

UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

PATRICK DERVICHE

INVASÃO DO OFIUROIDE *OPHIOTHELA MIRABILIS* VERRILL, 1867 NA COSTA
DO PARANÁ

PONTAL DO PARANÁ

2018

PATRICK DERVICHE

INVASÃO DO OFIUROIDE *OPHIOTHELA MIRABILIS* VERRILL, 1867 NA COSTA
DO PARANÁ

Monografia apresentada como requisito parcial
para a obtenção do grau de Bacharel em
Oceanografia, Setor de Ciências da Terra da
Universidade Federal do Paraná.

Orientador: Dr. Paulo da Cunha Lana

Co-orientadora: MSc. Angeline Saucsen

PONTAL DO PARANÁ

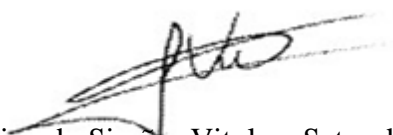
2018

TERMO DE APROVAÇÃO

Patrick Derviche

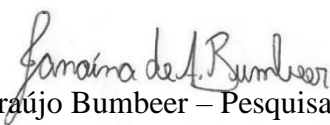
“Invasão do ofiuroide *Ophiothela mirabilis* Verrill, 1867 na costa do Paraná”

Monografia aprovada como requisito parcial para a obtenção do grau de Bacharel em Oceanografia, da Universidade Federal do Paraná, pela comissão formada pelos professores:



Prof. Dr. Jean Ricardo Simões Vitule – Setor de Tecnologia/ UFPR

Membro examinador



Dra. Janaína de Araújo Bumbeer – Pesquisadora do Grupo Boticário

Membro examinador



Prof. Dr. Paulo da Cunha Lana

Orientador e Presidente

Pontal do Paraná, 27 de junho de 2018.

AVALIAÇÃO DE MONOGRAFIA

Curso de Graduação em Oceanografia

Patrick Derviche

“Invasão do ofiuroide *Ophiothela mirabilis* Verrill, 1867 na costa do Paraná”

Comissão Avaliadora:

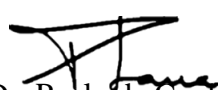
NOTA


Prof. Dr. Jean Ricardo Simões Vitule – Setor de Tecnologia/ UFPR

8,5


Dra. Janaína de Araujo Bumbeer – Pesquisadora do Grupo Boticário

9,0


Prof. Dr. Paulo da Cunha Lana

Orientador e Presidente

NOTA FINAL = 8,8

Pontal do Paraná, 27 de junho de 2018.

AGRADECIMENTOS

Ao orientador Paulo da Cunha Lana pelo acolhimento ao laboratório e oportunidade de realizar este trabalho. Boa parte da minha evolução acadêmica é reflexo dos seus ensinamentos.

À co-orientadora e excelente dupla de mergulho Angeline Saucsen por todo o apoio, disposição e orientações dentro e fora da água.

Aos membros da banca avaliadora Jean Ricardo Simões Vitule, pelas considerações a este estudo, e Janaína de Araújo Bumbeer, por nortear a linha de pesquisa deste trabalho.

Ao professor Maikon Di Domenico e ao doutorando Andrea Desiderato pelo auxílio nas análises estatísticas.

À Daphne Spier pelo conhecimento em análises estatísticas e conselhos nesta pesquisa. Ao Humberto Gerum (Betão) por estar aberto a transmitir seu conhecimento sobre os mares.

À Associação MarBrasil e toda sua equipe pelo apoio operacional e oportunidade de estágio. Especialmente, ao Robin Hilbert Loose, pelos ensinamentos sobre mergulho e navegação.

Aos amigos pelos momentos de descontração nas ondas, debaixo d'água e ao lado da churrasqueira.

Aos meus avós falecidos, Jorge Derviche e Dilá Regina Archegas Derviche, pela oportunidade de morar e estudar em Pontal do Paraná.

Aos meus pais, Jorge Derviche Filho e Edilamar do Rocio da Silva Derviche, pelo amor e incentivo aos estudos.

A minha pequena família, Isabelle da Silveira e Rife, por todo amor.

“Why is it that scuba divers and surfers are some of the strongest advocates of ocean conservation? Because they've spent time in and around the ocean, and they've personally seen the beauty, the fragility, and even the degradation of our planet's blue heart”

Sylvia Earle

Resumo

O ofiuroide epizoico *Ophiothela mirabilis* Verrill, 1867, nativo das águas do Pacífico, tem se estabelecido com sucesso nas comunidades de substratos duros do Atlântico, como evidenciado por suas altas densidades populacionais sobre espécies hospedeiras. Este estudo tem o objetivo de avaliar os padrões de distribuição de *O. mirabilis*, identificar as áreas vulneráveis a novas introduções e avaliar a preferência por espécies hospedeiras em substratos rochosos da costa subtropical do Paraná (S Brasil). Para estimar a ocorrência e abundância de *O. mirabilis*, utilizamos a técnica de *photoquadrats* de 0,01 m² distribuídos ao longo de perfis sublitorais de janeiro a abril de 2018 em águas estuarinas e oceânicas na plataforma continental interna. *O. mirabilis* está atualmente distribuído nos setores estuarinos poli- e euhalinos e no setor sul da plataforma interna, em áreas sujeitas a atividades portuárias mais intensas e áreas com mais substratos duros disponíveis. Sugerimos que *O. mirabilis* foi inicialmente introduzido no sistema estuarino, onde ocorrem as maiores densidades populacionais, dispersando-se a seguir para a plataforma interna, principalmente por chuva de propágulos. Nossos dados indicam que as populações da plataforma interna se expandirão no futuro próximo, assemelhando-se ao sistema estuarino em abundância e distribuição. Identificamos nove hospedeiros, sendo três igualmente não-nativos, sugerindo que a fusão invasora facilitou diretamente a expansão de *O. mirabilis* no Paraná. Apesar de suas altas densidades populacionais, os impactos do ofiuroide *O. mirabilis* sobre os ecossistemas regionais costeiros ainda não são claros, o que não exclui a necessidade de monitoramento contínuo da sua expansão regional.

Palavras-chave: bioinvasão, macroinvertebrados bênticos, costão rochoso, distribuição de habitat, sudoeste do Atlântico.

Abstract

The epizoic brittle star *Ophiothela mirabilis* Verrill, 1867, a native species from Pacific waters, has successfully become established in Atlantic hard substrate communities, as evidenced by its high population densities on host species. This study aims to assess the current distribution patterns of *O. mirabilis*, identify areas that are vulnerable to new introductions, and assess its preference for host species in rocky substrates on the Paraná subtropical coast (S Brazil). To estimate the occurrence and abundance of *O. mirabilis*, we used 0.01 m² photoquadrats distributed along sublittoral zones in estuarine and oceanic waters on the inner continental shelf, from January to April of 2018. *O. mirabilis* is currently distributed in poly- and euhaline estuarine sites, and in the southern site of the inner shelf in areas with more intense port activities and with more hard substrates available. We suggest that *O. mirabilis* was initially introduced into this estuarine system, where the highest population densities occur, and subsequently dispersed to the inner shelf, mainly by propagule rain. Our data indicate that inner shelf populations will expand in the near future, resembling the estuarine system in abundance and distribution. We have identified nine host species, three being equally non-native, and suggest that invasional meltdown facilitated the expansion of *O. mirabilis* on the Paraná coast. Despite their high population densities, the impacts of brittle star *O. mirabilis* on regional coastal ecosystems are still unclear, which highlights the need for continuous monitoring of their regional expansion.

Keywords: bioinvasion, benthic macroinvertebrates, rocky shore, habitat distribution, Western South Atlantic.

Sumário

Introdução	10
Materiais e métodos	12
Área de estudo.....	12
Delineamento amostral e procedimentos de campo	14
Análise dos dados.....	15
Resultados	16
Discussão	23
Referências	27

Introdução

Espécies introduzidas podem se transformar em fortes competidores na exploração de novos recursos e nichos, além de serem potencialmente mais resistentes à predação do que espécies nativas (Fridley et al. 2007). A hipótese de resistência biótica prevê que comunidades mais ricas e diversas são menos suscetíveis à invasão (Elton, 1958), em razão do bom aproveitamento dos recursos e nichos, além da própria pressão causada pelas espécies nativas sobre as não-nativas após a introdução. Por outro lado, o estabelecimento de espécies não-nativas pode ser favorecido por interações positivas com outras espécies pela facilitação simples e direta (Simberloff 2006). Este processo, chamado de fusão invasora, define que as invasões podem ser facilitadas por interações positivas das espécies invasoras com espécies introduzidas anteriormente, potencializando seus efeitos nas comunidades invadidas (Simberloff and Von Holle 1999).

O maior ou menor sucesso das invasões é geralmente relacionado com a pressão de propágulos, com fatores bióticos e com os fatores abióticos ou forçantes ambientais (Catford et al. 2009). O sucesso da invasão é definido pela conjunção destes fatores, cuja importância varia ao longo do processo, desde a introdução, o estabelecimento e/ou a disseminação. A pressão de propágulos é hoje considerada o determinante primário no estabelecimento de espécies não-nativas (Lockwood et al. 2005, 2009; Catford et al. 2009; Cassey et al. 2018). Da mesma forma, o estabelecimento de novas populações em áreas adjacentes aos focos iniciais de invasão é compreendida como chuva de propágulos (Lockwood et al. 2009).

O ofiuroide epizoico *Ophiothela mirabilis* Verrill, 1867, nativo das águas do Pacífico tropical, tem se estabelecido com sucesso nas comunidades de substratos duros do Atlântico, como evidenciado pelas altas densidades populacionais sobre espécies hospedeiras (Hendler et al. 2012; Mantelatto et al. 2016; Lawley et al. 2018). Os efeitos das espécies não-nativas só se tornam evidentes após um longo tempo do início da invasão, variando substancialmente em função dos sistemas receptores (Blackburn et al. 2014). Hipóteses explícitas dos efeitos de *O. mirabilis* sobre as espécies hospedeiras e os ecossistemas do Atlântico ainda não foram testadas (Lawley et al. 2018), mas suas densidades populacionais já sugerem impactos negativos (Mantelatto et al. 2016; Lawley et al. 2018). Por exemplo, Mantelatto et al. (2016) sugerem que as altas densidades de *O. mirabilis* podem causar a obstrução

do fluxo de água e das estruturas de alimentação, a restrição da extensão do pólipos, ou a sujeição do hospedeiro a forças de arrasto maiores. Macroinvertebrados hospedeiros podem ser afetados significativamente pela colonização em altas densidades de epibiontes (Lane et al. 2018).

O. mirabilis é bastante generalista e oportunista na escolha das espécies hospedeiras, comportamento que talvez favoreça sua dispersão (Mantelatto et al. 2016; Lawley et al. 2018). As espécies colonizadas são na grande maioria bênticas incrustantes e suspensívoras, portanto, os habitats invadidos pelo ofiuroide incluem substratos duros naturais e/ou artificiais. Os hospedeiros compreendem uma grande diversidade de táxons e espécies, inclusive em escalas de centímetros (Hendler et al. 2012; Bumbeer et al. 2016; Mantelatto et al. 2016). As densidades populacionais de *O. mirabilis* variam sazonalmente, com as maiores valores ocorrendo durante os meses de janeiro a abril, provavelmente em função das flutuações das populações hospedeiras (Lawley et al. 2018).

Inicialmente registrado no Atlântico em 2000 no Rio de Janeiro, costa sudeste do Brasil (Hendler et al. 2012), o ofiuroide *O. mirabilis* foi expandindo gradualmente sua distribuição no Atlântico sul-ocidental e atualmente é registrado desde o sul do Brasil até o Caribe. No Brasil, foi registrado em Santa Catarina (Lawley et al. 2018), Paraná, São Paulo, Espírito Santo, Bahia (Hendler et al. 2012), Pernambuco (Mantelatto et al. 2016), Ceará (Thé et al. 2018) e na foz do Amazonas (Moura et al. 2016). No Caribe, foi registrado na Guiana Francesa, Trinidad e Tobago (Hendler and Brugneaux 2013) e São Vicente e Granadinas (Hendler et al. 2012). Ao contrário das populações do Pacífico, que possuem uma diversidade de cores, relacionada com as próprias cores do hospedeiro, as populações do Atlântico caracterizam-se pela cor amarelo-alaranjado, indicando pertencerem a uma única linhagem (Hendler et al. 2012; Hendler and Brugneaux 2013).

Uma das implicações do tráfico marítimo global é a dispersão de espécies não-nativas para além das suas faixas de distribuição, principalmente nos cascos de navios ou na água de lastro (Seebens et al. 2013). Neste contexto, estuários são os sistemas costeiros mais vulneráveis às invasões biológicas, devido à proximidade de zonas portuárias, ao ponto de ser considerados “hotspots da invasão” (Frehse et al. 2016). O Complexo Estuarino de Paranaguá, um dos maiores e mais preservados estuários da costa brasileira, abriga uma das regiões portuárias mais importantes da América Latina, abrangendo os portos de Paranaguá, à leste, e Antonina, à oeste

(APPA, 2018). Ao menos 19 espécies de invertebrados bênticos não-nativos foram registradas neste sistema estuarino e arredores (Bumbeer and Rocha 2016), geralmente associadas com a atividade portuária na região. O vetor de introdução de *O. mirabilis* na costa oeste do Atlântico foi muito provavelmente a atividade portuária, devido aos registros extensamente separados próximos a portos (Hendler and Brugneaux 2013). Esta proximidade facilitaria a dispersão ao longo das regiões costeiras, por meio das larvas planctônicas e *rafting* de adultos ou juvenis por correntes oceânicas (Hendler and Brugneaux 2013).

Espécies não-nativas introduzidas em áreas portuárias estuarinas, como é o caso do Paraná, podem ter sua dispersão limitada pelo estresse osmótico associado às baixas salinidades (Miller et al. 2007). No entanto, o aumento do estresse pode contribuir alternativamente para o aumento do potencial invasivo, já que espécies invasoras costumam ser bastante resilientes ao estresse e à passagem por filtros ambientais (Catford et al. 2009; Lenz et al. 2018). Paralelamente, invasões secundárias ocasionadas por *stepping stones* têm grande importância na dispersão de espécies não-nativas (Tyrrell and Byers 2007), principalmente nos ambientes estuarinos onde a criação de “habitats” artificiais é muito mais frequente (Glasby et al. 2007; Floerl et al. 2009).

As populações do ofiuroide *O. mirabilis* constituem uma ameaça potencial às espécies e associações bênticas nativas, justificando uma análise do seu processo recente de introdução e invasão na costa subtropical do Brasil. Nossos objetivos foram avaliar os padrões de distribuição de *O. mirabilis*, identificar as áreas vulneráveis a novas introduções e avaliar a colonização nas principais espécies hospedeiras.

Materiais e métodos

Área de estudo

A costa subtropical do Paraná, com cerca de 126 km lineares, é formada predominantemente por fundos inconsolidados e poucos costões rochosos naturais ao redor das ilhas da plataforma continental interna: Figueira, Currais e Itacolomi. Diversos recifes artificiais marinhos foram instalados na região ao longo da última década, sob a justificativa de servir de barreira a pesca de arrasto e incremento de novos ecossistemas rochosos (Brandini 2014). A plataforma interna do Paraná é

caracterizada por um regime hidrográfico sazonal bem consolidado. A coluna d'água é quente e estratificada durante novembro e março, enquanto é fria e homogênea no restante do ano, com temperaturas entre 17,6 e 29,6°C e salinidades entre 28,4 e 37,5 (Brandini et al. 2007). As ondas de superfície predominantes são S-SE (28%) seguido por SE (25%), S (21%) e E-SE (16%; Angulo et al. 2016), resultando em correntes de deriva litorânea paralelas à costa predominantemente orientadas para o norte, como também acontece com o transporte de sedimentos de fundo em geral (Noernberg 2002).

O Complexo Estuarino de Paranaguá, com um corpo d'água de ~552 km², é o maior estuário da costa do Paraná (Angulo et al. 2016). Este sistema estuarino compreende uma diversidade de ambientes naturais formados predominantemente por manguezais, marismas e bancos de areia, além de alguns recifes rochosos (Lana et al. 2001). Dependendo dos valores de salinidade, o Complexo Estuarino de Paranaguá pode ser categorizado nos setores euhalino, com salinidade semelhante à plataforma interna, polihalino, com valores moderados e meso- e oligohalinos, com os valores mais baixos (Lana et al. 2001). A influência deste sistema estuarino sobre a plataforma interna é evidenciada pela pluma estuarina, que pode se estender para até 25 km ao largo da costa, ultrapassando a isóbata de 20 metros, em condições de baixo aporte fluvial e maré de sizígia (Noernberg 2002). A maré ao longo da costa do Paraná é caracterizada como semidiurna com desigualdades diurnas e com interações de co-oscilação não-lineares (Angulo et al. 2016). Em condições de sizígia, a onda de maré tem ~1,5 metros, propagando-se no sistema estuarino como uma onda progressiva e aumentando para 2,2 metros no seu interior (Lana et al. 2001; Angulo et al. 2016). As correntes de vazante são, em média, 10 a 15% superiores às de enchente, devido às características morfológicas, ao aporte de água doce e à circulação residual (Noernberg 2002).

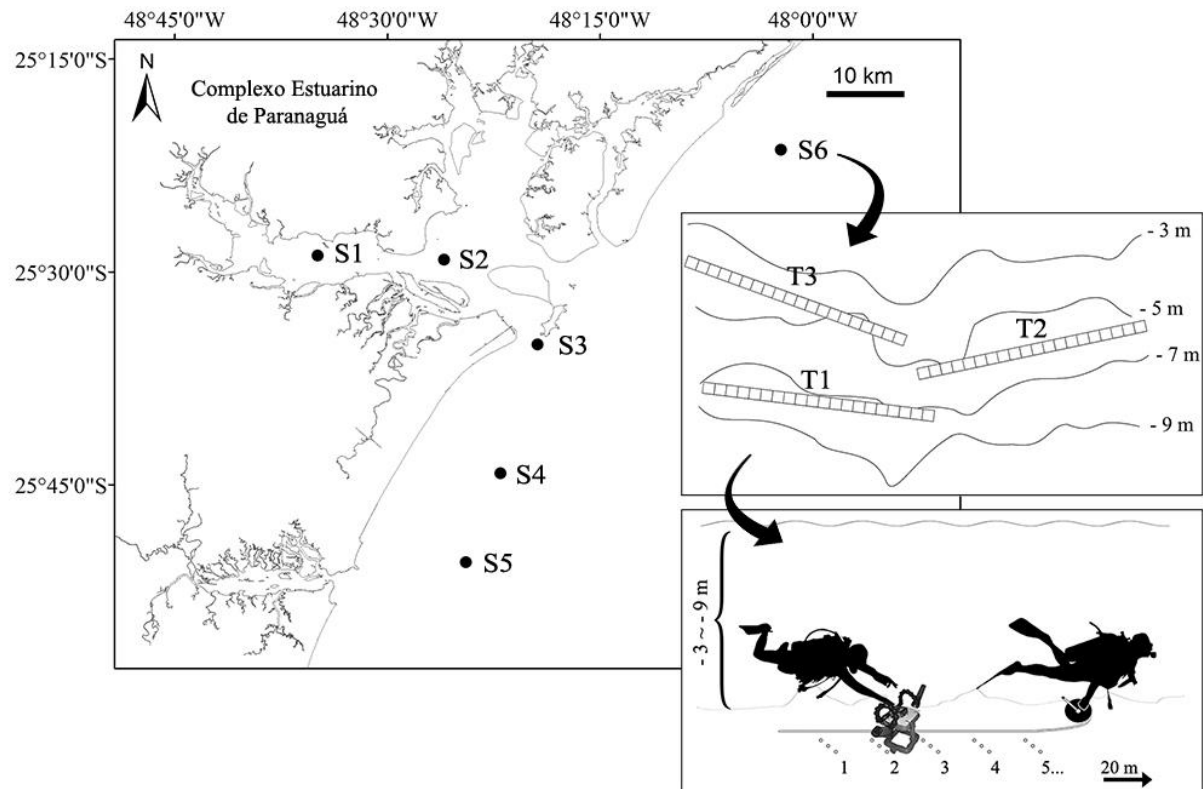


Fig. 1 Costa do Paraná (S Brasil) com a indicação dos seis setores amostrados, onde S1, S2 e S3, correspondem aos setores estuarinos meso-, poli- e euhalino e S4, S5 e S6 correspondem ao setor de plataforma interna. Em cada setor, três transectos lineares de 20 metros de comprimento foram dispostos entre 3 e 9 metros de profundidade em costões rochosos naturais. Ao longo dos transectos, *photoquadrats* de 0,01 m² do substrato foram tomados a cada metro até a distância de 1 metro de cada lado do transecto.

Delineamento amostral e procedimentos de campo

Um delineamento espacialmente hierarquizado foi adotado para amostragens subaquáticas feitas por mergulho scuba ao longo de transectos aleatórios, entre janeiro e abril de 2018, período mais quente e chuvoso, quando são encontradas as maiores densidades de *O. mirabilis* (Lawley et al. 2018). Os transectos foram realizados em seis setores, S1, S2 e S3, correspondendo aos setores estuarinos meso-, poli- e euhalino e S4, S5 e S6 correspondendo ao setor de plataforma interna (Figura 1). Em cada setor, três transectos lineares de 20 metros de comprimento foram dispostos entre 3 e 9 metros de profundidade em substratos rochosos naturais. Ao longo dos transectos, *photoquadrats* de 0,01 m² do substrato foram tomados a cada

metro até a distância de 1 metro de cada lado do transecto. No total foram obtidos e analisados 360 *photoquadrats* em 18 transectos e 6 setores amostrados (Figura 2).

A área ideal dos *photoquadrats* foi definida com base no tamanho do ofiuoide *O. mirabilis*, que possui o disco lobulado variando de 1,3 a 4,3 mm (Granja-Fernández et al. 2014) e na baixa visibilidade nas áreas mais internas estuarinas, o que dificultava a adoção de unidades amostrais maiores. A câmera utilizada foi uma *GoPro Hero 3 Black* adaptada com uma lente macro e duas lanternas, registrando imagens com resolução de 7MP. O comprimento dos transectos seguiu a metodologia adaptada de Bumbeer et al (2016), determinadas pelas próprias características dos costões subtropicais regionais.

Após a tomada das imagens, todas as espécies hospedeiras observadas foram sistematicamente registradas ou coletadas, quando não possível a sua identificação *in situ*. As espécies hospedeiras coletadas foram armazenadas individualmente em sacos plásticos numerados, para posterior identificação em laboratório. A bordo foram tratadas com solução de mentol em água do mar e posteriormente fixadas em formaldeído a 4%.

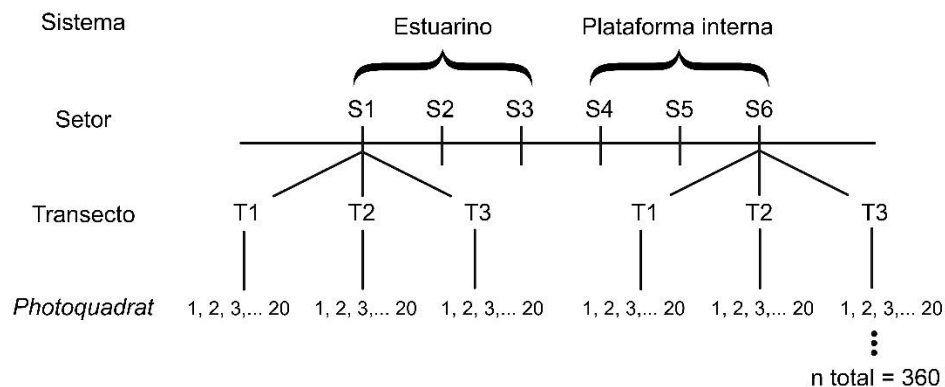


Fig. 2 Desenho amostral espacialmente hierarquizado adotado neste estudo. No total foram obtidos e analisados 360 *photoquadrats* dispostos ao longo de 18 transectos e distribuídos em setores estuarinos e de plataforma interna.

Análise dos dados

Os *photoquadrats* foram analisados com o aplicativo *photoQuad*© (Trygonis and Sini 2012) para determinação: a) da densidade populacional de *O. mirabilis*, expressa pelo número de indivíduos por 0,01 m²; b) da frequência de ocorrência de

O. mirabilis, estimada pela sua presença ou ausência em cada unidade amostral, expressa por porcentagem; c) da taxa de cobertura de *O. mirabilis*, estimada pela sobreposição de 40 pontos (*pixels*) aleatórios nos *photoquadrats* e também expressa por porcentagem; d) da densidade de *O. mirabilis* por espécie hospedeira, estimada pelo número de indivíduos pela área de cobertura do hospedeiro, expressa por número de indivíduos por cm² do hospedeiro. Para as posteriores análises de significância, estas quatro variáveis dependentes foram agrupadas por setor.

Em cada *photoquadrat* foi ainda estimada a riqueza de espécies, isto é, o número total de espécies bênticas registradas por unidade amostral. A riqueza de espécies, as espécies hospedeiras e os setores foram considerados variáveis preditoras. A família de distribuição de probabilidade escolhida foi a binomial negativa, com base no menor Critério de Informação Akaike (AIC, em inglês). Para avaliar a significância das variáveis dependentes, aplicamos modelos gerais de regressão linear (GLMs, em inglês; Zuur et al. 2007) ajustando-as às três variáveis preditoras. Em seguida, identificamos as diferenças com o teste *post hoc* de hipóteses gerais lineares (GLHT, em inglês). Todas as análises estatísticas e gráficos foram produzidos na linguagem computacional *R* (R Core Team, 2018).

Para uma melhor visualização da variabilidade espacial de *O. mirabilis* por setor, construímos um gráfico de bolhas procurando mostrar a relação entre as densidades populacionais de *O. mirabilis*, extrapoladas para m², com locais de atividade portuária mais intensa (Porto de Paranaguá, canais de acesso e áreas de fundeio) e áreas de implantação de recifes artificiais.

Resultados

O ofiuroide *O. mirabilis* foi registrado nos setores estuarinos poli- e euhalinos e nos setores sul da plataforma interna, que são as áreas de atividade portuária mais intensa e com maior disponibilidade de substratos duros (Figura 3). A densidade populacional, frequência de ocorrência e taxa de cobertura de *O. mirabilis* variaram significativamente entre as espécies hospedeiras e os setores (Tabela 1). A frequência de ocorrência também variou significativamente em função da riqueza de espécies (Tabela 1).

As maiores densidades populacionais e taxas de cobertura foram registradas nos setores S2, S3 e S4, enquanto que as menores foram registradas no setor S5

(Figura 4). As maiores frequências de ocorrência foram registradas nos setores estuarinos S2 e S3, enquanto que as menores foram registradas nos setores de plataforma interna S4 e S5 (Figura 4). A espécie não foi registrada no setor S1, localizada no setor estuarino mesohalino, e no setor S6, ao norte da plataforma interna, mais distante das áreas de atividades portuárias mais intensas e de ocorrência de substratos duros.

Registramos nove hospedeiros de *O. mirabilis*, incluindo: os poríferos *Drumacidon reticulatum* (Ridley & Dendy, 1886), *Mycale angulosa* Duchassaing & Michelotti, 1864, *Polymastia janeirensis* (Boury-Esnault, 1973), *Tedania ignis* (Duchassaing & Michelotti, 1864) e um porífero não identificado da Classe Demospongiae; os cnidários *Carijoa riisei* (Duchassaing & Michelotti, 1860) e *Leptogorgia punicea* (Milne-Edwards & Haime); a ascídia *Didemnum perlucidum* Monniot F., 1983; e o briozoário *Schizoporella errata* (Waters, 1878). Destas espécies, *C. riisei*, *D. perlucidum* e *S. errata* não são nativas da costa do Paraná. Três novas espécies de hospedeiros de *O. mirabilis* foram adicionadas à literatura: *D. perlucidum*, *D. reticulatum*, e *S. errata*. Ao todo são registrados 44 táxons de macroinvertebrados hospedeiros de *O. mirabilis* no Atlântico (Tabela 2).

A gorgônia *L. punicea* foi o hospedeiro mais densamente colonizado por *O. mirabilis*, seguido pelo octocoral *C. riisei*, e então pelas demais espécies (Figura 5). O octocoral *C. riisei* foi o hospedeiro mais frequentemente colonizado e a única espécie com registros de colonização em todos os setores. Apesar de abundante, *O. mirabilis* teve registros únicos nos poríferos Demospongiae (espécie não indentificada), *D. reticulatum*, *P. janeirensis* e no briozoário *S. errata*. Foram observados ofiuroides *O. mirabilis* e *Ophiactis savignyi* compartilhando simultaneamente espécies hospedeiras. Durante as rotinas de campo, foi registrado *rafting* de indivíduos adultos de *O. mirabilis* em colônias de briozoários *Amathia* spp., um novo gênero de hospedeiro adicionado a literatura, à deriva próximo a S2, que com certeza se desprenderam do substrato.

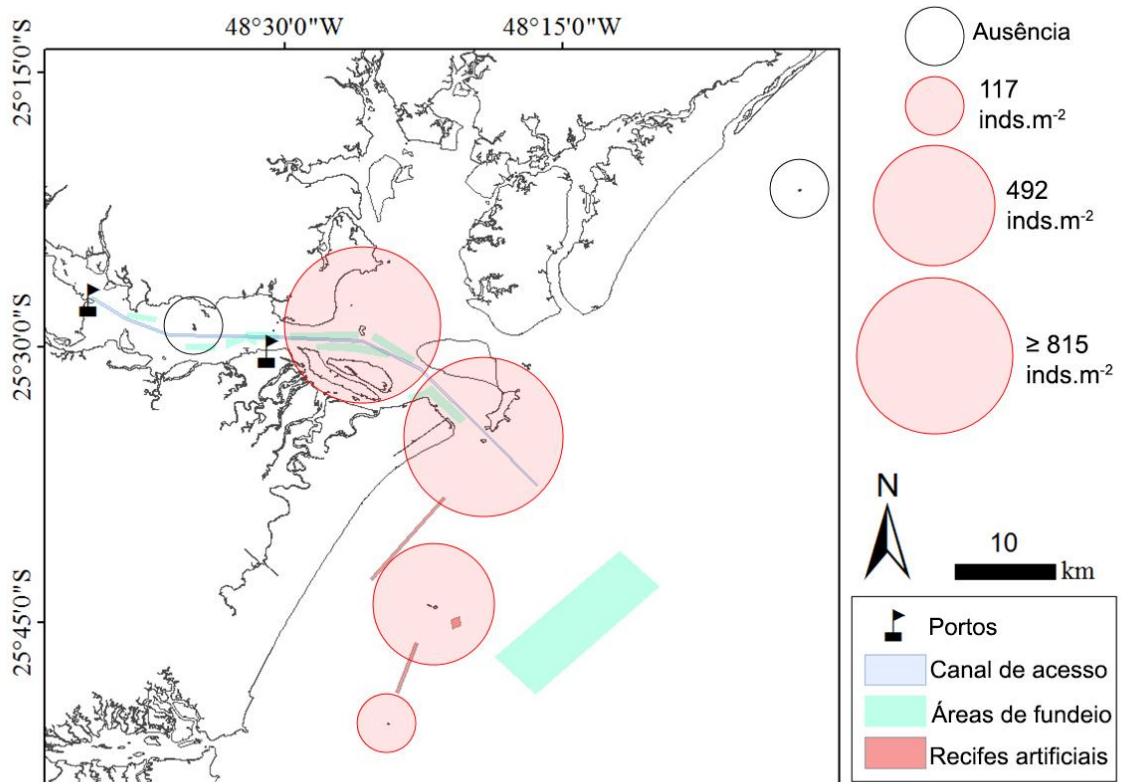


Fig. 3 Representação gráfica das densidades populacionais de *O. mirabilis* por m² nos seis setores amostrados, com indicação da localização dos portos, canal de acesso dos navios, áreas de fundeio dos navios e dos recifes artificiais. Portos de Paranaguá, à leste, e Antonina, à oeste.

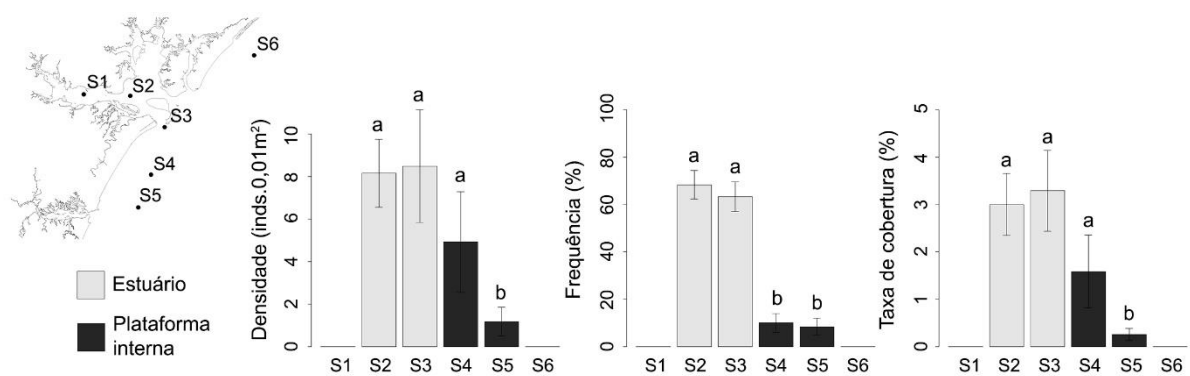


Fig. 4 Variação das diferenças nas densidades populacionais (inds.0,01m⁻²), taxa de cobertura (%) e frequência de ocorrência (%) de *O. mirabilis* nos setores amostrados. Letras representam grupos de significância de acordo com o teste *post hoc* GLHT.

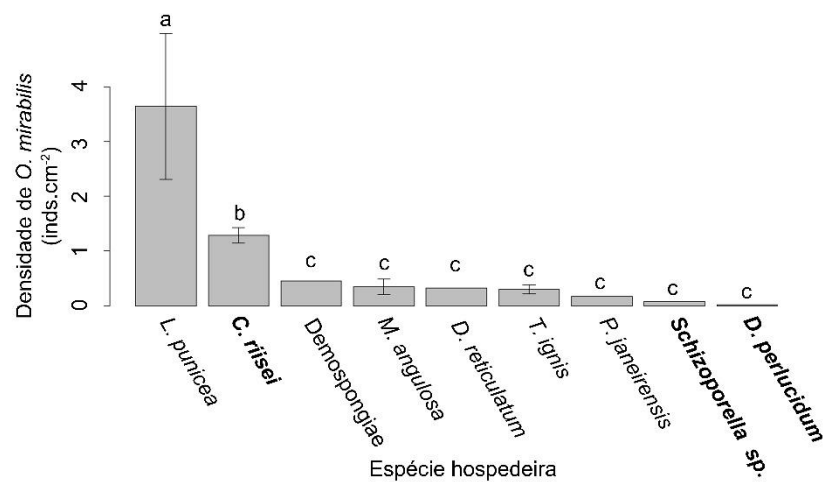


Fig. 5 Densidade média do ofiuroide *O. mirabilis* sobre cada espécie hospedeira (inds.cm⁻²) na costa do Paraná. Negrito indica espécies não-nativas. Letras representam grupos de significância de acordo com o teste *post hoc* GLHT.

Tabela 1 GLM das densidades populacionais, frequência de ocorrência e taxa de cobertura de *O. mirabilis* em função dos preditores: setores, espécies hospedeiras e riqueza de espécies

Variáveis	Preditores	Desvio residual	AIC	Pr (>Chi)
Densidade populacional	setores	300.1	958.0	< 2e-16 ***
	hospedeiros	253.4	873.2	< 2e-16 ***
	setores*hospedeiros	14.7	847.6	0.9023
	riqueza	2.8	1051.4	0.09202
Frequência de ocorrência	setores	132.9	313.3	< 2.2e-16 ***
	hospedeiros	55.4	303.5	9.791e-09 ***
	setores*hospedeiros	5.8	315.9	0.9999
Taxa de cobertura	riqueza	6.0	432.2	0.01402 *
	setores	186.2	589.7	< 2e-16 ***
	hospedeiros	150.3	639.2	< 2e-16 ***
	setores*hospedeiros	4.5	591.2	0.9999
	riqueza	1.8	699.8	0.1728

*** *p* valor < 0.001; * *p* valor < 0.05

Tabela 2 Macroinvertebrados hospedeiros de *Ophiothela mirabilis* Verrill, 1867 no Atlântico registrados na literatura (parte 1 de 3)

Filo	Classe	Ordem	Família	Espécie
Porifera				
	Demospongiae	Dendroceratida	Darwinellidae	<i>Chelonaplysilla erecta</i> (Row, 1911) ³
		Dictyoceratida	Dysideidae	<i>Dysidea etheria</i> de Laubenfels, 1936 ³⁷
		Halichondrida	Axinellidae	<i>Drarmacidon reticulatum</i> (Ridley & Dendy, 1886) ¹
		Haplosclerida	Callyspongiidae	<i>Callyspongia</i> sp. 1 ⁷ <i>Callyspongia</i> sp. 2 ⁷
			Chalinidae	<i>Haliclona</i> sp. ³ <i>Haliclona manglaris</i> Alcolado, 1984 ³ <i>Haliclona melana</i> Muricy & Ribeiro, 1999 ⁷
		Poecilosclerida	Crambeidae	<i>Monanchora arbuscula</i> (Duchassaing & Michelotti, 1864) ⁷
			Desmacididae	<i>Desmapsamma anchorata</i> (Carter, 1882) ²³⁷
			Iotrochotidae	<i>Iotrochota arenosa</i> Rützler, Maldonado, Piantoni & Riesgo, 2007 ²
			Mycalidae	<i>Mycale americana</i> van Soest, 1984 ³ <i>Mycale angulosa</i> (Duchassaing & Michelotti, 1864) ¹³⁴⁶ <i>Mycale (Arenochalina) laxissima</i> (Duchassaing & Michelotti, 1864) ³
			Tedaniidae	<i>Tedania ignis</i> (Duchassaing & Michelotti, 1864) ¹³⁴
		Polymastiida	Polymastiidae	<i>Polymastia janeirensis</i> (Boury-Esnault, 1973) ¹⁴
		Verongiida	Aplysinidae	<i>Aplysina fulva</i> (Pallas, 1766) ³

Referências: ¹ presente estudo; ² Mantelatto et al. 2018; ³ Mantelatto et al. 2016; ⁴ Bumbeer and Rocha 2016; ⁵ Hendler and Brugneaux 2013; ⁶ Hendler et al. 2012; ⁷ Hajdu et al. 2011; ⁸ Moura et al. 2016; ⁹ Thé et al. 2018.

Tabela 2 Macroinvertebrados hospedeiros de *Ophiothela mirabilis* Verrill, 1867 no Atlântico registrados na literatura (parte 2 de 3)

Filo	Classe	Ordem	Família	Espécie
Cnidaria	Anthozoa	Alcyonacea	Clavulariidae	<i>Carijoa riisei</i> (Duchassaing & Michelotti, 1860) ¹³
			Gorgoniidae	<i>Gorgonia ventalina</i> Linnaeus, 1758 ⁶
				<i>Leptogorgia miniata</i> (Milne Edwards & Haime, 1857) ⁵⁸
				<i>Leptogorgia punicea</i> (Milne Edwards & Haime, 1857) ¹³⁴⁶⁹
				<i>Leptogorgia setacea</i> (Pallas, 1766) ³
			Plexauridae	<i>Heterogorgia uatumani</i> Barreira & Castro, 1990 ³
		Scleractinia	Mussidae	<i>Mussismilia hispida</i> (Verrill, 1901) ²
			Pocilloporidae	<i>Madracis decactis</i> (Lyman, 1859) ²
			Zoantharia	Parazoanthidae
				<i>Parazoanthus swiftii</i> (Duchassaing & Michelotti, 1860) ⁴
Sphenopidae	<i>Palythoa caribaeorum</i> (Duchassaing & Michelotti, 1860) ³			
Hydrozoa	Anthoathecata	Milleporidae	<i>Millepora alcicornis</i> Linnaeus, 1758 ²	
Chordata	Ascidiacea	Aplousobranchia	Clavelinidae	<i>Clavelina oblonga</i> Herdman, 1880 ³
			Didemnidae	<i>Didemnum cineraceum</i> (Sluiter, 1898) ³
				<i>Didemnum perlucidum</i> Monniot F., 1983 ¹
				<i>Lissoclinum</i> cf. <i>abdominale</i> Monniot, 1983 ³
		Phlebobranchia	Ascidiidae	<i>Phallusia nigra</i> Savigny, 1816 ³
		Stolidobranchia	Styelidae	<i>Symplegma rubra</i> Monniot, 1972 ³
		Actinopterygii	Gasterosteiformes	<i>Syngnathidae</i>

Referências: ¹ presente estudo; ² Mantelatto et al. 2018; ³ Mantelatto et al. 2016; ⁴ Bumbeer and Rocha 2016; ⁵ Hendler and Brugneaux 2013; ⁶ Hendler et al. 2012; ⁷ Hajdu et al. 2011; ⁸ Moura et al. 2016; ⁹ Thé et al. 2018.

Tabela 2 Macroinvertebrados hospedeiros de *Ophiothela mirabilis* Verrill, 1867 no Atlântico registrados na literatura (parte 3 de 3)

Filo	Classe	Ordem	Família	Espécie
Echinodermata				
	Asteroidea	Valvatida	Ophidiasteridae	<i>Linckia guildingi</i> Gray, 1840 ³
	Echinoidea	Camarodonta	Echinometridae	<i>Echinometra lucunter</i> (Linnaeus, 1758) ³
			Toxopneustidae	<i>Lytechinus variegatus</i> (Lamarck, 1816) ³
	Holothuroidea	Aspidochirotida	Stichopodidae	<i>Isostichopus badionotus</i> (Selenka, 1867) ³
Bryozoa				
	Gymnolaemata	Cheilostomatida	Schizoporellidae	<i>Schizoporella</i> sp. ³
				<i>Schizoporella errata</i> (Waters, 1878) ¹
		Ctenostomatida	Vesiculariidae	<i>Amathia</i> spp. ¹
Stramenopiles				
	Phaeophyceae	Fucales	Sargassaceae	<i>Sargassum</i> spp. ²³

Referências: ¹ presente estudo; ² Mantelatto et al. 2018; ³ Mantelatto et al. 2016; ⁴ Bumbeer and Rocha 2016; ⁵ Hendler and Brugneaux 2013; ⁶ Hendler et al. 2012; ⁷ Hajdu et al. 2011; ⁸ Moura et al. 2016; ⁹ Thé et al. 2018.

Discussão

O ofiuroides *O. mirabilis* está densa e amplamente distribuído nos costões rochosos na costa subtropical do Paraná, em ambientes da plataforma interna e estuarinos de maior salinidade. Suas populações concentram-se nos setores estuarinos poli- e euhalinos, justamente em áreas próximas ao Porto de Paranaguá e com condições ambientais favoráveis, onde possivelmente teve início a introdução na costa do Paraná. Nossos resultados fortalecem a suposição da atividade portuária como vetor de introdução de *O. mirabilis* dentro da escala regional (Hendler and Brugneaux 2013). Seguindo esta linha de raciocínio, os ofiuroides se dispersaram para áreas periféricas através de *rafting* (Hendler and Brugneaux 2013) e principalmente por chuva de propágulos (Lockwood et al. 2009). O estabelecimento de populações do ofiuroides na plataforma interna é viabilizado pela dinâmica local, com a chuva de propágulos fluindo com a pluma do Complexo Estuarino de Paranaguá e em seguida conectando com as correntes de deriva da costa (Noernberg 2002).

Embora o ofiuroides *O. mirabilis* não seja dependente diretamente do substrato, seus hospedeiros o são, e, portanto, a disponibilidade de substratos duros possibilita sua dispersão indireta por *stepping stones* (Hendler and Brugneaux 2013). As correntes costeiras da plataforma fluem predominantemente para o norte (Noernberg 2002), onde há pouquíssimos substratos duros, representados quase unicamente por S6 ao longo de ~30 km. São pequenas as chances da chuva de propágulos atingir este setor afastado (Lockwood et al. 2009), o que explicaria a falta de registros da espécie no setor norte da plataforma interna. Apesar de serem menos habituais as correntes de deriva litorânea em direção ao sul (Noernberg 2002), são maiores as possibilidades da chuva de propágulos atingir substratos duros no setor sul da plataforma interna, pelas características geomorfológicas locais e pela presença de recifes artificiais, além, é claro, da maior proximidade com as operações portuárias (Figura 3). Os registros de *O. mirabilis* nos próprios recifes artificiais (Bumbeer and Rocha 2016) corroboram esta hipótese. Portanto, a dispersão de *O. mirabilis* por *stepping stones* na área sul da plataforma interna pode ser facilitada pela proximidade de substratos duros, naturais e artificiais, que atuam como corredores de habitats com condições favoráveis. Os recifes artificiais podem ainda contribuir para a homogeneização biótica dos organismos bênticos de recifes rochosos em geral,

devido à eliminação de uma barreira natural (Vitule et al. 2012b). É provável que *O. mirabilis* seja apenas uma das espécies a contribuir para a homogeneização biótica nos costões rochosos da costa subtropical do Paraná.

Locais favoráveis ao estabelecimento de uma espécie não-nativa podem não ter sido ainda densamente colonizados devido à distância do ponto inicial de introdução (Lockwood et al. 2009), o que explicaria as menores densidades populacionais registradas na plataforma em comparação com os setores estuarinos de alta salinidade. Neste sentido, *O. mirabilis* tem o potencial de aumentar suas densidades populacionais no setor sul da plataforma e mesmo alcançar novas áreas do setor norte, como por exemplo S6. Monitoramentos serão necessários para acompanhar este processo de dispersão e expansão de *O. mirabilis* ao longo da costa subtropical do Paraná.

O ofiuroide *O. mirabilis* está presente na costa do Paraná em altas densidades, com os valores extrapolados indicando mais de 815 inds.m⁻². Em comparação, Alvarado e Fernández (2005) observaram na Costa Rica densidades máximas de *O. mirabilis* de 0,36 inds.m⁻². Embora as metodologias tenham sido ligeiramente diferentes, também foram baseadas em quadrantes. Estes resultados sugerem que as populações não-nativas de *O. mirabilis* nas águas do Atlântico possuem maior densidade do que as nativas do Pacífico.

A ausência de populações de *O. mirabilis* nos setores estuarinos meso- e oligohalinos é quase certamente explicada pelas baixas salinidades, padrão já registrado por Bumbeer e Rocha (2016). Na sua área nativa de ocorrência, apesar de sua predominância em águas claras de maior salinidade, existem registros de *O. mirabilis* em águas salobras em manguezais (Azofeifa-Solano et al. 2017), indicando que suas respostas ao estresse osmótico sejam similares nas populações do Atlântico e do Pacífico. Hendler and Brugneaux (2013) observaram que a presença do ofiuroide *O. mirabilis* em áreas próximas à pluma do Amazonas só é possível devido à estratificação vertical de águas mais salinas junto ao fundo. *O. mirabilis* possui portanto relativa resiliência às águas estuarinas de maior salinidade, embora não suporte baixas salinidades, assim como os ofiuroides em geral, que são estenohalinos, osmoconformadores e isosmóticos em relação ao meio (Roller and Stickle 1993). Estudos sobre a tolerância osmótica de *O. mirabilis* serão cruciais para avaliar o seu potencial de dispersão e modelar a sua expansão em áreas estuarinas na costa oeste do Atlântico.

Entre as variáveis dependentes testadas, apenas a frequência de ocorrência de *O. mirabilis* foi afetada significativamente pela maior ou menor riqueza de espécies, pelo menos na escala espacial amostrada (Tabela 1), o que pode ser um indicativo de baixa resistência biótica do ecossistema local sobre o ofiuroide. É possível inferir que *O. mirabilis* encontrou nichos disponíveis na costa do no Paraná, otimizados pela baixa predação e competição. Este nicho é a própria superfície de espécies de macroinvertebrados bênticos incrustantes que ocorrem no Paraná, principalmente de cnidários, poríferos, ascídias e briozoários. Padrões de co-ocorrência entre os ofiuroides *O. mirabilis* e *O. savignyi* sobre algumas das espécies hospedeiras sugerem compartilhamento de nichos, mas ainda não há estudos para avaliar as interações positivas e negativas entre as duas espécies. No entanto, observamos que quando co-ocorrem, *O. savignyi* é menos abundante e, aparentemente, ocupa diferentes partes do hospedeiro, preferindo as partes menos expostas, dentro dos orifícios e/ou entre a espécie hospedeira e o substrato.

Sugerimos que *O. mirabilis* se beneficia aparentemente por facilitação direta das espécies hospedeiras (Braga et al. 2018), mas ainda sem evidências claras dos seus efeitos sobre os hospedeiros além da própria presença física (Mantelatto et al. 2016; Lawley et al. 2018). Identificamos cinco espécies com registros únicos de *O. mirabilis*, o que corrobora suas características generalistas e oportunistas já apontadas na literatura (Mantelatto et al. 2016). Além disso, observamos indivíduos adultos de *O. mirabilis* em briozoários *Amathia* spp. que se desprenderam do substrato, indicando que o *rafting* contribui para dispersão do ofiuroide não-nativo. No Atlântico, muitos estudos observaram a tendência de colonização na *gorgônia* *L. punicea* (Hendler and Brugneaux 2013; Mantelatto et al. 2016; Lawley et al. 2018; Thé et al. 2018), o que pode ser um indicativo de preferência. Na Ilha Grande, no Rio de Janeiro, Mantelatto et al. (2016) observaram cinco espécies hospedeiras mais densamente colonizadas por *O. mirabilis*, entre as quais a *gorgônia* *L. punicea*, o octocoral *C. riisei* e o porífero *M. angulosa* possuem padrão similar ao nosso estudo.

Das nove espécies hospedeiras identificadas, três são igualmente não-nativas (*C. riisei*, *D. perlucidum* e *S. errata*), indicando que a fusão invasora pode ter contribuído para a invasão de *O. mirabilis* no Paraná (Simberloff and Von Holle 1999; Lockwood et al. 2009). Muitos estudos que constataram o tipo de interação por facilitação sustentam a hipótese de fusão invasora (Braga et al. 2018). Estudos abordando as interações de espécies não-nativas em ecossistemas impactados

antropicamente são necessários, principalmente em ambientes marinhos e estuarinos (Frehse et al. 2016). O octocoral *C. riisei* possivelmente foi a principal espécie não-nativa a contribuir para a dispersão do ofiuroide *O. mirabilis* na costa subtropical do Paraná. *C. riisei* é a espécie não-nativa mais difundida e frequente na região (Bumbeer and Rocha 2016) e nossos resultados indicaram claramente a associação entre o octocoral e o ofiuroide. Mantelatto et al. (2016) também observaram que o octocoral *C. riisei* foi o hospedeiro mais frequentemente colonizado, o que reforça novamente a ideia da fusão invasora na costa oeste do Atlântico. Além disso, Azofeifa-Solano et al. (2017) registraram em seu estudo no Pacífico que a ocorrência de *O. mirabilis* estava também associada com uma única espécie de octocoral não identificado “no meio de um canal de mangue”.

Os efeitos do ofiuroide *O. mirabilis* sobre os ecossistemas costeiros de substrato duro não são diretamente visíveis e não foram estimados no presente estudo. No entanto, é possível que só se tornem perceptíveis a longo prazo, sabendo-se que em geral tendem a ser negativos (Vitule et al. 2012a; Blackburn et al. 2014). Até o momento, é possível inferir que estes potenciais efeitos sobre o ecossistema permanecem indiretos e biologicamente mediados por espécies hospedeiras preferenciais (Braga et al. 2018). Estudos experimentais de campo e laboratório serão necessários para avaliar os efeitos diretos de *O. mirabilis* sobre as espécies hospedeiras e sobre a diversidade biológica dos costões regionais.

Como já registrado por Hendler and Brugneaux (2013) e Lawley et al. (2018), observamos em campo que muitos indivíduos de *O. mirabilis* apresentam-se quebrados e em regeneração, indicando que a fissiparidade pode ser relevante para sua reprodução. Embora ainda não tenham sido identificados predadores de *O. mirabilis* na costa oeste do Atlântico (Hendler et al. 2012; Mantelatto et al. 2016), é possível que estas lesões tenham relação com a predação. Além disso, a reprodução por fissiparidade e a cor de *O. mirabilis*, restrita ao amarelo-alaranjado no Atlântico (Hendler et al. 2012), seria um indicativo da baixa variabilidade genética da espécie. Como exemplo, estudos genéticos com espécies de coral-sol (*Tubastraea* spp.) no sul do Atlântico sugerem que a reprodução assexuada exerce relevante papel no sucesso invasivo da espécie (Capel et al. 2017). Enquanto que a estrutura genética das populações de *O. mirabilis* na costa oeste do Atlântico continua a ser uma lacuna no conhecimento.

Referências

Alvarado JJ, Fernández C. (2005) Equinodermos del Parque Nacional Marino Ballena, Pacífico, Costa Rica. *Rev Biol Trop.* 2005;53:275–84

APPA (2018) Porto de Paranaguá tem recorde na descarga de granéis sólidos. Associação dos Portos de Paranaguá e Antonina. <http://www.portosdoparana.pr.gov.br/modules/noticias/article.php?storyid=1834&tit=Porto-de-Paranagua-tem-recorde-na-descarga-de-graneis-solidos>. Accessed 26 December 2018.

Angulo RJ, Borzone CA, Noernberg MA, Rosa LC (2016) The state of Paraná beaches. In: Short AD, Klein AH da F (eds) *Brazilian beach systems*. Springer International Publishing Switzerland, pp 419–464

Azofeifa-Solano JC, Mena S, Alvarado JJ, et al (2017) Echinoderm diversity of a tropical estuary in the largest river basin of the Costa Rican Pacific, Eastern Tropical Pacific. *Check List* 13:2113. doi: 10.15560/13.3.2113

Blackburn TM, Essl F, Evans T, et al (2014) A Unified Classification of Alien Species Based on the Magnitude of their Environmental Impacts. *PLoS Biol* 12(5). doi: 10.1371/journal.pbio.1001850

Braga RR, Gómez-Aparicio L, Heger T, et al (2018) Structuring evidence for invasional meltdown: broad support but with biases and gaps. *Biol Invasions* 20:923–936. doi: 10.1007/s10530-017-1582-2

Brandini FP (2014) Marine biodiversity and sustainability of fishing resources in Brazil: a case study of the coast of Paraná state. *Reg Environ Chang* 14:2127–2137. doi: 10.1007/s10113-013-0458-y

Brandini FP, Silva AS, Silva ET, Kolm H (2007) Sources of nutrients and seasonal dynamics of chlorophyll in the inner shelf off Paraná state—South Brazil Bight. *J Coast Res* 23:1131–1140. doi: 10.2112/04-0360.1

Bumbeer J, Cattani AP, Chierigatti NB, Rocha RM (2016) Biodiversity of benthic macroinvertebrates on hard substrates in the Currais Marine Protected Area, in southern Brazil. *Biota Neotrop* 16:1676-0611. doi: 10.1590/1676-0611-BN-2016-0246

Bumbeer J, Rocha RM (2016) Invading the natural marine substrates: a case study with invertebrates in South Brazil. *Soc Bras Zool* 33:1–7. doi: 10.1590/S1984-4689zool-20150211

Capel KCC, Toonen RJ, Rachid CTCC, et al (2017) Clone wars: asexual reproduction dominates in the invasive range of *Tubastraea* spp. (Anthozoa: Scleractinia) in the South-Atlantic Ocean. *PeerJ* 5:e3873. doi: 10.7717/peerj.3873

Cassey P, Delean S, Lockwood JL, et al (2018) Dissecting the null model for biological invasions: A meta-analysis of the propagule pressure effect. *PLOS Biol* 1–16. doi: 10.1371/journal.pbio.2005987

Catford JA, Jansson R, Nilsson C (2009) Reducing redundancy in invasion ecology by integrating hypotheses into a single theoretical framework. *Divers Distrib* 15:22-40. doi: 10.1111/j.1472-4642.2008.00521.x

Floerl O, Inglis GJ, Dey K, Smith A (2009) The importance of transport hubs in stepping-stone invasions. *J Appl Ecol* 46:37–45. doi: 10.1111/j.1365-2664.2008.01540.x

Frehse FA, Braga RR, Nocera GA, Vitule JRS (2016) Non-native species and invasion biology in a megadiverse country: scientometric analysis and ecological interactions in Brazil. *Biol Invasions* 18:3713–3725. doi: 10.1007/s10530-016-1260-9

Fridley, J.D., Stachowicz, J.J., Naeem, D.F., Sax, D.F., Seabloom, E.W., Smith, M.D., Stohlgren, T.J., Tilman, D., Von Holle, B., 2007. The invasion paradox: reconciling pattern and process in species invasions. *Ecology* 88, 3–17.

Glasby TM, Connell SD, Holloway M, Hewitt C (2007) Nonindigenous biota on artificial structures: could habitat creation facilitate biological invasions? *Mar Biol* 151:887-895. doi: 10.1007/s00227-006-0552-5

Granja-Fernández R, Herrero-Pérezrul MD, López-Pérez RA, et al (2014) Ophiuroidea (Echinodermata) from coral reefs in the Mexican Pacific. *ZooKeys* 406:101–145. doi: 10.3897/zookeys.406.6306

Hajdu E, Peixinho S, Fernandez JCC. Esponjas marinhas da Bahia: guia de campo e laboratório. Rio de Janeiro: Museu Nacional; 2011

Hendler G, Brugneaux SJ (2013) New records of brittle stars from French Guiana: *Ophiactis savignyi* and the alien species *Ophiothela mirabilis* (Echinodermata: Ophiuroidea). *Mar Biodivers Rec* 6:1–5. doi: 10.1017/S1755267213000845

Hendler G, Migotto AE, Ventura CRR, Wilk L (2012) Epizoic *Ophiothela* brittle stars have invaded the Atlantic. *Coral Reefs* 31:1005. doi: 10.1007/s00338-012-0936-6

Lana PC, Marone E, Lopes RM, Machado EC (2001) The subtropical estuarine complex of Paranaguá Bay, Brazil. *Coastal marine ecosystems of Latin America*. Springer, Berlin, pp 131–145

Lane SJ, Tobalske BW, Moran AL, et al (2018) Costs of epibionts on Antarctic sea spiders. *Mar Biol* 165:1–8. doi: 10.1007/s00227-018-3389-9

Lawley JW, Fonseca AC, Faria-Júnior E, Lindner A (2018) Occurrence of the non-indigenous brittle star *Ophiothela* cf. *mirabilis* Verrill, 1867 (Echinodermata, Ophiuroidea) in natural and anthropogenic habitats off Santa Catarina, Brazil. *Check List* 14:453–459. doi: 10.15560/14.2.453

Lenz M, Ahmed Y, Garcia M, et al (2018) Heat challenges can enhance population tolerance to thermal stress in mussels: a potential mechanism by which ship

transport can increase species invasiveness. *Biol Invasions* 1–16. doi: 10.1007/s10530-018-1762-8

Lockwood JL, Cassey P, Blackburn TM (2005) The role of propagule pressure in explaining species invasions. *Trends Ecol Evol* 20:223–228. doi: 10.1016/j.tree.2005.02.004

Lockwood JL, Cassey P, Blackburn, TM (2009) The more you introduce the more you get: the role of colonization pressure and propagule pressure in invasion ecology. *Diversity Distrib* 15:904–910. doi: 10.1111/j.1472-4642.2009.00594.x

Mantelatto MC, Carlos-Júnior L, Creed J (2018) Spatial distribution, host species and observed rafting of the non-indigenous brittle star *Ophiothela mirabilis* (Echinodermata: Ophiuroidea) at Ilha Grande Bay, Brazil. Xth International Conference on Marine Bioinvasions

Mantelatto MC, Vidon LF, Silveira RB, et al (2016) Host species of the non-indigenous brittle star *Ophiothela mirabilis* (Echinodermata : Ophiuroidea): an invasive generalist in Brazil? *Mar Biodivers Rec* 9:1–7. doi: 10.1186/s41200-016-0013-x

Miller AW, Ruiz GM, Minton MS, Ambrose RF (2007) Differentiating successful and failed molluscan invaders in estuarine ecosystems. *Mar Ecol Prog Ser* 322:41–51. doi: 10.3354/meps332041

Moura RL, Amado-Filho GM, Moraes FC, et al (2016) An extensive reef system at the Amazon River mouth. *Sci Adv* 2:. doi: 10.1126/sciadv.1501252

Noernberg MA (2002) Processos morfodinâmicos no complexo estuarino de Paranaguá – Paraná – Brasil: um estudo a partir de dados “*in situ*” e Landsat – TM. D SC thesis, Universidade Federal do Paraná

R Development Core Team (2018) R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna <https://www.r-project.org/>

Roller RA, Stickle WB (1993) Effects of temperature and salinity acclimation of adults on larval survival, physiology, and early development of *Lytechinus variegatus* (Echinodermata: Echinoidea). *Mar Biol* 116:583–591. Doi: 10.1007/BF00355477

Seebens H, Gastner MT, Blasius B (2013) The risk of marine bioinvasion caused by global shipping. *Ecol Lett* 16:782–790. doi: 10.1111/ele.12111

Simberloff D (2006) Invasional meltdown 6 years later: Important phenomenon, unfortunate metaphor, or both? *Ecol Lett* 9:912–919. doi: 10.1111/j.1461-0248.2006.00939.x

Simberloff D, Von Holle B (1999) Positive interactions of nonindigenous species: invasional meltdown? *Biol Invasions* 1:21–32. doi: 10.1111/j.1461-0248.2006.00939.x

Thé J, Oliveira M, Matthews H, Correia F (2018) The invasive brittle star *Ophiothela mirabilis* Verrill, 1867 (Echinodermata, Ophiuroidea) in the southwestern Atlantic: filling gaps of distribution, with comments on an octocoral host. *Lat Am J Aquat Res* 46:1123–1127. doi: 10.3856/vol46-issue5-fulltext-25

Trygonis V, Sini M (2012) PhotoQuad: a dedicated seabed image processing software, and a comparative error analysis of four photoquadrat methods. *J Exp Mar Bio Ecol* 424–425:99–108. doi: 10.1016/j.jembe.2012.04.018

Tyrell MC, Byers JE (2007) Do artificial substrates favor nonindigenous fouling species over native species? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 342: 54-60. doi: 10.1016/j.jembe.2006.10.014

Vitule JRS, Freire CA, Vazquez DP, Nuñez MA, Simberloff D (2012a) Revisiting the Potential Conservation Value of Non-Native Species. *Conservation Biology* 26: 1153–1155. doi: 10.1111/j.1523-1739.2012.01950.x

Vitule JRS, Skóra F, Abilhoa V (2012b) Homogenization of freshwater fish faunas after the elimination of a natural barrier by a dam in Neotropics. 111–120. doi: 10.1111/j.1472-4642.2011.00821.x

Zuur AF, Ieno EN, Smith GM (2007) Analysing ecological data. Springer, New York