90	100	110	121	133	N \ Alelos	83	87	93	100	113	123	130
Ib FZD	18	-	-	-	0,583	0,250	0,083	0,083	21	-	-	0,024	0,191	0,548	0,214	0,024
Ib VRM	26	0,039	-	0,212	0,519	0,231	-	-	31	-	0,048	0,226	0,516	0,177	0,032	-
Ib FRN	24	0,021	-	0,125	0,438	0,167	-	0,250	33	0,015	0,076	0,242	0,318	0,242	0,076	0,030
Ib MRR	25	0,020	0,140	0,400	0,360	0,060	0,020	-	33	0,030	0,121	0,318	0,424	0,106	-	-

N = Tamanho da amostra (Nº de indivíduos). Os alelos estão designados conforme sua mobilidade relativa ao alelo mais comum (alelo 100). Para legenda das populações veja Tabela 8.

(Continua)

Anexo 1 (Continuação) - Frequências alélicas para os 14 locos enzimáticos de *Isognomon bicolor*.

População	Mpi-1						Pgi-1			Pgi-2						
	N \ Alelos	75	90	100	110	130	150	N \ Alelos	73	100	145	N \ Alelos	92	100	129	136
Ib FZD	28	0,018	0,071	0,464	0,250	0,179	0,018	20	0,225	0,675	0,100	21	0,048	0,691	0,238	0,024
Ib VRM	33	-	0,106	0,606	0,197	0,091	-	25	0,080	0,660	0,260	26	-	0,865	0,135	-
Ib FRN	33	-	0,061	0,864	0,030	0,046	-	25	0,180	0,640	0,180	26	0,096	0,750	0,154	-
Ib MRR	33	0,015	0,046	0,849	0,061	0,030	-	24	0,125	0,833	0,042	26	-	0,846	0,154	-

População	Mdh-1			Mdh-2			Got				
	N \ Alelos	75	100	25	N \ Alelos	73	100	113	N \ Alelos	100	170
Ib FZD	28	0,071	0,929	-	28	0,054	0,946	-	21	0,857	0,143
Ib VRM	33	0,030	0,955	0,015	33	0,046	0,894	0,061	26	0,904	0,096
Ib FRN	33	0,015	0,970	0,015	33	0,061	0,864	0,076	26	0,962	0,039
Ib MRR	33	0,015	0,985	-	33	0,076	0,894	0,030	26	1,000	-

N = Tamanho da amostra (Nº de indivíduos). Os alelos estão designados conforme sua mobilidade relativa ao alelo mais comum (alelo 100). Para legenda das populações veja Tabela 8.

Anexo 2 - Freqüências alélicas para os 12 locos enzimáticos de *Brachidontes solisianus*.

População	Pep-1							Pep-2						
	N \ Alelos	67	80	100	113	127	134	N \ Alelos	86	92	100	118	132	143
Bs FZD	23	-	0,065	0,348	0,348	0,239	-	25	0,060	0,080	0,360	0,280	0,200	0,020
Bs VRM	28	-	0,071	0,589	0,286	0,036	0,018	28	0,054	0,179	0,571	0,143	0,054	-
Bs FRN	28	0,036	0,089	0,304	0,321	0,179	0,071	28	0,143	0,214	0,339	0,304	-	-
Bs MRR	26	-	0,115	0,385	0,423	0,077	-	25	0,100	0,200	0,480	0,180	0,040	-

População	Got				Idh-1					Idh-2			
	N \ Alelos	80	100	120	N \ Alelos	56	100	122	133	N \ Alelos	86	100	114
Bs FZD	34	0,044	0,956	-	27	-	0,463	0,315	0,222	28	-	0,875	0,125
Bs VRM	34	0,029	0,971	-	27	-	0,519	0,315	0,167	28	0,107	0,839	0,054
Bs FRN	30	0,033	0,967	-	26	0,039	0,558	0,154	0,250	28	0,071	0,911	0,018
Bs MRR	34	-	0,985	0,015	27	0,037	0,407	0,333	0,222	28	0,036	0,893	0,071

População	Lap-2								Pgm				
	N \ Alelos	72	81	90	100	109	119	131	N \ Alelos	83	100	111	144
Bs FZD	34	-	0,103	0,074	0,265	0,294	0,177	0,088	28	0,089	0,518	0,321	0,071
Bs VRM	34	0,015	0,103	0,162	0,412	0,191	0,103	0,015	28	0,143	0,696	0,161	-
Bs FRN	29	0,086	0,121	0,241	0,276	0,172	0,103	-	28	0,107	0,732	0,125	0,036
Bs MRR	34	0,029	0,059	0,265	0,427	0,177	0,044	-	28	0,071	0,750	0,161	0,018

N = Tamanho da amostra (Nº de indivíduos). Os alelos estão designados conforme sua mobilidade relativa ao alelo mais comum (alelo 100). Para legenda das populações veja Tabela 8.

(Continua)

Anexo 2 (Continuação) - Frequências alélicas para os 12 locos enzimáticos de *Brachidontes solisianus*.

População	Mpi-1				Mpi-2					Mdh-1			
	N \ Alelos	45	67	100	N \ Alelos	86	100	121	136	N \ Alelos	80	100	130
Bs FZD	20	0,025	0,175	0,800	21	-	0,619	0,286	0,095	34	-	0,985	0,015
Bs VRM	21	0,071	0,214	0,714	21	-	0,691	0,286	0,024	34	0,059	0,941	-
Bs FRN	21	-	0,167	0,833	21	0,048	0,667	0,238	0,048	28	0,054	0,893	0,054
Bs MRR	21	0,048	0,191	0,762	19	0,026	0,658	0,263	0,053	34	0,015	0,956	0,029

População	Pgi-1			Pgi-2				
	N \ Alelos	67	100	122	N \ Alelos	100	113	133
Bs FZD	18	0,361	0,639	-	21	0,643	0,238	0,119
Bs VRM	21	0,286	0,667	0,048	21	0,691	0,238	0,071
Bs FRN	21	0,167	0,786	0,048	20	0,750	0,200	0,050
Bs MRR	20	0,125	0,875	-	20	0,650	0,225	0,125

N = Tamanho da amostra (Nº de indivíduos). Os alelos estão designados conforme sua mobilidade relativa ao alelo mais comum (alelo 100). Para legenda das populações veja Tabela 8.