

UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

CLEMERSON RICHARD PEDROSO

ECOLOGIA DO ZOOPLÂNCTON NÃO NATIVO *KELICOTTIA BOSTONIENSIS*
(ROUSSELET, 1908): UMA REVISÃO DA LITERATURA, MODELAGEM DE NICHOS E
EFEITOS SOBRE METACOMUNIDADES

CURITIBA

2023

UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

CLEMERSON RICHARD PEDROSO

ECOLOGIA DO ZOOPLÂNCTON NÃO NATIVO *KELICOTTIA BOSTONIENSIS*
(ROUSSELET, 1908): UMA REVISÃO DA LITERATURA, MODELAGEM DE NICHOS E
EFEITOS SOBRE METACOMUNIDADES

Tese apresentada no curso de Pós-graduação em
Ecologia e Conservação do Setor de Ciências
Biológicas da Universidade Federal do Paraná,
como requisito parcial à obtenção do título de
Doutor em Ecologia e Conservação.

Orientador: Prof. Dr. Jean Ricardo Simões Vitale

CURITIBA

2023

DADOS INTERNACIONAIS DE CATALOGAÇÃO NA PUBLICAÇÃO (CIP)
UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ
SISTEMA DE BIBLIOTECAS – BIBLIOTECA DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

Pedroso, Clemerson Richard.

Ecologia do zooplâncton não nativo *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908): uma revisão da literatura, modelagem de nicho e efeitos sobre metacomunidades. / Clemerson Richard Pedroso . – Curitiba, 2023.

1 recurso on-line : PDF.

Tese (Doutorado) – Universidade Federal do Paraná, Setor de Ciências Biológicas.

Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação.

Orientador: Prof. Dr. Jean Ricardo Simões Vitule.

1. Invasões biológicas. 2. Nicho (Ecologia). 3. Mudanças climáticas. 4. Ecologia aquática. 5. Zooplâncton. 6. Bioclimatologia. 7. Espécies. I. Vitule, Jean Ricardo Simões, 1975-. II. Universidade Federal do Paraná. Setor de Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação. III. Título.

Bibliotecária: Rosilei Vilas Boas CRB-9/939



MINISTÉRIO DA EDUCAÇÃO
SETOR DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ
PRÓ-REITORIA DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO ECOLOGIA E
CONSERVAÇÃO - 40001016048P6

TERMO DE APROVAÇÃO

Os membros da Banca Examinadora designada pelo Colegiado do Programa de Pós-Graduação ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO da Universidade Federal do Paraná foram convocados para realizar a arguição da tese de Doutorado de **CLEMERSON RICHARD PEDROSO** intitulada: **Ecologia do zooplâncton não nativo *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908): uma revisão da literatura, modelagem de nicho e efeitos sobre metacomunidades**, sob orientação do Prof. Dr. JEAN RICARDO SIMÕES VITULE, que após terem inquirido o aluno e realizada a avaliação do trabalho, são de parecer pela sua APROVAÇÃO no rito de defesa.

A outorga do título de doutor está sujeita à homologação pelo colegiado, ao atendimento de todas as indicações e correções solicitadas pela banca e ao pleno atendimento das demandas regimentais do Programa de Pós-Graduação.

CURITIBA, 19 de Outubro de 2023.

Assinatura Eletrônica

30/10/2023 17:48:02.0

JEAN RICARDO SIMÕES VITULE

Presidente da Banca Examinadora

Assinatura Eletrônica

31/10/2023 17:29:26.0

GILMAR PERBICHE NEVES

Avaliador Externo (UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS)

Assinatura Eletrônica

08/11/2023 09:31:26.0

LUIZ FELIPE MACHADO VELHO

Avaliador Externo (UNIVERSIDADE ESTADUAL DE MARINGÁ)

Assinatura Eletrônica

07/11/2023 09:50:59.0

CLÁUDIA COSATA BONECKER

Avaliador Externo (UNIVERSIDADE ESTADUAL DE MARINGÁ)

AGRADECIMENTOS

Primeiramente devo agradecer ao meu orientador Prof^o Dr. Jean Vitule, afinal sem o aceite de orientação a quatro anos atrás nada disso estaria acontecendo. Obrigado pelas orientações e por me chamar atenção quando era devido, levarei para sempre tudo que aprendi e absorvi, muito obrigado!

Obrigado as minhas colegas de laboratório, sempre fomos um grupo unido, prontos para se ajudar no que fosse necessário. Obrigado Ju, Lais, Lari e Nati sem cada uma de vocês eu estaria perdido. Obrigado também a todos os colegas que passaram pelo LEC nem que um pouquinho certamente tem um pedacinho marcado na minha caminhada. Obrigado a todos que sempre estavam dispostos a me auxiliar, um agradecimento especial a Tatiane Mantovano por trabalhar junto comigo nos modelos de nicho como coautora e por me ajudar nos primeiros passos dentro da modelagem, obrigado. Agradeço muito a Prof^a Dra. Patricia Carla Giloni de Lima por disponibilizar o espaço do laboratório na Unicentro.

Um obrigado a todos do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação que sempre estavam disponíveis quando precisei, obrigado ao corpo docente, a secretaria por sempre responder minhas dúvidas (não eram poucas), a UFPR pela oportunidade de vivenciar o ambiente de uma instituição federal de qualidade. Agradeço a Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - CAPES, não é dúvida nenhuma que sem a bolsa o doutorado não seria possível.

Muito obrigado a banca por aceitar o convite, espero humildemente que o trabalho esteja adequado, todos são profissionais excelentes que admiro muito como pessoa e como pesquisadores. Inclusive cada um tem uma parcela importante de contribuição na minha caminhada com o zooplâncton.

Tendo agradecido ao meio acadêmico, preciso agradecer muito a minha esposa Maria Fernanda, jamais conseguirei retribuir tamanho suporte e companheirismo. Em você eu encontrei forças quando não tinha. Te amo meu amor! Você contribuiu demais para que fosse possível chegar até aqui, sem seu apoio eu com certeza absoluta não chegaria a lugar nenhum, e ainda que chegasse não valeria a pena sem você. Agradeço a minha família pelo apoio emocional, ao meu pai onde ele estiver e principalmente minha mãe. Uma guerreira, verdadeiro exemplo, desde meus 11 anos é minha mãe e meu pai, sempre trabalhando duro e ganhando pouco. Você é um exemplo, e na sua simplicidade a pessoa mais forte, inteligente e maravilhosa. Te amo mãe sem você nada disso seria possível.

Agradeço pôr fim a todos que fizeram parte dessa jornada, e a Deus por permitir que ela aconteça.

RESUMO

A introdução de espécies não nativas é uma das principais causas de mudanças globais. Os ambientes aquáticos são particularmente afetados pela presença de espécies não nativas, e registros de novas ocorrências são cada vez mais comuns em todo o mundo. Neste contexto, organismos zooplancônicos não nativos ganham destaque, uma vez que são facilmente transportados de seus habitats. Diante disso, esta tese foi estruturada em três capítulos. O Capítulo 1 foi baseado em uma revisão sistemática da literatura por estudos que registraram efeitos ecológicos associados a espécies não nativas de zooplâncton. Os efeitos foram classificados de acordo com o nível ecológico que ocorriam: individual ($n = 17$ estudos), populacional ($n = 130$), comunidade ($n = 76$) e ecossistema ($n = 8$). Observou-se desequilíbrio nos esforços de pesquisa nos diferentes níveis ecológicos, com maior ênfase no nível populacional. Foram encontrados vieses tanto para o tipo de efeito observado quanto para os grupos mais estudados, sendo assim é importante direcionar maior atenção para grupos menos estudados a fim de compreender o panorama geral dos efeitos causados pela introdução de zooplâncton não nativo. No Capítulo 2, foram construídos modelos climáticos para investigar a adequabilidade ambiental da espécie não nativa *Kellicottia bostoniensis* e outros seis rotíferos cosmopolitas. A construção desses modelos foi baseada nas distribuições dessas espécies e na relação com variáveis bioclimáticas para o cenário futuro de mudanças climáticas (ano 2080). Os modelos da espécie não nativa e das espécies nativas foram comparados quanto ao aumento e deslocamento. Também foram calculadas a sobreposição e as áreas de vantagem bioclimática para *Kellicottia*. Os resultados revelaram um aumento nas áreas de adequabilidade ambiental para a espécie não nativa no futuro. Tanto as espécies nativas quanto a não nativa apresentaram deslocamento de nicho entre as condições atuais e futuras, em direção aos polos. Foram identificadas diversas áreas onde a adequabilidade ambiental de *K. bostoniensis* será mais favorável em comparação com a comunidade nativa. Os resultados fornecem um indicativo importante de áreas que exigem atenção prioritária, uma vez que a diferença de adequação em favor da espécie não nativa pode apontar locais suscetíveis a futuros impactos ecológicos. O Capítulo 3 foi conduzido em um rio neotropical localizado no litoral sul do Brasil, onde foram investigadas as metacomunidades de zooplâncton em dois períodos distintos (2019 e 2022), ao longo de um gradiente ambiental e de antropização. O rio apresentava ocorrência da presença de *K. bostoniensis* e da macrófita não nativa *Urochloa arrecta*. Foram utilizadas diferentes metodologias com o propósito de investigar os componentes internos responsáveis pela estruturação das metacomunidades. A análise interna indicou que ambas as metacomunidades em nível específico são mais influenciadas pelo componente biótico e que as comunidades com presença de espécies não nativas são mais fortemente influenciadas por esse componente, assim como as comunidades mais afetadas pela antropização. As metacomunidade de fato são guiadas em parte pela influência positivas de espécies não nativas. A estrutura preponderante é aninhada, possivelmente efeito da urbanização e invasão de espécies concentradas em um trecho do rio.

Palavras-chaves: Invasões biológicas; Sobreposição de nicho; Mudanças climáticas; Metacomunidades aquáticas.

ABSTRACT

The introduction of non-native species is one of the main causes of global changes. Aquatic environments are particularly affected by the presence of non-native species, and records of new occurrences are increasingly common worldwide. In this context, non-native zooplankton organisms take center stage as they are easily transported from their habitats. Consequently, this thesis was structured into three chapters. Chapter 1 was based on a systematic literature review of studies documenting ecological effects associated with non-native zooplankton species. The effects were classified according to ecological level: individual ($n = 17$ studies), population ($n = 130$), community ($n = 76$), and ecosystem ($n = 8$). Imbalances were observed in research efforts at different ecological levels, with a greater emphasis on population-level changes. Biases were found in both the type of observed effects and the most studied groups. Therefore, it is important to focus more attention on less-studied groups to comprehend the overall panorama of effects caused by the introduction of non-native zooplankton. Chapter 2 involved constructing climate models to investigate the environmental suitability of the non-native species *Kellicottia bostoniensis* and six other cosmopolitan rotifers. These models were based on the distributions of these species and their relationship with bioclimatic variables for the future scenario of climate change (year 2080). The models of the non-native species and native species were compared with respect to increase and displacement. Overlap and bioclimatic advantage areas for *Kellicottia* were also calculated. The results revealed an expansion in the environmental suitability areas for the non-native species in the future. Both native and non-native species showed a niche displacement between current and future conditions, moving towards the poles. Several areas were identified where the environmental suitability for *K. bostoniensis* will be more favorable compared to the native community. These results provide an important indication of areas requiring priority attention, as the difference in suitability in favor of the non-native species may highlight locations susceptible to future ecological impacts. Chapter 3 was conducted in a neotropical river located in the southern coast of Brazil, where zooplankton metacommunities were investigated in two distinct periods (2019 and 2022) along an environmental and anthropization gradient, with the presence of *K. bostoniensis* and the invasive macrophyte *Urochloa arrecta*. Different methodologies were employed to investigate the internal components responsible for structuring the metacommunities. Internal analysis indicated that both specific-level metacommunities are more influenced by the biotic component, especially those with the presence of non-native species and those communities most affected by anthropogenic factors. Metacommunities are indeed partially guided by the positive influence of non-native species. The preponderant structure is nested, possibly the effect of urbanization and invasion of species concentrated in a stretch of the river.

Keywords: Biological invasions; Niche overlap; Climate change; Aquatic metacommunities.

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL.....	8
CAPÍTULO 1: REVISÃO SISTEMATIZADA.....	11
INTRODUÇÃO.....	13
METODOLOGIA.....	14
RESULTADOS.....	15
DISCUSSÃO.....	18
CONCLUSÃO.....	22
CAPÍTULO 2: MODELAGEM DE NICHOS.....	23
INTRODUÇÃO.....	25
METODOLOGIA.....	27
RESULTADOS.....	30
DISCUSSÃO.....	37
CONCLUSÃO.....	41
CAPÍTULO 3: METACOMUNIDADES.....	42
INTRODUÇÃO.....	44
METODOLOGIA.....	46
RESULTADOS.....	53
DISCUSSÃO.....	61
CONCLUSÃO.....	68
CONCLUSÕES GERAIS.....	69
REFERÊNCIAS.....	72
LISTA DE APÊNDICES.....	101

INTRODUÇÃO GERAL

Os ecossistemas de água doce desempenham uma função vital ao proporcionar uma ampla variedade de serviços ecossistêmicos que são essenciais para o bem-estar humano, enquanto sustentam uma biodiversidade abundante e diversificada (Olden et al., 2020; Diaz et al., 2018; Maasri et al., 2022; Lynch et al., 2023). No entanto, esses ambientes estão enfrentando uma ameaça substancial devido à intervenção humana (Dudgeon et al., 2006; Agostinho, et al., 2009; Junk et al., 2014).

Em escala global, as introduções de espécies não nativas, seja de forma deliberada ou acidental, são amplamente reconhecidas como um dos principais desafios para a conservação dos ecossistemas de água doce (Bailey et al., 2005; Meyerson & Mooney, 2007; Simberloff & Vitale, 2014; Novoa et al., 2019). Essas introduções são resultadas da superação de barreiras geográficas através do transporte humano (Blackburn et al., 2015) e o estabelecimento em ambientes aquáticos tem grande associação com a modificação de habitat (Nunes et al., 2021).

Os organismos não nativos exercem um impacto significativo sobre a diversidade dos ambientes, seja de forma direta, através da competição e predação, ou de forma indireta, pela modificação da estrutura dos habitats das espécies nativas (Crooks, 2002). Essas espécies não nativas frequentemente se tornam invasoras, desencadeando perturbações ecossistêmicas que resultam em declínio populacional, degradação genética das espécies locais e implicações adversas para a sociedade e a saúde humana devido às interações com as espécies nativas (Simberloff, 2003; Pimentel et al., 2005; Simberloff et al., 2013; Ellender & Weyl, 2014; Doherty et al., 2016; Vitousek et al., 2017).

Os efeitos de organismos não nativos no ecossistema não ocorrem de forma isolada, e aliados às mudanças climáticas podem impactar negativamente a biodiversidade (Robinson et al., 2020). Certamente, determinadas espécies sofrerão mais com o aumento da temperatura global que outras, e no contexto de invasão isso chama mais atenção, uma vez que espécies invasoras podem ser favorecidas frente às novas temperaturas, em função da capacidade de sobrevivência destes organismos em condições adversas (Loreau et al., 2001; Brown et al., 2004). As previsões para o aumento da temperatura, demonstram cenários alarmantes, com o aumento das médias globais da temperatura da superfície da terra de 2,4 até 6,4 graus em um intervalo de 110 anos de 1990 até 2100 (IPCC 2014).

O processo de mudança climática está ocorrendo rapidamente, o que o torna ainda mais preocupante, uma vez que levará a várias extinções de espécies e à redistribuição das populações (Dukes & Mooney, 1999; Thomas et al., 2004; Walther et al., 2009). Isso ocorre porque as altas temperaturas podem afetar o ciclo de vida dos organismos e a sua capacidade

competitiva, resultando na diminuição da densidade dessas espécies (Yurista, 1999; Sala et al., 2000; Jeppesen et al., 2010). A falta de preocupação legislativa específica para determinados grupos de invertebrados não nativos como o zooplâncton (Faria et al., 2022) torna a investigação de seus efeitos importante e urgente. O zooplâncton desempenha um papel crucial como consumidores primários (Lansac-Tôha et al., 2003a), utilizando a comunidade do fitoplâncton (produtores primários) como sua principal fonte de alimento (Simões & Sonada, 2009; Esteves, 2011). Essa interação é de extrema importância para a transferência de energia da base da cadeia alimentar para níveis superiores nos ecossistemas aquáticos (Blettler & Bonecker, 2007; Tundisi & Matsumura-Tundisi, 2016).

A espécie de rotífero invasor *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) tem sua origem na América do Norte e foi inicialmente identificada e descrita por Charles F. Rousselet em um lago localizado na cidade de Boston, Estados Unidos, em agosto de 1907 (Rousselet, 1908). Essa espécie teve seu primeiro registro fora de sua área de origem, quando foi encontrada em um lago na Suécia (Carlin, 1943). A partir desse momento, vários registros dessa espécie foram documentados em toda a Europa, incluindo países como Holanda, França e Finlândia (Leentvaar, 1961; Eloranta, 1988; Balvay, 1994).

Embora existam registros de ocorrência de outras espécies do gênero *Kellicottia* na região neotropical, a espécie *K. bostoniensis* sabidamente não é nativa dessa região (Mantovano et al., 2015; Bomfim et al., 2016; Zhdanova et al., 2019; Macedo et al., 2020; Gomes et al., 2022) e pode representar ameaças as espécies nativas (Oliveira et al., 2019). No Brasil, seu primeiro registro foi documentado por Lopes et al. (1997) no estado do Paraná, no reservatório da Usina de Segredo (Rio Iguaçu). Posteriormente, foram identificadas mais ocorrências em diversos estados brasileiros, abrangendo rios, lagoas e reservatórios (Landa et al., 2002; Lucinda et al., 2004; Peixoto et al., 2010; Mantovano et al., 2015; Bomfim et al., 2016; De-Carli et al., 2018; Macedo et al., 2020; Gomes et al., 2022). Acredita-se que essa espécie tenha chegado a novos ambientes por meio da água em lastros de navios e da dispersão de ovos de resistência por outros animais (Arnemo et al., 1968; Lopes et al., 1997; Bailey et al., 2005).

Grandes eventos de invasão e registros de efeitos de espécies não nativas zooplanctônicas em ambientes naturais registrados pela literatura (Shiganova et al., 2001; Akoblu et al., 2014) e sua capacidade de afetar populações (Walsh et al., 2018; Maruoka & Urabe, 2020; Gueroun et al., 2020), comunidades (Kratina & Winder, 2015; Soares et al., 2018) e ecossistemas (Balvert et al., 2009; Walsh et al., 2017; Oliveira et al., 2019) fomentam uma

necessidade de se estudar mais as interações entre as espécies não nativas e nativas do zooplâncton.

Além das interações é necessário olhar em um contexto mais amplo, identificando a relação que espécies invasoras podem ter dentro de uma metacomunidade. As espécies não nativas são selecionadas pelos mesmos fatores regionais e locais que as espécies nativas para que seja possível se estabelecer em novas comunidades e a partir delas se dispersar para os demais componentes das metacomunidades (Brown & Barney 2021). É fato que a ação humana promove conexões e expansões ou dispersões não naturais entre metacomunidades, sobretudo para espécies de zooplâncton que podem ser transportadas entre os ambientes com certa facilidade (Stasko et al., 2012). A dispersão, característica essencial do estudo de metacomunidades (de Bie et al., 2012), pode ser mediadora da chance de estabelecimento de espécies não nativas, de forma que ambientes conectados com recebimento de propágulos nativos podem apresentar uma diminuição da probabilidade de invasão biológica (Beaury et al., 2020).

Considerando o contexto complexo acima exposto ainda há muitas questões sobre espécies não nativas do zooplâncton a serem respondidas. Quais efeitos são registrados e mais frequentemente associados a espécies não nativas do zooplâncton? Quais as previsões que modelos de distribuição de espécies podem gerar a respeito da área de adequação bioclimática para *K. bostoniensis* e representantes nativos. Como são estruturadas as metacomunidades que abrigam espécies não nativas? Pouco se sabe sobre os resultados de interação da *K. bostoniensis* frente a filtradores nativos. Esta espécie possui alguma vantagem comparada com seus análogos nativos? Essas são algumas das questões que o presente trabalho objetivou investigar, a partir de uma revisão bibliográfica, estudo de uma metacomunidade de um rio neotropical e de modelos de nicho para distribuição futura de *K. bostoniensis* em comparação com espécies nativas.

CAPÍTULO 1

UMA REVISÃO DOS EFEITOS DO ZOOPLÂNCTON NÃO NATIVO.

RESUMO

A introdução de espécies não nativas é uma das causas mais expressivas da perda de biodiversidade no mundo. O zooplâncton é um componente importante nas cadeias alimentares, como consumidor primário em ecossistemas, e por isso, quando se tornam invasores podem causar impactos significativos. Nesse contexto, o presente estudo teve como objetivo realizar uma revisão da literatura sobre os efeitos do zooplâncton não nativo em diferentes níveis ecológicos dos sistemas aquáticos invadidos. Foi realizada uma revisão da literatura atual (últimos 20 anos), buscando por estudos que registraram alterações causadas por algum zooplâncton não nativo, e cada efeito observado pelos estudos foi classificado de acordo com o nível ecológico afetado. Um total de 156 estudos foram incluídos na revisão, resultando em 222 efeitos observados. A maioria dos estudos concentrou-se em apenas algumas espécies não nativas, principalmente do grupo Cladocera, e evidenciou mudanças demográficas ao nível populacional. Concluímos que as diversas lacunas na literatura sobre zooplâncton não nativo derivam do mesmo problema: um número excessivo de investigações sobre os mesmos táxons, utilizando as mesmas abordagens. Consequentemente, os efeitos registrados são semelhantes, uma vez que vêm dos mesmos grupos, negligenciando grupos menos estudados, mas não necessariamente menos impactantes. Um maior foco em estudos de espécies menos conhecidas poderia gerar uma compreensão mais abrangente dos efeitos do zooplâncton não nativo e contribuir para a distribuição dos esforços de conservação além das espécies mais conhecidas.

Palavras-Chave: Zooplâncton Invasor, Exótico; Aquático; Impacto.

A REVIEW OF NON-NATIVE ZOOPLANKTON EFFECTS

ABSTRACT

The introduction of non-native species is one of the most significant causes of biodiversity loss worldwide. Zooplankton plays a crucial role in food chains as a primary consumer in ecosystems; hence, when they become invaders, they can cause significant impacts. In this context, this study aimed to conduct a literature review on the effects of non-native zooplankton at different ecological levels in invaded aquatic systems. A review of the current literature (last 20 years) was conducted, seeking studies that documented alterations caused by any non-native zooplankton. Each effect observed in the studies was classified according to the affected ecological level. A total of 156 studies were included in the review, resulting in 232 observed effects. The majority of studies focused on only a few non-native species, mainly from the Cladocera group, highlighting demographic changes at the population level. We conclude that the various gaps in the literature regarding non-native zooplankton stem from the same problem: an excessive number of investigations on the same taxa, utilizing similar approaches. Consequently, the recorded effects are similar, as they come from the same groups, neglecting less studied but not necessarily less impactful groups. A greater emphasis on studies of lesser-known species could provide a more comprehensive understanding of the effects of non-native zooplankton and contribute to distributing conservation efforts beyond the most well-known species.

Key words: Invasive Zooplankton; Exotic, Aquatic, Impact.

INTRODUÇÃO

Ambientes naturais estão constantemente sofrendo com a degradação antrópica globalmente e necessitam de novas políticas de conservação (Junk et al., 2014; Maasri et al., 2022). Vários ecossistemas em diferentes localidades estão enfrentando problemas com eventos de invasão em larga escala por espécies não nativas (Simberloff & Vitule, 2014, Darwall et al., 2018). Uma vez que as barreiras geográficas são superadas através de atividades humanas, bem como as restrições bióticas e abióticas, uma espécie pode se tornar invasora, reproduzindo-se e gerando uma população fora de seu local de origem (Richardson et al., 2000). Por meio de suas interações com espécies nativas ou com outras espécies invasoras, os invasores podem causar diversas alterações no ecossistema, incluindo a diminuição das populações nativas, a degradação genética das espécies locais e perdas econômicas (Vitousek et al., 1996; Simberloff & Vitule, 2014; Diagne et al., 2021).

As espécies de zooplâncton desempenham um papel fundamental na manutenção dos ecossistemas naturais (Lansac-Tôha et al., 2003a; Gazulha et al., 2011; Lucena-Moya & Duggan, 2011; Rumes et al., 2011). Elas são consumidoras primárias, utilizando comunidades produtoras e outros organismos como alimento (Simões & Sonoda, 2009) e, assim, atuam como componentes fundamentais das cadeias alimentares (Blettler & Bonecker, 2007). Organismos não nativos têm diversos efeitos na comunidade de zooplâncton, como por exemplo, alteração na distribuição vertical das espécies dentro da comunidade, devido, em parte, ao comportamento anti-predatório, sendo este um efeito mensurável comum de espécies não nativas nas populações nativas (Bourdeau et al., 2015). Quando em papel de predadores, como ocorre com representantes marinhos podem ser responsáveis por impactos severos na teia trófica (Akoglu et al., 2014). Portanto, o conhecimento dos impactos causados pelos invasores nesta comunidade é de particular importância. Bollens et al. (2002) e Dexter & Bollens (2020) realizaram revisões importantes sobre o zooplâncton não nativo de forma geral, e conseguiram evidenciar vieses taxonômicos e geográficos.

Revisões da literatura tem se mostrado eficazes na identificação de questões importantes, além de lacunas e áreas negligenciadas (Lowry et al., 2013; Watkins et al., 2021; Diagne et al., 2021). Considerando os problemas gerados por organismos não nativos de zooplâncton em ambientes naturais, foi realizada uma revisão sistemática da literatura sobre os efeitos de espécies de zooplâncton não-nativas globalmente. Ao mesmo tempo, buscou-se ampliar revisões anteriormente realizadas (Bollens et al., 2002; Dexter & Bollens 2020), focando em efeitos causados por zooplâncton não nativo. A revisão foi direcionada à estudos que avaliaram alguma mudança na dinâmica do sistema aquático em diferentes níveis

ecológicos causados por espécies não nativas de zooplâncton. Reconhecendo que os impactos das espécies não nativas de zooplâncton são incertos e desconhecidos, é esperado encontrar evidências de mudanças nos diferentes níveis ecológicos associados a biota nativa.

METODOLOGIA

Foi conduzida uma revisão bibliográfica da literatura recente (20 anos) consistindo em uma amostragem sobre a literatura de zooplâncton não nativo associado a efeitos ecológicos segundo métodos de Cucherousset & Olden (2011). A busca foi realizada na base de dados *Web of Science* e foi concluída em junho de 2020. A pesquisa concentrou-se nos grupos taxonômicos que compõem a variedade de espécies de zooplâncton. A fim de abranger a nomenclatura usada, foram empregados os seguintes termos: “*zooplankton*” AND (“*invasion*” OR “*invasive*” OR “*non-native*” OR “*non-indigenous*” OR “*introduced*” OR “*exotic*” OR “*alien*”). O objetivo na escolha dessa combinação de palavras na pesquisa foi abranger trabalhos que abordassem zooplâncton e que também mencionaram a relação com espécies não-nativas em seus textos, mantendo a consistência com revisões anteriores que empregaram o mesmo conjunto de palavras (Bollens et al., 2002, Dexter & Bollens, 2020). Os termos de pesquisa forneceram resultados além dos efeitos, uma vez que era um objetivo obter estudos dentro do tema geral de zooplâncton não nativo antes de refinar ainda mais os resultados. Essa metodologia permitiu identificar trabalhos onde palavras como “*effect*” e “*impact*” não eram utilizadas por não serem o foco principal da pesquisa, mas mesmo assim os autores poderiam identificar alterações na dinâmica natural associada a presença de espécies não nativas zooplanctônicas.

Após a conclusão da busca básica, os resultados foram analisados para identificar artigos que demonstrassem o efeito de um zooplâncton não nativo em qualquer nível ecológico, seja no ecossistema, comunidade, população ou indivíduo. Todos os artigos da busca passaram por etapas de verificação em série, podendo ou não ser eliminados no início ou final das etapas. Inicialmente, os artigos foram filtrados com base em seus títulos. Nesta etapa, foram eliminados os trabalhos que estavam distantes do tema ou que, por algum motivo, foram incluídos nos resultados, bem como aqueles relacionados ao tópico, mas que não tratavam de espécies não nativas de zooplâncton. Nesse ponto os trabalhos restantes que passaram pela primeira verificação eram submetidos a uma segunda triagem, desta vez com base em seus resumos. Após a leitura dos textos completos, foi possível compilar um banco de dados para a revisão inicial. Na fase final, os artigos selecionados foram examinados quanto à menção a efeitos ambientais causados por espécies não nativas de zooplâncton ou alterações que

ocorriam devido à presença dessas espécies. Os resultados da triagem final foram selecionados para análise.

Os efeitos ambientais considerados envolveram qualquer alteração na dinâmica natural dos ecossistemas, em qualquer nível ecológico, seja de forma direta ou indireta (Pyšek et al., 2020). O nível em que o efeito ocorreu foi considerado conforme registrado no artigo e apenas aqueles que foram efetivamente medidos e apoiados por dados empíricos foram considerados. Os estudos foram categorizados de acordo com os efeitos registrados, mostrando o nível ecológico em que a mudança ocorreu e os efeitos dentro desse nível, adaptando a abordagem utilizada por Cucherousset & Olden (2011). Dessa forma, mais de um efeito por nível poderia ocorrer e mais de um nível poderia ser afetado. Um estudo, por exemplo, que encontrasse alterações no comportamento, taxas demográficas e distribuição de espécies teria três efeitos distintos em dois níveis ecológicos (individual e populacional).

RESULTADOS

A busca inicial usando as palavras-chave resultou em um total de 1809 artigos relacionados ao tópico. A partir desse conjunto inicial, 1.045 foram excluídos durante as triagens iniciais de títulos e resumos por estarem fora do escopo da revisão (principalmente com base no grupo taxonômico), por não estarem em inglês ou por serem outras revisões. Os artigos elegíveis foram lidos na íntegra para identificar as informações necessárias para a revisão. A última etapa incluiu um total de 159 artigos que abordavam espécies de zooplâncton não nativas causadoras de algum efeito em espécies nativas (Apêndice 1).

Os artigos foram identificados como tratando de algum tipo de alteração ambiental ou nos componentes bióticos, que poderia ser considerada como um efeito causado por espécies de zooplâncton não nativas. A partir dos dados coletados nos artigos com efeitos, foi registrado um grande número de estudos que se concentravam em apenas um grupo taxonômico, resultado do foco em apenas algumas espécies não nativas (Figura 1).

O grupo Cladocera foi aquele que apresentou o maior número de estudos focados em efeitos (Figura 1). Mais do que o dobro dos artigos revisados tratava de cladóceros planctônicos em comparação com o segundo grupo mais estudado, os Ctenophora, ficando evidente que existe um viés de grupo taxonômico nos estudos.

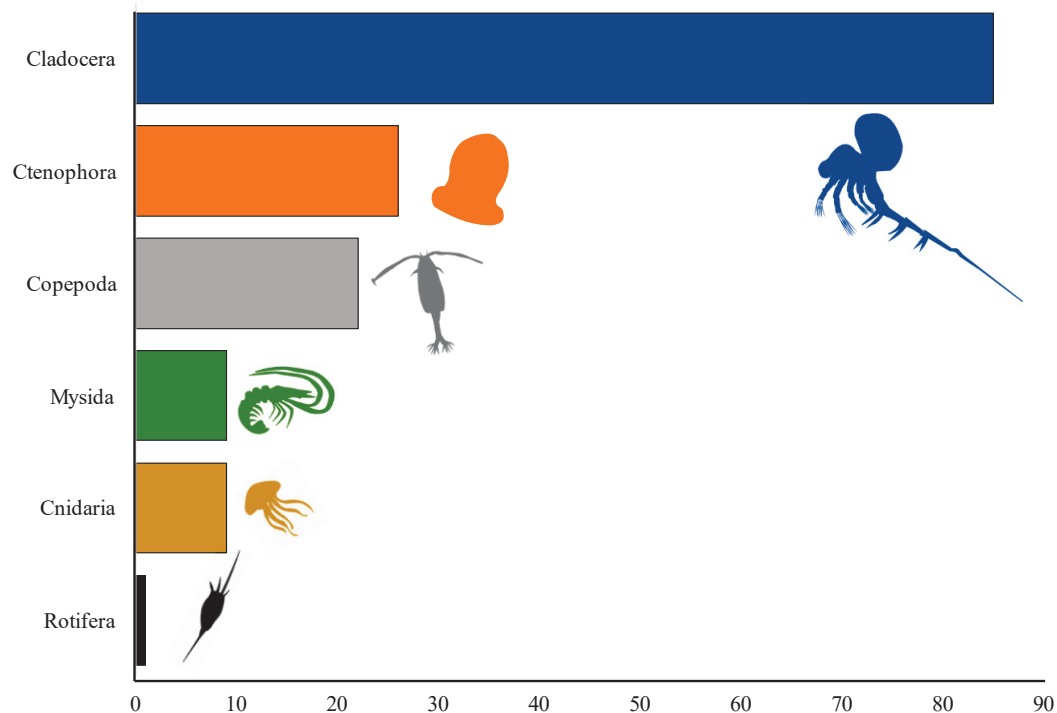


Figura 1. Número total de estudos de acordo com o grupo taxonômico estudado.

Os estudos foram divididos em categorias com base no nível ecológico em que o efeito foi observado, permitindo a identificação de mais de um efeito no mesmo estudo. Desta forma, foram identificados 238 efeitos no total, considerando todos os níveis ecológicos avaliados. As mudanças nas taxas vitais foram os efeitos mais frequentes no nível individual ($n=11$). Notavelmente, as mudanças nas taxas demográficas das espécies foram muito mais frequentemente registradas ($n=125$), representando 96,15% dos efeitos a nível populacional e 52,52% do total de efeitos. No nível da comunidade, a maioria dos estudos registrou mudanças na teia alimentar ($n=39$), representando metade dos efeitos neste nível. No nível do ecossistema, poucos efeitos foram identificados ($n=8$), e todos foram enquadrados como alterações abióticas, que se resumiram a alterações de transparência e qualidade da água. Foi identificada uma forte relação entre o grupo de cladóceros e os efeitos observados em diferentes níveis, especialmente os efeitos demográficos a nível populacional (Figura 2).

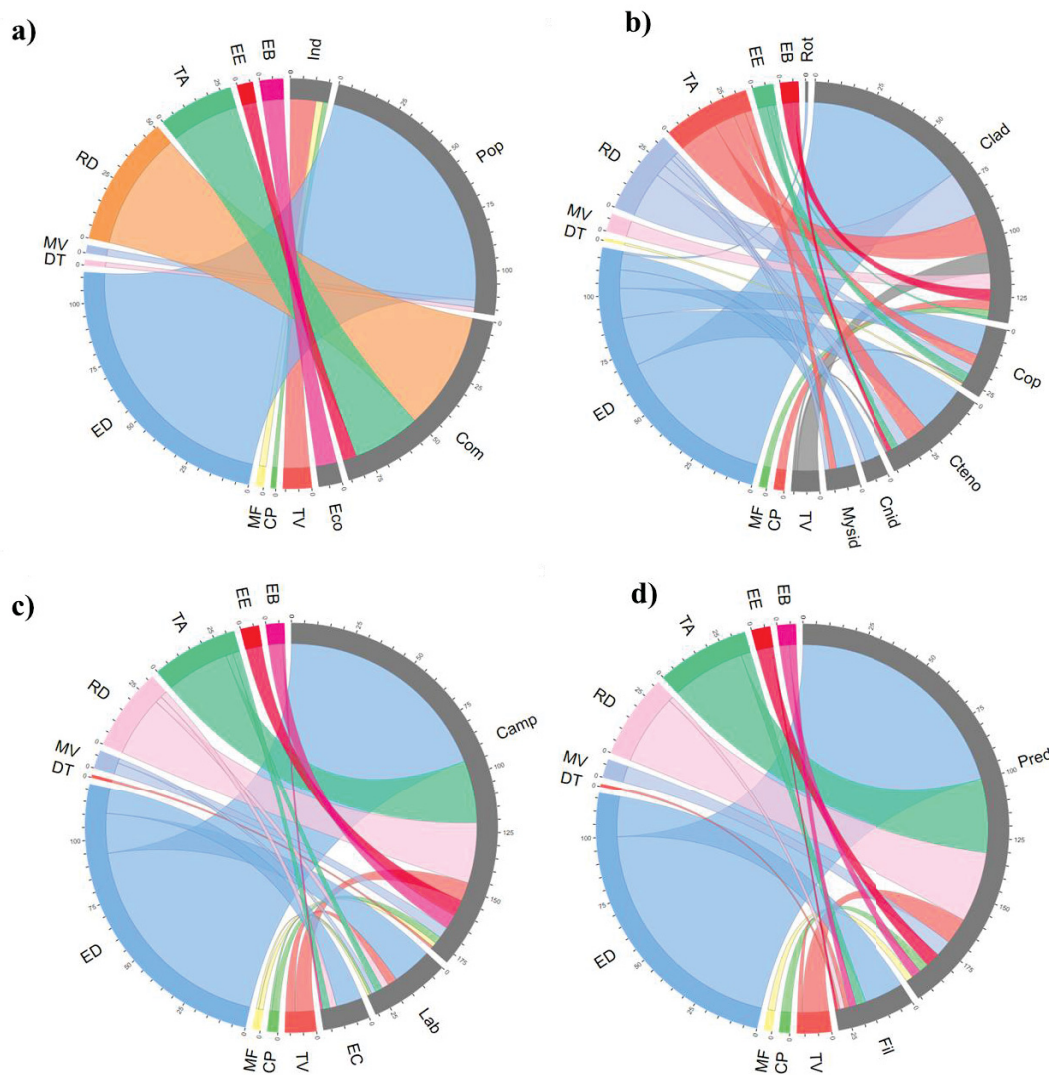


Figura 2. Gráficos de corda relacionando nível ecológico do efeito observado, grupos taxonômicos, tipo de abordagem do estudo e hábito alimentar com os efeitos causados por zooplâncton não nativo. a) Efeitos observados para cada nível ecológico; b) Efeitos observados por grupo taxonômico; c) Efeitos observados de acordo com o tipo de abordagem de estudo; d) Efeitos observados por hábito alimentar da espécie de zooplâncton não nativo estudada. Os efeitos observados são: Taxas vitais (TV); Comportamento (CP); Morfologia (MF); Efeitos demográficos (ED); Mudanças na distribuição (DT); Migração vertical (MV); Mudanças na riqueza e diversidade (RD); Mudanças na teia alimentar (TA); Extinção de espécies (EE); e Efeitos bioquímicos (EB). Os níveis ecológicos são: Individual (Ind); População (Pop); Comunidade (Com); e Ecossistema (Eco). Os grupos taxonômicos são: Rotifera (Rot), Cladocera (Clad), Copepoda (Cop), Ctenophora (Cteno), Cnidaria (Cnid) e Mysidae (Mysid). As abordagens de estudo são: Estudo de campo (Camp), Experimento de laboratório (Lab) e Experimento de campo (EC). Os hábitos alimentares são: Predador (Pred) e filtrador (Filt).

Rotifera foi o grupo com menor representatividade entre organismos causadores de efeitos (n=1). Efeitos ecossistêmicos foram exclusivamente ocasionados por Cladocera e Ctenophora. Estudos que registraram alterações de comportamento e morfologia foram restritos à Cladocera. Em termos de abordagens, os estudos de campo foram os mais frequentes, seguidos de experimentos de laboratório. Todas as abordagens observaram mais resultados relacionados ao nível de população.

DISCUSSÃO

O presente estudo revelou diversos efeitos de espécies não nativas zooplânctônicas em diferentes níveis ecológicos. A maioria dos estudos estava relacionado ao grupo dos cladóceros, que dominou de forma significativa a literatura do zooplâncton causador de efeitos. Os efeitos mais frequentes registrados foram efeitos demográficos atuantes no nível de população. O segundo nível mais afetado por espécies não nativas foi a comunidade a partir de efeitos na riqueza, diversidade e alterações da teia trófica. As abordagens de estudos de campo dominaram os resultados, encontrando efeitos nos níveis de comunidade e população. Os resultados do estudo realizado para o grupo dos peixes por Olden & Chucherousset (2011) registraram mais artigos concentrados no nível individual provenientes de abordagens experimentais, um dos níveis menos frequentes no presente estudo. Certamente esses resultados divergentes têm relação com as diferenças entre os grupos estudados. Muito disso se dá pela utilização de peixes como modelos de estudo de abordagens experimentais com implicações a nível de indivíduo como investigações de comportamento (Mittelbach et al., 2014).

A metodologia utilizada buscou abranger trabalhos com qualquer efeito causado por espécies não nativas do zooplâncton nas condições naturais, em termos abióticos e bióticos. Nem todas as espécies não nativas se tornam invasoras (Lovell et al., 2006) e uma porção pequena do número de organismos transportados para ambientes nativos é responsável por mudanças na dinâmica natural e efeitos ambientais (Anton et al., 2019). Ao contrário do que ocorre com outros grupos (Lowry et al., 2013), o número de estudos sobre os efeitos do zooplâncton é pequeno, criando uma preocupação ainda maior. A maioria das tendências observadas nos trabalhos que registram os efeitos de cladóceros de água doce é certamente influenciada pelo estudo desigual de certas espécies (Castilho-Noll et al., 2023). Nesse caso, os principais responsáveis são as espécies do gênero *Bythotrephes* (Leydig, 1860) (Bollens et al., 2002; Dexter & Bollens 2020). Esse padrão de viés taxonômico nos estudos também é reconhecido para espécies de outros grupos, alguns relacionadas a grandes eventos de invasões

múltiplas como aconteceu no Mar Negro com os Ctenophora *Mnemiopsis leidyi* e *Beroë ovata* (Shiganova et al., 2001; Akoblu et al., 2014).

Isso não significa que devemos ignorar a capacidade dos grupos mais estudados de causar efeitos sobre espécies nativas (Dumitru et al., 2001; Bungartz & Branstrator 2003; Barbiero & Rockwell 2008; Bunnell et al., 2011; Bunnell et al. 2012). A consistência desse padrão torna seguro afirmar que os esforços de pesquisa estão concentrados nessas áreas, provavelmente devido ao alto nível de efeito identificado para esses grupos taxonômicos e ao consequente avanço e intensificação dos estudos envolvendo-as (Lowry et al., 2013; Pyšek et al. 2020). O problema está no fato de que muitas espécies dentro dos grupos podem estar sendo ignoradas e seus efeitos não estão sendo registrados (Guerin et al., 2018).

Esse viés de efeitos relacionados à Cladocera não é surpreendente (Bollens et al., 2020), especialmente considerando que os grupos mais estudados são associados à invasão dos Grandes Lagos da América do Norte, que estão cercados por centros de pesquisa (Bourdeau et al., 2016; de Stasio et al., 2018). A alta incidência de estudos com as mesmas espécies de zonas temperadas levanta a preocupação de que locais com alta diversidade são certamente subestimados, uma vez que essas regiões recebem pouca atenção e investimento, especialmente os *hotspots* de biodiversidade das regiões tropicais (Myers et al., 2000; Jeschke & Heger 2018; Castilho-Noll et al., 2023). Além disso, devemos mencionar o baixo nível de resistência biótica existente em locais invadidos pelos grupos mais estudados (Bilio & Niermann 2004; Gordina et al., 2005; Jeschke & Heger 2018). Por exemplo, nos Grandes Lagos, onde, devido à sua idade geológica muito jovem (cerca de 12.000 anos), é esperada uma menor resistência biótica devido à baixa taxa de endemismo nesses ambientes (Reid & Orlova, 2002). Quando se trata de espécies que causam efeitos em ambientes naturais, a preocupação se torna ainda maior, como tem sido demonstrado por revisões ao longo dos anos (Pyšek et al., 2008; Frehse et al., 2016).

Não se deve ainda esquecer a influência de fatores como desenvolvimento econômico e científico (Essl et al., 2019; Dexter & Bollens 202), que, ao mesmo tempo, que possibilitam mais pesquisas sobre espécies não nativas também estão associados a maiores pressões de propágulos de fontes antrópicas (Lowry et al., 2013; Watkins et al., 2021). Por exemplo, a influência do comércio internacional nas invasões biológicas é bastante clara (Hulme 2021), uma vez que países desenvolvidos possuem atividades taxas de exportação mais intensas sofrendo mais com introduções. Considerando esses fatores e o grande número de invasões de espécies com efeitos em lugares como a América do Norte e a Europa, é plausível considerar uma possível ameaça às espécies nativas em regiões com intensa movimentação de frota

marítima para exportação (Drake & Lodge, 2004). Não é surpreendente que existam lacunas também sobre dados econômicos para espécies não nativas de zooplâncton (Diagne et al., 2021). Sendo assim, os vieses relatados podem ser influenciados pela falta de interesse econômico na maior parte do zooplâncton, já que esse grupo em um primeiro momento pode ter sua capacidade de afetar a economia negligenciada. Certamente, a falta de estudos não indica a ausência de perdas econômicas, porém, a literatura em geral, aborda apenas as espécies mais conhecidas (Watkins et al., 2021), reconhecidas por causarem danos ambientais e, potencialmente, econômicos (Adelino et al., 2021).

Exemplos de mudanças nos diferentes níveis ecológicos são encontrados, desde alterações no comportamento de indivíduos em determinadas populações (Bourdeau et al., 2016) até funções do ecossistema (Ellis et al., 2011; Brown et al., 2012). No entanto, também foram encontrados vieses quanto ao efeito observado dentro de cada nível ecológico. De forma bastante marcante, os efeitos identificados, em sua maioria, consistem em mudanças nas taxas demográficas dentro das comunidades de zooplâncton nativo, como reduções no número de presas (Foster & Sprules, 2010; Rodrigues et al., 2020), alteração na densidade de competidores (Engel & Tollrian, 2012), mudanças na biomassa (Rudstam et al., 2015) e até mesmo um aumento na abundância das espécies (Altukhov et al., 2014). Seja um aumento ou uma diminuição nas densidades naturais de populações nativas, essas mudanças causam efeitos no ambiente, mesmo que indiretamente (Crooks, 2002).

Diversos estudos têm evidenciado efeitos a nível populacional, especialmente em relação a espécies predadoras bem estudadas (Vehmaa et al., 2018; Hasnain & Arnott 2019; Berges et al., 2020). Dessa forma, é possível traçar um paralelo entre as características das espécies mais estudadas e os níveis ecológicos mais representativos, uma vez que os efeitos dos predadores são mais facilmente mensurados, ocasionando sua predominância na literatura. Ainda que o ambiente e as comunidades nativas influenciem as diferenças na intensidade dos efeitos das espécies não nativas (Soares et al., 2018), as características biológicas da espécie estão intrinsecamente ligadas aos efeitos acentuados na redução demográfica (Bilio & Niermann 2004; Bagheri et al., 2012; Walsh et al., 2018). Esse padrão também pode indicar que a coleta de informações sobre biomassa, abundância e densidade de espécies utiliza metodologias e técnicas mais simples em comparação com outros aspectos nos níveis individual e do ecossistema, por exemplo. Dessa forma, mais dados coletados levam a observações mais frequentes de efeitos demográficos, com resultados em diferentes escalas espaciais (Guerin et al., 2018) e temporais (Sinclair et al., 2016). O mesmo padrão é observado em menor intensidade para o nível de comunidade, com efeitos tróficos por exemplo. Nesse

caso a incidência de estudos que registram efeitos deste tipo e neste nível certamente está ligada com o papel efetivo que o grupo do zooplâncton desempenha na dinâmica trófica dos ambientes (Lansac-Tôha et al., 2003a; Blettler & Bonecker, 2007; Heneghan et al., 2016; Feniova et al., 2022).

Diante disso, é complexo fazer afirmações consistentes sobre os grupos taxonômicos com maior efeito nos registros de zooplâncton não nativo. Grupos menos frequentemente associados a efeitos também podem causar alterações nas comunidades naturais. Espécies não nativas como *Hemimysis anomala* G.O. Sars, 1907 (Mysida) têm potencial para causar grandes mudanças na biodiversidade (Penk et al., 2015), apesar de terem sido observados com pouca frequência na presente revisão. Outra espécie com pouca representatividade nesta revisão é o rotífero não nativo *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908). Essa espécie de Rotifera foi registrada em apenas um estudo com efeito (Oliveira et al., 2019) e pode ser utilizada como um bom exemplo para representar uma parcela dos dados que sofrem com a falta de estudos identificando efeitos em espécies nativas. Rotifera possui poucos taxa marinhos (Sergers 2008), ser pouco representado pode estar associado a sua baixa tolerância à salinidade, fato que limitaria muito sua recorrência nos estudos de efeitos uma vez que a amostragem abrangeu os oceanos.

Deve-se destacar que o presente estudo não realizou uma distinção de efeitos positivos ou negativos. É necessário cautela ao determinar se o efeito de uma espécie não nativa é positivo ou negativo, pois informações controversas que chegam aos tomadores de decisão, relacionadas ao tema, podem ser fatores de confusão em relação aos efeitos de espécies não nativas (Hanley & Roberts, 2019). As alegações sobre os benefícios de algumas espécies não nativas não devem ser generalizadas, pois uma extrapolação e uso mal intencionado dessas informações pode fomentar políticas públicas incoerentes e aumentar a negligência diante deste problema ambiental (Faria et al., 2022), abrindo brechas na legislação que promovam o cultivo de espécies não nativas comprovadamente causadora de impactos (Charvet et al., 2021). Isso é ainda mais preocupante em países em desenvolvimento que sofrem com introduções justificadas apenas por fins econômicos (Vitule & Prodócimo 2012).

É compreensível considerar que uma abordagem que por definição classifica qualquer alteração ambiental causada por espécies não nativas como prejudicial possa estar equivocada (Sax et al., 2022), mas outros pontos de vista devem ser considerados, de acordo com a dependência do contexto do fenômeno (Vitule & Pelicice 2023). Deve-se ainda ressaltar que dizer que uma mudança é superficialmente positiva pode ser prejudicial. É difícil para os cientistas chegarem a conclusões baseadas em um conjunto de variáveis medidas não

perfeitamente alinhadas, ou seja, os efeitos negativos são complexos e ocorrem em extensas dimensões biológicas, sendo bastante difíceis de prever (Vitule et al., 2012). Da mesma forma, num contexto de impacto positivo, poderemos não ser capazes de ver onde, quando, para quem e se de fato esta mudança futuramente não se tornará negativa. Recomenda-se que as avaliações dos efeitos de espécies não nativas sejam feitas o mais precisamente possível, para que seja viável fazer afirmações sobre possíveis impactos positivos ou negativos.

CONCLUSÃO

Com essa revisão foi possível obter o estado atual do conhecimento sobre organismos zooplancônicos causador de efeitos. Identificamos um esforço desigual das pesquisas direcionadas ao grupo Cladocera. Da mesma forma os efeitos que aparecem na literatura, são em sua maioria demográficos em nível populacional. A tendência dos resultados certamente é influenciada por poucos estudos em poucos grupos, podendo indiretamente ser traçado um paralelo entre a natureza das espécies mais estudadas (predadores) e o nível ecológico e tipo de efeito mais representativos (populacional), uma vez que os efeitos de predação são mais facilmente mensurados, ocasionando sua predominância na literatura. De modo geral, os resultados obtidos estão em concordância com revisões anteriores sobre efeitos a nível populacional (Crystal-Ornelas & Lockwood, 2020).

Os vieses de pesquisa ecológica em relação aos efeitos ambientais estão relacionados a literatura influenciando a direção dos efeitos e a maior incidência de dados dessa natureza coletados (demográficos). Deve-se ressaltar que efeitos das espécies não nativas são dinâmicos e complexos, provavelmente ocorrendo em mais de um nível ecológico, por isso consideramos que os resultados encontrados ainda podem estar sendo subestimados por limitações metodológicas, objetivos dos estudos avaliados ou da pesquisa realizada. Ainda assim, mantendo um padrão de forma a se restringir aos efeitos apresentados nos estudos, encontramos informações importantes para a compreensão dos impactos do zooplâncton não nativo nos ambientes aquáticos.

CAPÍTULO 2

COMPREENDENDO CENÁRIOS FUTUROS: SOBREPOSIÇÃO E PADRÕES DE DESLOCAMENTO DE NICHOS DO ROTÍFERO *KELICOTTIA BOSTONIENSIS* (ROUSSELET, 1908) (ROTATORIA)

RESUMO

A reconhecida ameaça à biodiversidade causada pelas espécies invasoras torna necessário implementar medidas eficazes para estimar seus possíveis impactos no presente e no futuro. Uma ferramenta importante é o uso de Modelos de Distribuição de Espécies (SDM) para prever a distribuição de espécies invasoras. A geração de previsões robustas em relação à distribuição potencial das espécies aumenta significativamente a probabilidade de estratégias bem-sucedidas de gestão. Neste estudo, foram utilizados modelos de nicho para examinar espécies de rotíferos com nicho ecológico similar, com o objetivo de identificar áreas de possível sobreposição e expansão futura para essas espécies. A modelagem de *Kellicottia bostoniensis* foi incluída bem como seis espécies nativas funcionalmente análogas, para formar um exemplar representativo da comunidade nativa. Também identificamos as adaptações ambientais da espécie não nativa *K. bostoniensis* em relação a potenciais competidores. Os resultados demonstraram que a faixa de adequabilidade ambiental da espécie invasora se sobrepôs amplamente à de outras espécies nativas em toda a América do Sul e Europa. Além disso, nossas descobertas sugerem a possibilidade de ocorrência dessas espécies em áreas invadidas além dos locais onde os registros foram coletados. Considerando o deslocamento futuro esperado de habitats adequados devido às mudanças climáticas, é provável que a sobreposição de nichos entre as espécies se intensifique, levando a cenários de possibilidade de competição.

Palavras-chave: Alterações climáticas; Invasão; Coocorrência; Previsão de distribuição; Nicho bioclimático.

**UNDERSTANDING FUTURE SCENARIOS: NICHE OVERLAP AND
DISPLACEMENT PATTERNS OF THE ROTIFERA *KEL LICOTTIA BOSTONIENSIS*
(ROUSSELET, 1908) (ROTATORIA)**

ABSTRACT

The recognized and significant threat to biodiversity presented by invasive species necessitates the implementation of effective measures to assess and subsequently mitigate these impacts. One valuable approach in this regard is the utilization of Species Distribution Models (SDM), which serve as a crucial tool for predicting the distribution patterns of invasive species. Generating reliable predictions regarding potential species distributions substantially enhances the prospects of successful management strategies. In the present study, we employed applied niche models to investigate Rotifera species sharing similar ecological niches, with the objective of identifying regions characterized by potential overlap and future expansion for these species. Within the model, we incorporated the non-native species *Kellicottia bostoniensis* and six functionally analogous native species, representing a community of interest. Additionally, we examined the environmental adaptations characteristics of *K. bostoniensis* in relation to potential competitors. The outcomes of our analysis revealed extensive overlap in the environmental adaptation range between the invasive species and the native species across South America and Europe. Furthermore, our findings indicate the likelihood of cooccurrence of these species in areas beyond the current knowledge based on previous collections. Given the projected displacement of suitable habitats due to climate change, it is probable that niche overlap between species will intensify, leading to heightened possible competition scenarios.

Key words: Climate change; Invasion; Cooccurrence; Distribution prediction; Bioclimatic niche.

INTRODUÇÃO

Os ambientes aquáticos oferecem serviços ecossistêmicos cruciais que têm um impacto profundo no bem-estar das populações humanas (Liu et al., 2023). No entanto, esses ambientes estão sendo constantemente degradados, o que torna urgente a implementação de políticas de conservação (Maasri et al., 2022). A introdução de espécies não nativas representa uma ameaça significativa para os ecossistemas aquáticos e se apresenta como uma das principais causas da perda de biodiversidade (Doherty et al., 2016; Vitousek et al., 2017; Watson et al., 2019; Essl et al., 2019). Essa ameaça surge principalmente do desafio inerente de controlar eficazmente essas espécies em seus novos ambientes, o que consequentemente leva à degradação dos sistemas aquáticos (Meyerson & Mooney, 2007; Ellender & Weyl, 2014; Darwall et al., 2018). Como resultado, essa degradação pode ter repercussões diretas sobre os seres humanos, manifestando-se como perdas econômicas (Diagne et al., 2021) ou prejuízos à saúde humana (Mazza et al., 2014).

Além das complexidades inerentes às invasões biológicas que emergem em todo o ecossistema, nos seus vários níveis ecológicos (Gallardo et al., 2016), complicações podem ser agravadas quando associadas aos impactos das mudanças climáticas (Gallardo et al., 2017; Robinson et al., 2020). As mudanças climáticas geralmente exercem uma influência prejudicial sobre a biodiversidade, pois as temperaturas elevadas afetam os ciclos de vida dos organismos e suas habilidades competitivas em relação a espécies nativas e não nativas, resultando em densidades populacionais reduzidas (Yurista, 1999; Jeppesen et al., 2010). Além disso, as mudanças climáticas operam em um ritmo acelerado, intensificando preocupações devido ao seu potencial para provocar extinções de espécies e desencadear redistribuições de populações (Thomas et al., 2004; Walther et al., 2010).

As estimativas atuais relacionadas à taxa de mudança climática apresentam perspectivas preocupantes, com a temperatura média da superfície global da Terra projetada para aumentar de 2,4°C a 6,4°C ao longo de um período de 110 anos, de 1990 a 2100 (IPCC, 2021). Certas espécies podem ser mais vulneráveis às consequências do aumento das temperaturas globais e, nesse contexto, as espécies invasoras podem apresentar uma vantagem sobre outras espécies, levando ao processo de homogeneização biótica (Gallardo et al., 2017). Indubitavelmente, diante das novas condições climáticas, surgirão novos cenários para a sobrevivência das espécies, moldados pelas suas características e adaptações (Brown et al., 2004). Dentro das comunidades aquáticas, mesmo pequenas flutuações na temperatura média do ambiente podem afetar o plâncton (Hays, e al., 2005). Diante das mudanças de temperatura, esses organismos podem experimentar uma adaptabilidade e competitividade diminuídas,

correndo o risco de extinções locais (Román-Palacios & Wiens, 2020). Além disso, uma vez que muitos organismos planctônicos não têm a capacidade de migrar ativamente para novos habitats para sobreviver eles podem enfrentar impactos agravados pela presença de espécies invasoras (Trubovitz et al., 2020).

Nesse contexto, a espécie invasora *Kellicottia bostoniensis*, nativa da América do Norte, representa uma preocupação que pode ser agravada pelas mudanças climáticas (Gallardo et al., 2017; Robinson et al., 2020; Mantovano et al., 2021a). A variabilidade de suas características morfológicas em resposta a fatores ambientais sugere uma forte capacidade competitiva (Zolotareva et al., 2022), com potenciais efeitos sobre as comunidades planctônicas (Oliveira et al., 2019) e associação com mudanças ambientais (Palazzo et al., 2023). Inúmeros registros desta espécie fora de sua área nativa foram identificados na Europa, América do Sul e Ásia (Leentvaar, 1961; Eloranta, 1988; Balvay, 1994; Mantovano et al., 2015; Bomfim et al., 2016; Zhdanova et al., 2019; Macedo et al., 2020; Gomes et al., 2022).

Dado que as mudanças climáticas e as invasões biológicas servem como catalisadores significativos para a degradação ambiental, prever seus efeitos combinados é essencial (Fand et al., 2020), e para isso são amplamente utilizados Modelos de Distribuição de Espécies (SDM) (Melo-Merino et al., 2020). Publicações recentes destacaram a aplicação de SDM como um meio de alcançar esse objetivo (Valavi et al., 2021; Leroy, 2022; Valavi et al., 2022). Essencialmente, os modelos são construídos usando algoritmos estatísticos que relacionam a presença ou probabilidade de presença de uma espécie com as variáveis bioclimáticas equivalentes com essa distribuição (Peterson et al., 2011). SDMs são ferramentas importantes que podem ser utilizadas para compreender como as espécies não nativas se estabelecem e potencialmente se expandem para novas regiões (Araujo & Guisan, 2006; Guisan et al., 2013; Guisan et al., 2014; Mothes et al., 2019; Macedo et al., 2021; Mantovano et al., 2021b).

Levando em consideração o exposto, o objetivo do presente estudo foi examinar como comunidades de rotíferos nativos e invasor podem alterar sua distribuição em resposta às mudanças climáticas. Espera-se que (H1) tanto as espécies nativas quanto a invasora apresentem aumento nas áreas climaticamente adequadas como resultado das mudanças de temperatura. Além disso, também hipotetiza-se que (H2) eventos de aumento de temperatura promoverão deslocamento do nicho, se afastando do equador. Por fim, também se espera que (H3) mesmo fora da sua área de distribuição nativa, a espécie não nativa *K. bostoniensis* terá mais áreas climaticamente adequadas no futuro em comparação com as espécies nativas, devido a sua maior plasticidade.

METODOLOGIA

Os registros de ocorrência das espécies de rotíferos foram obtidos na base de dados GBIF (www.gbif.org) e nos registros de campo relevantes documentados na literatura. O processo de busca na literatura foi finalizado em março de 2022, utilizando como palavras-chave de pesquisa os nomes de sete espécies de rotíferos de interesse. Para garantir precisão, todas as ocorrências identificadas pela pesquisa e os manuscritos associados foram cuidadosamente revisados. Informações ambíguas ou incompletas sem coordenadas geográficas foram corrigidas ou excluídas.

Dada a abrangência global dos modelos construídos, foi selecionado um grupo de espécies de rotíferos funcionalmente similares e amplamente distribuídas. Essa seleção teve como objetivo representar uma comunidade nativa potencialmente competitiva, passível de capturar adequadamente os nichos sobrepostos de espécies nativas e não nativas. Os modelos foram construídos a partir dos registros de distribuição de sete espécies de rotíferos, representando uma comunidade nativa composta por *Brachionus angularis* (Gosse, 1851), *Brachionus falcatus* (Zacharias, 1898), *Keratella americana* (Carlin, 1943), *Keratella tropica* (Apstein, 1907), *Lecane luna* (Müller, 1776) e *Lecane leontina* (Turner, 1892), além de uma representante não nativa, a espécie de Rotifera *K. bostoniensis*. Todas as espécies foram escolhidas principalmente com base em sua semelhança funcional, todas apresentam hábitos alimentares micrófagos e estrutura alimentar análoga (Mastax) e por essa razão são passíveis de compartilhamento de nicho (Smith 2009; Obertegger 2010; Arcifa et al., 2020).

VARIÁVEIS BIOCLIMÁTICAS

As variáveis bioclimáticas foram obtidas a partir do banco de dados WorldClim (Fick & Hijmans et al., 2017) com uma resolução de 30 segundos de arco. Para a série climática atual, que serviu de base para a construção dos modelos do presente, utilizamos as médias anuais das variáveis climáticas no período de 1970 a 2000. Para determinar as potenciais distribuições futuras, foram empregados dados bioclimáticos das projeções climáticas CMIP6 (*Coupled Model Intercomparison Project - Phase 6*) (Eyring et al., 2016). Especificamente, utilizamos os valores médios mensais ao longo de um período de 20 anos (2080-2100), mantendo a mesma resolução das análises dos modelos no presente (Worldclim v2.1).

Das 19 variáveis bioclimáticas, aquelas que apresentaram alta correlação foram eliminadas usando o método do Fator de Inflação da Variância (VIF) para lidar com possíveis problemas de multicolinearidade (Guisan & Thuiller, 2005; Naimi et al., 2014). Como não há consenso na literatura quanto aos valores de limiar para desconsiderar a correlação (Cobos et

al., 2019), consideramos variáveis preditivas com um valor de VIF inferior a 10, recorrente na literatura (Estrada-Peña et al., 2013; Pradhan et al., 2021; de la Fuente et al., 2021; Phang et al., 2023).

Além das variáveis bioclimáticas, também foram incorporados os valores de variação de altitude do Worldclim v2.1. Essa inclusão é particularmente crucial para organismos que habitam águas continentais, onde a altitude influencia fortemente as características físicas e químicas do ambiente. Em tais casos, a elevação é um determinante fundamental da distribuição das espécies (Benites et al., 2003).

MODELAGEM DE NICHOS

Geralmente, a ocorrência de organismos é determinada em várias escalas espaciais, influenciada por suas respostas a diferentes condições climáticas e ambientais. Portanto, SDMs foram empregados para prever as áreas de distribuição de *K. bostoniensis* e das espécies nativas de interesse sob cenários climáticos atuais e futuros. A ocorrência de uma espécie é influenciada por características locais e regionais que interagem com traços específicos da espécie, resultando em respostas únicas (Grinnell, 1917; Soberón, 2007). Considerando esses fatores e as variações no desempenho do modelo em diferentes conjuntos de dados, diferentes SDMs foram utilizados, levando em conta características e complexidades distintas (Rangel & Loyola, 2012).

Inicialmente, foram empregados dez modelos, abrangendo uma variedade de ajustes estatísticos (Diniz-Filho et al., 2009; Valavi et al., 2021). A seleção das técnicas de SDM foi baseada na intenção de maximizar a inclusão de diferentes estratégias de ajuste estatístico e tipos de dados de entrada atualmente disponíveis (Tessarolo et al., 2014). Esses modelos variam desde os mais simples, baseados em envelopes bioclimáticos, métodos de distância de presença/ausência, regressões múltiplas até modelos mais complexos envolvendo técnicas de aprendizado de máquina (Ranger e Loyola, 2012; Tessarolo et al., 2014). Especificamente, utilizamos os seguintes modelos: Bioclim (BIOC, Busby 1991), Distância Euclidiana (EUCD, Carpenter et al., 1993), Multivariate Adaptive Regression Splines (MARS, Friedman, 1991), Maximum Entropy (MAXENT, Phillips et al., 2006), Random Forest (Rf, Breiman, 2001), Support Vector Machines (SVM, Vapnik, 1995), Modelo Linear Generalizado (GLM, Nelder e Wedderburn 1972), Modelos Aditivos Generalizados (GAM, Hastie & Tibshiran, 1987), Distância Mahalanobis (MAHAL, Farber & Kadmon, 2003), e Análise de Árvore de Regressão Impulsionada (BRT, De'Ath, 2007).

Para gerar distribuições potenciais com base em métricas de adequação ambiental, adotou-se uma abordagem de consenso, que combina os resultados de diferentes modelos. Essa metodologia ajuda a mitigar potenciais erros e baixos níveis de precisão, resultando em modelos de adequação bioclimática mais confiáveis e bem ajustados (Araújo & New, 2007; Terribile et al., 2010). A partir do conjunto inicial de dez modelos, foram selecionados os que demonstraram os métodos mais adequados e com melhor desempenho para criar os conjuntos usados na análise.

ANÁLISE DE DADOS

O conjunto final de modelos de distribuição de espécies foi submetido a 1000 randomizações e replicado usando dois métodos de reamostragem e subamostragem de *Bootstrap*. Esses métodos abordam possíveis vieses resultantes das divisões arbitrárias de dados de teste e treinamento (Araújo et al., 2005). O método de subamostragem envolve divisões repetidas dos dados em subconjuntos de treinamento e teste aleatórios sem reposição. Já o método de *Bootstrap resample*, por outro lado, amostra repetidamente os dados com reposição, com o tamanho da amostra igual ao do conjunto de dados original usado como dados de treinamento (Naimi e Araújo, 2016).

A presença de uma espécie em cada célula foi definida quando pelo menos 50% dos modelos obtiveram um registro satisfatório, indicando áreas de adequação ambiental potencial com valores variando de 0 a 1. Para validação e avaliação de desempenho, bem como a composição do conjunto de consenso, foram utilizadas a área sob a curva característica de operação do receptor (AUC) e a estatística de habilidade verdadeira (TSS), com variações em seus valores correspondentes a uma previsão ideal (Allouche et al., 2006).

Foram verificadas as áreas de potencial ocorrência de nicho adequado simultaneamente para a espécie não nativa e ao menos uma espécie nativa. Isso foi feito a partir da sobreposição dos modelos conjuntos para cada espécie, de acordo com:

$$Bc = \text{Modelo não nativo} \times \text{Modelos nativos}$$

De forma simples o valor de *Bc* (*Bioclimatic cooccurrence*) é o produto dos valores de adequabilidade ambiental contidos em cada célula do mapa do modelo da espécie não nativa em relação a sua respectiva célula no mapa do modelo da espécie nativa. A operação também pode ser realizada com um mapa de adequação conjunta de espécies não nativas, dessa forma o resultado indica ocorrência de nicho adequado para a espécie não nativa e pelo menos uma

nativa. O valor de Bc podem variar de 0 a 1 que seria respectivamente local onde os cenários indicam nenhuma coocorrência de adequabilidade e cenário onde a adequabilidade é máxima para ambas as espécies.

Também foram analisados os resultados de forma mais refinada em relação a possíveis vantagens de nicho bioclimático para espécies não nativas sobre representantes de comunidades nativas, a partir da sobreposição dos mapas, de acordo com:

$$Ba = \frac{\sum (Modelo\ não\ nativo - Modelos\ nativos)}{Número\ de\ modelos\ nativos}$$

Nesse caso, Ba (*Bioclimatic Advantage*) é o valor resultante da somatória das diferenças de adequabilidade entre os modelos de nichos bioclimáticos para espécies não nativas e nativas. Ao final, o resultado da somatória é dividido pelo número de modelos de espécies nativas que se deseja comparar. O resultado varia de -1 a 1. Na ordem da operação proposta quanto mais negativo o valor menor a adequabilidade da espécie não nativa comparada com a média de nativos e quanto maior o valor de Ba maior a chance de adequabilidade ambiental vantajosa para a espécie não nativa. As operações são uma indicação simples e rápida para comparar áreas de ocorrência simultânea das espécies e podem ser resumidas facilmente pelo produto e diferença da somatória entre adequabilidade nativa e não nativa. Cada operação considera o valor de adequabilidade de cada célula referente em cada modelo, a representação detalhada pode ser verificada no Apêndice 2. A modelagem, mapeamento e todas as análises foram realizados no *R Studio* versão 4.2.1 usando o pacote *sdm* (Naimi & Araújo, 2016).

RESULTADOS

Todas as espécies nativas e não nativas selecionadas se adequaram consistentemente o mesmo conjunto de variáveis abióticas com a maior frequência nos modelos preditivos de adequação ambiental. Essas variáveis incluem elevação (ELEV), faixa média de temperatura diurna (BIO2), temperatura média do trimestre mais úmido (BIO8) e precipitação trimestral em relação aos períodos mais quentes e mais frios (BIO18 e BIO19). Essas variáveis foram mais frequentemente selecionadas por todos os modelos. As variáveis climáticas BIO18 e BIO19 mostraram a menor correlação entre si (Tabela 1). As informações fornecidas pelas variáveis topográficas e bioclimáticas podem dizer muito sobre o nicho adequado para essas espécies sobre o qual foi realizada a construção dos modelos (Apêndice 3).

Tabela 1. Frequência de seleção de cada variável abiótica pelos modelos utilizados, considerando todas as espécies de rotíferos estudadas. Os valores de VIF representam a faixa de resultados selecionados.

Código	Variável	Seleção	VIF
ELEV	Dados de elevação SRTM (metros)	100%	1,94~8,03
BIO2	Faixa diurna média (média mensal (temperatura max - temperatura min))	100%	1,74~7,13
BIO3	Isotérmica (BIO2/BIO7) ($\times 100$)	28%	6,23~7,94
BIO4	Sazonalidade da temperatura (desvio padrão $\times 100$)	14%	3,98
BIO7	Faixa Anual de Temperatura (BIO5-BIO6)	28%	6,90~9,24
BIO8	Temperatura média do trimestre mais úmido	100%	2,51~5,50
BIO9	Temperatura média do trimestre mais seco	86%	2,56~9,04
BIO10	Temperatura média do trimestre mais quente	57%	5,78~9,36
BIO13	Precipitação do mês mais chuvoso	57%	3,79~8,74
BIO14	Precipitação do mês mais seco	86%	2,09~6,03
BIO15	Sazonalidade da precipitação (coeficiente de variação)	71%	2,23~6,61
BIO18	Precipitação do trimestre mais quente	100%	1,66~4,01
BIO19	Precipitação do trimestre mais frio	100%	2,01~4,19

De acordo com as seleções, todas as espécies nativas e a *K. bostoniensis* exibem um padrão de nicho bioclimático similar, possivelmente porque compartilham características biológicas funcionais semelhantes relacionadas às variáveis selecionadas. Os valores de correlação entre as variáveis selecionadas não indicam a presença de multicolinearidade, constituindo, portanto, um conjunto apropriado de preditores. As variáveis mais frequentemente escolhidas como preditores para as espécies examinadas neste estudo sugerem um padrão semelhante de faixas de nicho bioclimático.

Em geral, a maioria dos métodos apresentou uma forte concordância com os dados, demonstrando desempenho satisfatório na previsão das distribuições potenciais das espécies. Os modelos com os valores mais altos de AUC e TSS foram Mars, Maxent, Rf, Mahal e Brt (Figura 1). Do conjunto de modelos, sete foram selecionados para análises subsequentes, pois apresentaram valores mais elevados das duas principais métricas para a avaliação de desempenho de modelos preditivos TSS ($>0,7$) e AUC ($>0,9$), indicando um ajuste forte (Figura 2).

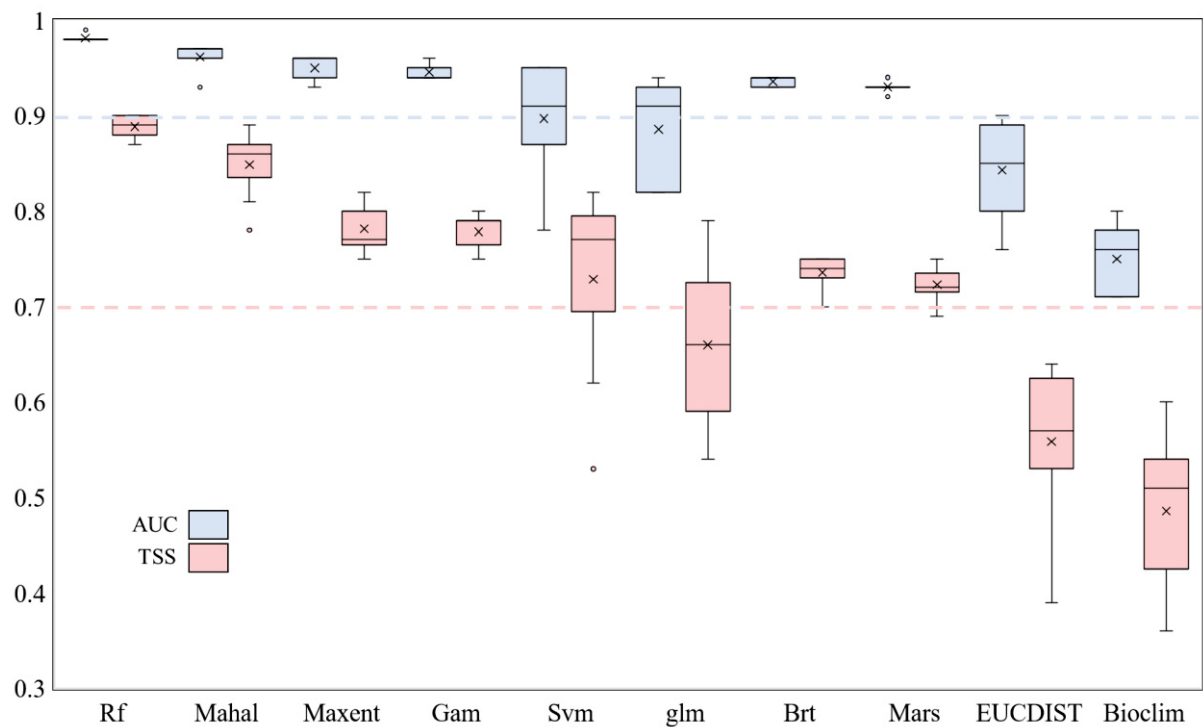


Figura 1. Desempenho individual de cada um dos modelos iniciais utilizados, indicado pelos valores de *ROC-AUC* e *TSS*. As linhas tracejadas indicam o valor de corte para seleção.

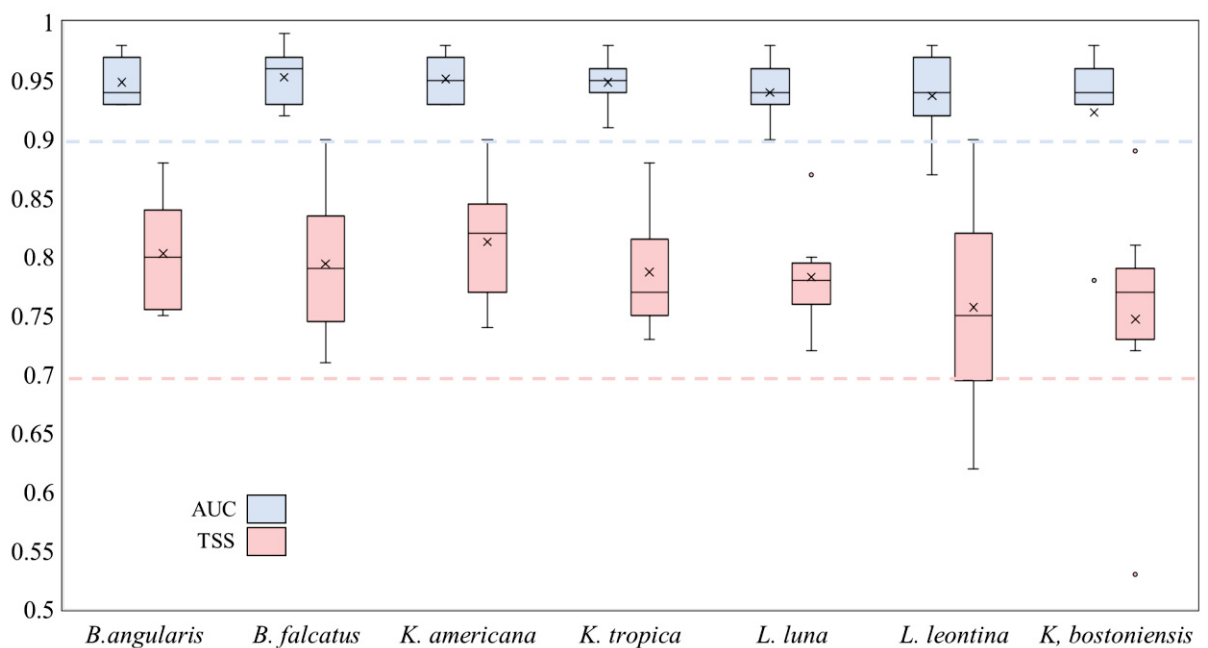


Figura 2. Desempenho médio dos modelos em relação a cada espécie de interesse, indicado pelos valores médios de *ROC-AUC* e *TSS* de todos os modelos, para cada espécie. As linhas tracejadas indicam o valor de corte para seleção.

O desempenho de cada modelo impacta diretamente sua capacidade preditiva e, portanto, o uso de modelos menos adequados pode comprometer os resultados dos modelos de

consenso. Consequentemente, a construção de previsões de consenso com base apenas em modelos com bom desempenho garante um ajuste mais confiável e acurado (Figura 2).

Os mapas de adequação demonstram potencial elevado de distribuição da *K. bostoniensis* em territórios não nativos (Figura 3, c e d), principalmente na América do Sul e na Europa. Essas localidades, assim como na área nativa, exibem numerosas células com alta adequação ($>0,7$). Esse fato pode ser observado nos territórios do Brasil, Argentina, Paraguai e Rússia. Áreas com adequação comparativa com o local nativo da espécie não nativa podem indicar fortes indícios de possibilidade de sobrevivência e estabelecimento.

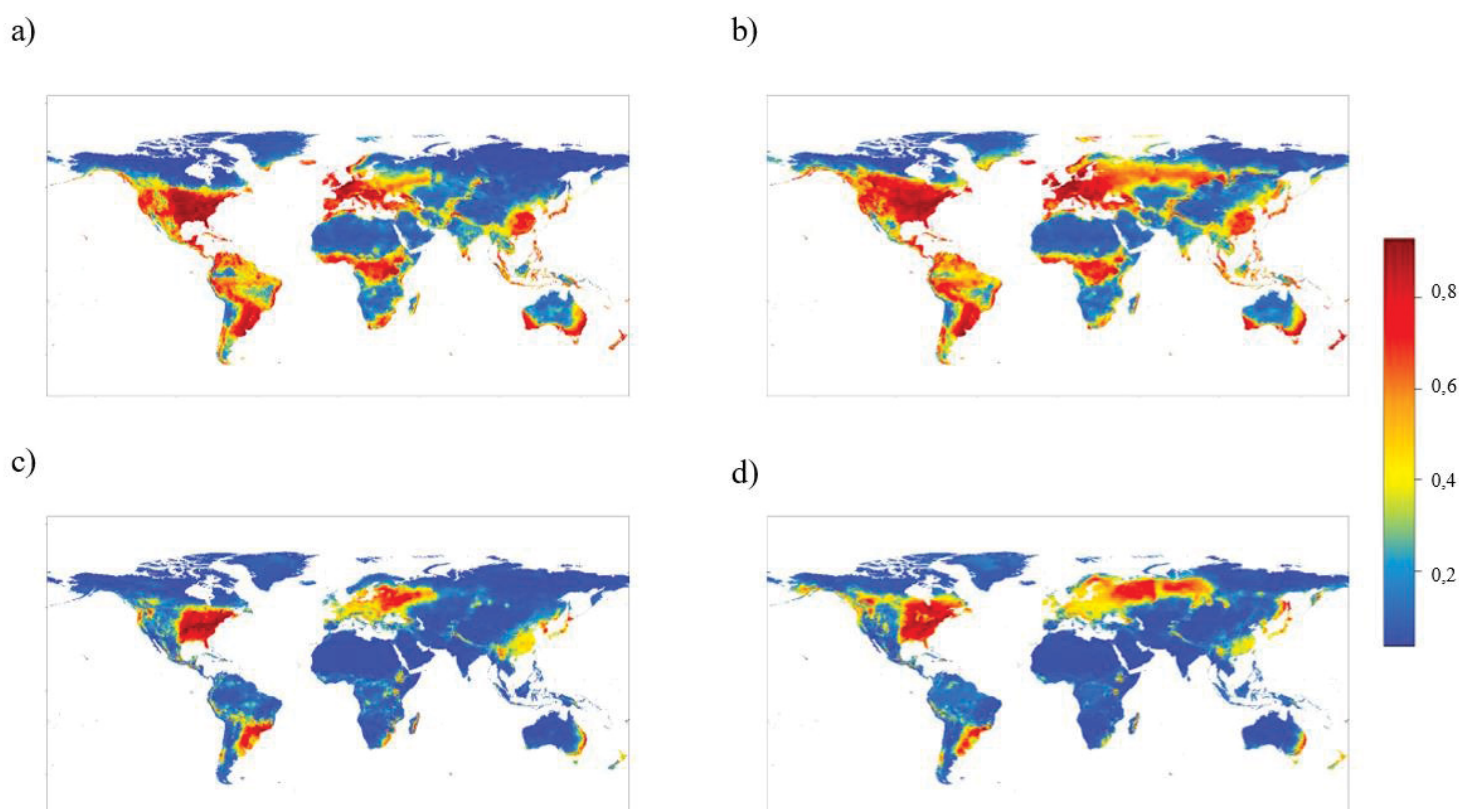


Figura 3. Distribuição de nicho bioclimático adequado para as espécies nativas no (a) presente e (b) futuro, e para a espécie não nativa *K. bostoniensis* no tempo presente (c) e futuro (d). Cenário futuro de acordo com RCP 8,5. Resultados do modelo de consenso realizado individualmente para cada espécie. O modelo nativo é uma sobreposição para fins comparativos.

As espécies da comunidade nativa (Figura 3, a e b) também exibem ampla adequação ambiental sob o mesmo cenário futuro de mudança climática, o que está de acordo com as expectativas, considerando a presença generalizada dessas espécies em diversas regiões do

mundo. Curiosamente, a distribuição potencial dessas espécies, conforme projetada pelos modelos de adequação, se estende ainda além das faixas esperadas, abrangendo vários locais sem registros empíricos na literatura existente.

É possível observar que a adequação ambiental de *K. bostoniensis* (Figura 4, b) e dos rotíferos nativos (Figura 4, a) teve áreas de substancial aumento de adequabilidade em relação ao presente, apresentando uma expansão significativa, confirmando a hipótese (H1). A espécie não nativa teve um aumento 17% maior do que as nativas, em relação ao globo todo, sendo 6,69% de aumento em áreas fora de sua faixa de ocorrência nativa, confirmando a hipótese (H3). Nesses cenários as mudanças climáticas resultaram em um deslocamento das áreas de adequabilidade ambiental principalmente na área nativa e na Europa e Rússia com sutil direcionamento aos polos, confirmando a hipótese (H2). Também é possível observar que, enquanto houve uma expansão nas regiões de adequação ambiental para *K. bostoniensis* (Figura 4, b) e a comunidade nativa de rotíferos (Figura 4, a), várias regiões mais próximas do Equador e do polo Sul experimentaram uma diminuição na adequação para todas as espécies avaliadas, com apenas algumas áreas mostrando um aumento na América do Sul e na Ásia.

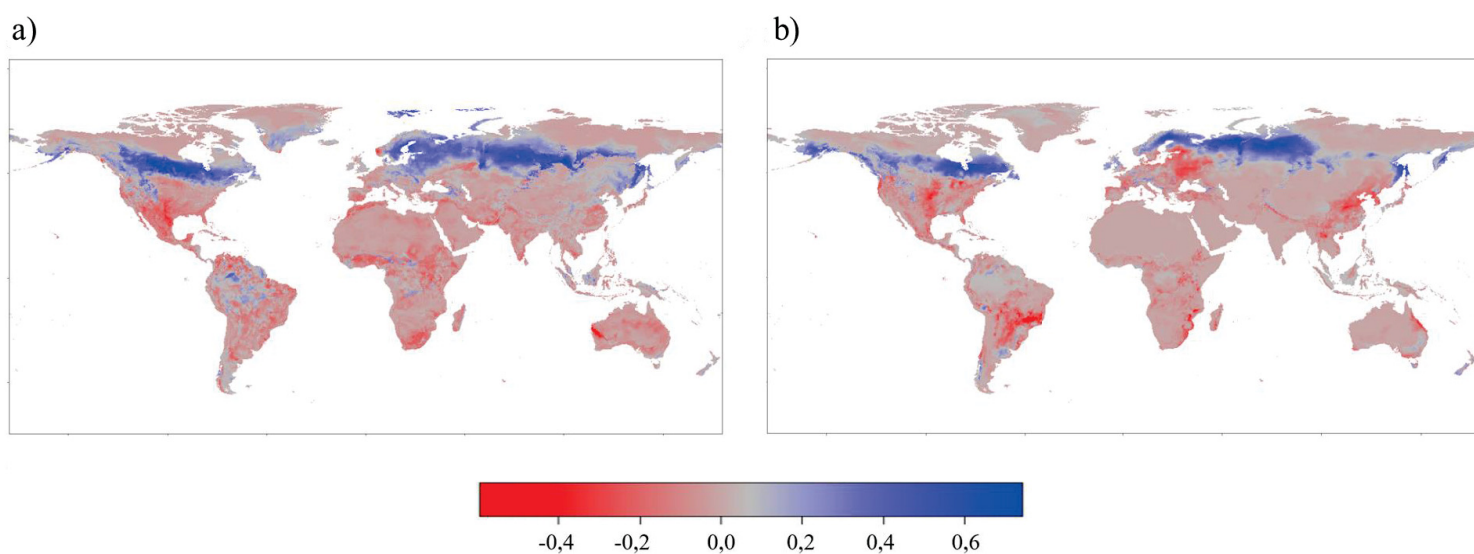


Figura 4. Mapas de adequação ambiental comparativa da distribuição futura em relação a distribuição presente das espécies nativas (a) e da espécie não nativa *K. bostoniensis* (b). Os valores são marcados com cores que demonstram áreas de aumento (azul) e de redução (vermelho) dos valores de adequação ambiental em relação aos resultados dos modelos do presente.

Os mapas apresentados na Figura 5 ilustram as áreas resultantes dos valores da possibilidade de coocorrência, onde *K. bostoniensis* tem o potencial de coexistir com espécies

nativas sob diferentes cenários. Antecipa-se que nessas regiões, o nível de adequação ambiental possa mediar encontros entre as espécies com diferentes graus de adequabilidade. Em locais com altos níveis de sobreposição, onde o ambiente é altamente adequado tanto para espécies nativas quanto não nativas, há um maior potencial de ocorrência conjunta ($Bc > 0,6$), visto que nesses locais ambas as espécies têm um ambiente propício para seu desenvolvimento. Em áreas com valores intermediários de Bc (0,4 a 0,6), a adequação diminui para pelo menos um dos componentes da interação (seja nativo ou não nativo) exibindo cenários de menor adequabilidade simultânea. Quando a adequação é baixa para uma das espécies, a probabilidade de ocorrência diminui, juntamente com a probabilidade de ocorrerem eventos interativos.

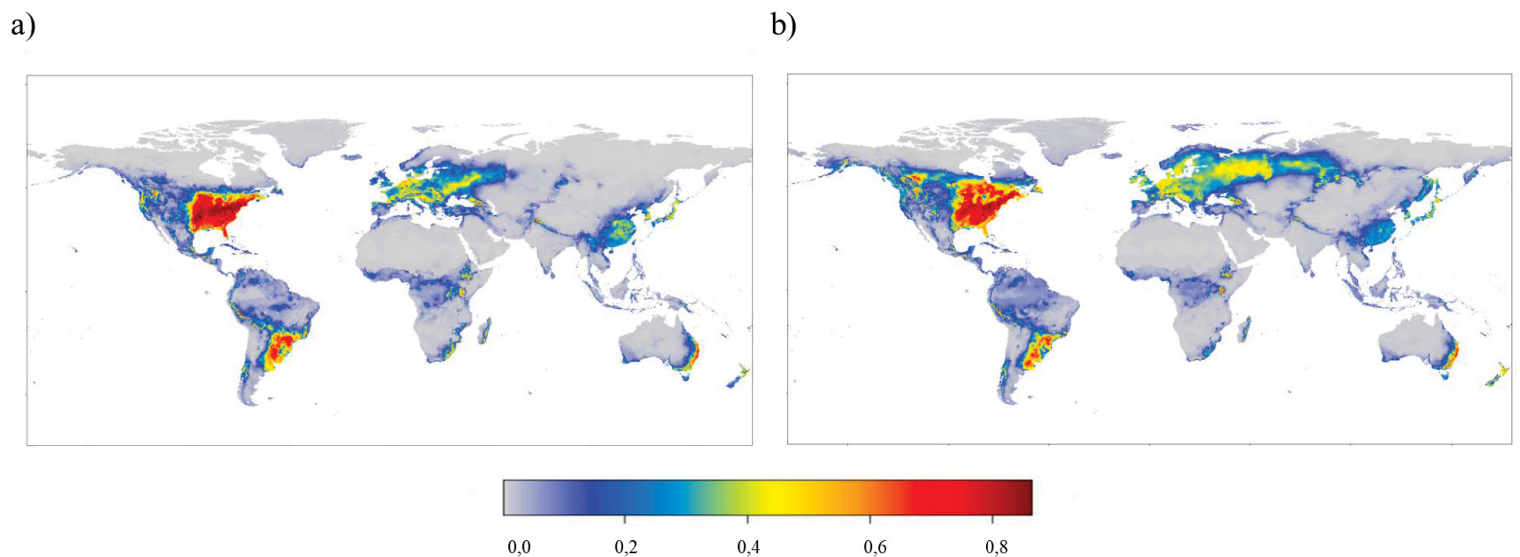


Figura 5. Mapa das áreas com potencial para coocorrência entre a espécie não nativa *K. bostoniensis* e a comunidade nativa baseadas no grau de adequabilidade bioclimática. Em (a) áreas de adequação conjunta no presente e (b) no futuro, sob um cenário de mudança climática. Os valores indicam coocorrências de acordo com Bc , entre espécies não nativas e pelo menos uma espécie nativa, com valores acima de 0,8 (vermelho) indicando regiões com alta adequação para espécies nativas e não nativas, e valores abaixo de 0,2 (azul a violeta) indicando regiões com ambientes menos adequados. Cenários com valores de 0 (cinza) indicam ausência de adequabilidade bioclimática tanto para a espécie não nativa quanto para as espécies nativas avaliadas.

As áreas do mapa marcada com a cor cinza indicam locais onde a ocorrência de adequação bioclimática simultânea não ocorre. Esses mapas em sua essência são ferramentas para se avaliar o potencial de ocorrência simultânea de área adequada máxima para todas as espécies modeladas. É possível observar ainda um aumento do presente em relação ao futuro de áreas com valores de adequação ambiental elevados simultaneamente (20,24% no total e

16,57% fora da área de distribuição nativa de *K. bostoniensis*). As comparações em pares de espécies nativas e invasora podem ser observadas no apêndice 4.

Por fim, foram analisados os resultados referentes às áreas onde há possibilidade de maior adequação para a espécie não nativa em comparação com as espécies nativas. Na Figura 6, as áreas em vermelho indicam locais onde a área de nicho adequado é maior para *K. bostoniensis* quando comparado com o nicho adequado das demais espécies nativas. Devido ao resultado ser derivado de uma média, áreas com valores elevados de *Ba* ($>0,4$) são referentes a células onde o valor de adequação era maior para a espécie não nativa em comparação com todas as demais nativas. Da mesma forma, distribuições potenciais com valores negativos (em azul) consistem em locais onde a espécie não nativa teria desvantagens em questão de nicho adequado com os demais rotíferos. Para esses resultados não foram encontrados aumentos expressivos de vantagem bioclimática para o rotífero não nativo em termos de quantidade de áreas comparando o futuro e o presente. Entretanto, é importante destacar que como nas áreas nativas (América do Norte) grande quantidade de locais adequados se estende em favor da espécie não nativa, o mesmo pode ser visualizado fora de sua área nativa, na Europa e Ásia. Da mesma forma, os valores computados com o índice *Ba* também evidenciam um deslocamento de nicho bioclimático adequado em direção aos polos, das áreas onde a ocorrência conjunta de adequabilidade favorece *K. bostoniensis*.

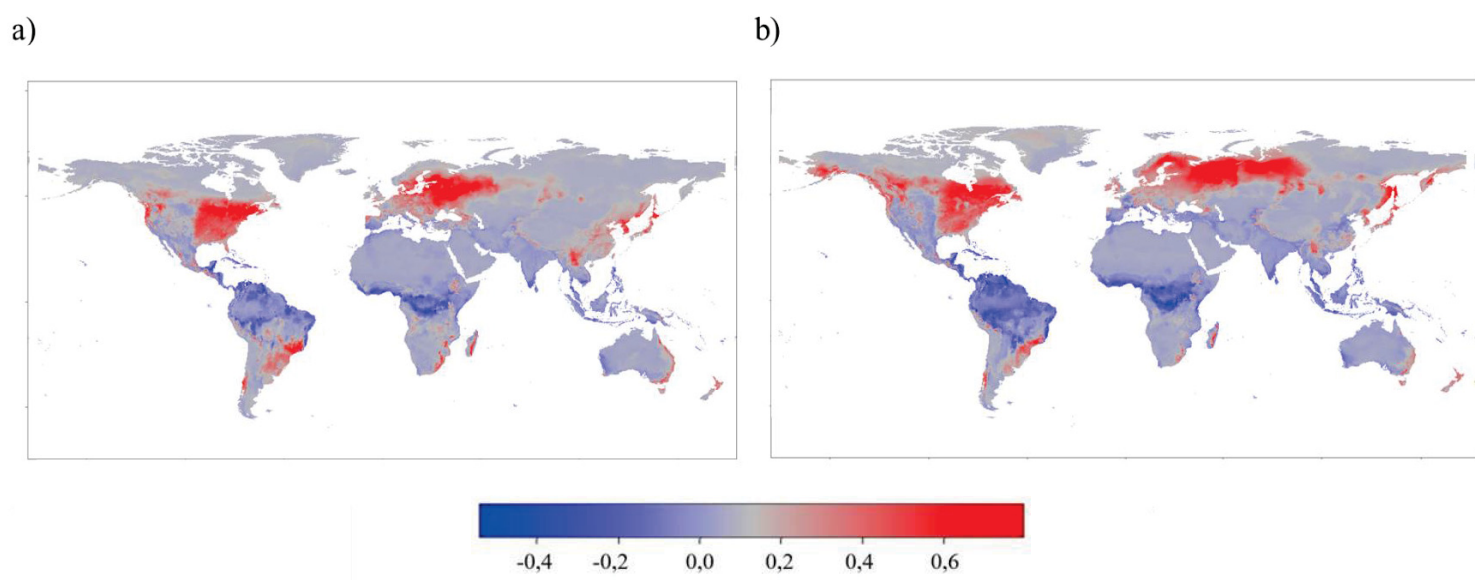


Figura 6. Mapa das áreas com melhores condições para sobreposição de nicho da espécie não nativa *K. bostoniensis* em relação às nativas, no presente (a) e no futuro sob um cenário de mudança climática (b), de acordo com o índice *Ba*. Áreas azuis (de 0,2 a 0,8) referem-se à adequabilidade superior para *K. bostoniensis* em comparação com as demais espécies,

enquanto as áreas vermelhas referem-se à adequabilidade superior das nativas com relação à espécie não nativa (-0,2 a -0,6). Áreas com valores de 0 (cinza) indicam que não há diferença na adequabilidade bioclimática entre as espécies nativas e não nativas ou que não há adequabilidade para nenhuma das espécies.

DISCUSSÃO

Os resultados demonstram que a distribuição das espécies estudadas está intimamente associada a variáveis bioclimáticas específicas, especialmente aquelas relacionadas às métricas de precipitação e temperatura. A elevação também surgiu como um preditor significativo para todas as espécies. A elevação atua como um fator determinante e indicador de diversos elementos ambientais que influenciam a distribuição das populações além dos efeitos geomorfológicos, incluindo pressão atmosférica, intensidade ultravioleta, precipitação e temperatura (Benites et al., 2003; Körner, 2007; Peterson et al., 2011). Esses fatos são corroborados com os padrões de deslocamento de espécies para altitudes mais elevadas, mediado por mudanças climáticas, observados na literatura (Lenoir & Svenning, 2015; Freeman et al., 2018; Chen et al., 2011; Vaissi, 2022).

Variáveis climáticas frequentemente se relacionam com a capacidade de sobrevivência e as limitações geográficas dos organismos (Wright, 1983), tornando-as valiosas para prever a distribuição global das espécies. Além disso, variações de temperatura impactam diretamente os mecanismos fisiológicos associados ao desenvolvimento e reprodução dos organismos zooplantônicos (Yurista, 1999; Somero, 2005). A precipitação, como fator climático, está fortemente relacionada à disponibilidade de espécies aquáticas devido à dispersão (Chaparro et al., 2023), especialmente zooplâncton. Por exemplo, Mantovano et al. (2021a) em seu estudo recente considerando o cenário atual, também observaram que a sazonalidade das chuvas influenciava a distribuição da espécie não nativa *K. bostoniensis*. Embora essas variáveis bioclimáticas estejam diretamente ligadas à manutenção e reprodução dessas espécies, os efeitos das mudanças nesses parâmetros se estendem além de casos individuais e podem ser exacerbados por atividades humanas (Hsieh et al., 2019).

Após a implementação do conjunto inicial de dez modelos, foi realizada uma verificação para identificar o método mais eficaz na previsão da adequação ambiental de rotíferos. Dentre os modelos avaliados, constatou-se que BRT, Mahal, Maxent e RF apresentaram um desempenho superior e foram considerados os mais adequados para os propósitos do estudo. Essas abordagens de modelagem são especialmente indicadas para conjuntos de dados com um grande número de ocorrências, como do presente estudo, uma vez

que empregam estratégias que visam mitigar o ajuste excessivo, produzindo resultados complexos e confiáveis (Valavi et al., 2021). Ao enfatizar a importância de métodos que garantam a adequação dos dados e proporcionem resultados confiáveis, como mencionado por Araújo & New (2007), esse processo de seleção permitiu gerar previsões de consenso para a distribuição de *K. bostoniensis* e da comunidade nativa com uma precisão robusta.

O mapa de adequação que representa a espécie não nativa revelou numerosas regiões com sobreposição de nicho potencial além da sua distribuição nativa na América do Norte (tempo presente e futuro). Como previamente relatado no tempo presente (Mantovano et al., 2021a), *K. bostoniensis* demonstra possibilidade de adequação de nicho em diversas áreas da América do Sul, Europa e além. Estudos anteriores documentaram a presença dessa espécie no Brasil (Mantovano et al., 2015; De-Carli et al., 2018; Macedo et al., 2020; Gomes et al., 2022), Rússia (Zhdanova et al., 2019; Zolotareva et al., 2022) e Ásia Oriental (Yang et al., 2020), com registros históricos adicionais (Bomfim et al., 2016) ressaltando o potencial de *K. bostoniensis* para se estabelecer em novos ambientes. No entanto, sua capacidade para expansão adicional vai muito além dos registros atuais. A expansão e deslocamento de nicho são características comuns observadas em espécies não nativas, especialmente entre organismos planctônicos (Macedo et al., 2021).

Era esperada uma alteração na extensão das áreas de adequação para todas as espécies de rotíferos investigadas neste estudo sob o cenário de mudanças climáticas. As espécies nativas, assim como a não nativa, revelaram uma expansão de ambientes adequados, principal razão de ocorrência de nichos conjuntos futuramente, entretanto, apresentam um deslocamento menor. Para *K. bostoniensis*, os modelos projetaram um deslocamento distinto das áreas de alta adequação, especialmente na região que se estende da Europa em direção à Rússia (nordeste). Da mesma forma, na região sul, a adequação se deslocou em direção ao sudoeste, indicando uma direção oposta. Essas mudanças geográficas nas áreas adequadas para os rotíferos, mais notavelmente observadas nas áreas não nativas de *K. bostoniensis*, estão em conformidade com o padrão comumente relatado de mudanças de nicho associadas às mudanças climáticas, manifestando-se como um deslocamento em direção aos polos (Parmesan & Yohe, 2003). Processos ativos de deslocamento em relação às mudanças climáticas e alterações sucintas nas áreas de distribuição não são exclusividade de ambientes aquáticos continentais (Poloczanska et al., 2013). Uma série de grupos taxonômicos exibem deslocamento de nicho nas mesmas direções (Chen et al., 2011). Isso pode ser particularmente preocupante para grupos taxonômicos menos conhecidos e estudados nesse contexto (Hickling et al., 2006). Tendo em vista as mudanças é plausível afirmar que o deslocamento em direção aos polos das espécies

devido às mudanças climáticas está resultando em padrões diferenciados de diversidade, levando à projeção de que os *hotspots* de biodiversidade não mais existirão como são conhecidos atualmente.

No entanto, as mudanças de nicho não foram exclusivamente em direção aos polos, mas também apresentaram um componente proeminente em direção ao leste na Europa. Essa observação não deve ser ignorada, uma vez que as mudanças em direção aos polos nem sempre são o único resultado. É crucial avaliar os fatores que influenciam diretamente o deslocamento de comunidades específicas (McCauley et al., 2017; Vanderwal et al., 2013; Vaissi, 2022). As mudanças climáticas também podem resultar em deslocamentos de espécies seguindo diferentes padrões. Por exemplo, uma mudança rápida em direção a altitudes mais elevadas pode ocorrer como resposta às mudanças climáticas, levando a uma alteração significativa na distribuição geográfica de ambientes adequados (Chen et al., 2011; Vaissi, 2022). Esse deslocamento expõe as espécies a um conjunto distinto de variáveis bioclimáticas associadas a locais de altitude elevada, que também podem regular suas populações (Körner, 2007; Peterson et al., 2011). É difícil afirmar as causas específicas de deslocamento de nicho multidirecionais, no entanto esse tipo de padrão parece ocorrer em escalas reduzidas de espaço, e é também nesse contexto que as respostas são mais específicas a determinadas variáveis bioclimáticas (Vanderwal et al., 2013).

Uma das consequências iminentes das mudanças climáticas tanto para espécies não nativas quanto para as nativas é a sobreposição de nichos ambientais adequados (Sousa et al., 2017). Os resultados apresentados neste estudo destacam as regiões onde *K. bostoniensis* potencialmente tem uma alta probabilidade de coocorrer com pelo menos uma espécie competidora já presente na comunidade nativa, além de áreas onde a adequabilidade para o Rotífero não nativo é maior em comparação com as demais. Em áreas onde a adequação climática é alta para ambas as espécies, podemos antecipar um alto desempenho para os dois lados da interação, o que pode ser um indicativo de um evento competitivo mais intenso. Nessas localidades, a aptidão de ambas as espécies no ambiente físico será ambientalmente equivalente, e a utilização de recursos essenciais por cada população impactará sua sobrevivência (Tilman, 1982; Aguilera & Navarrete, 2012). O deslocamento de nicho pode desempenhar um papel na mediação das interações competitivas (Bisi et al., 2015). Mesmo que a adequação ambiental de uma área seja alta, a competição dependente da densidade pode prejudicar a fertilidade e a sobrevivência das espécies (Miller et al., 2018).

Apesar de serem funcionalmente similares, pequenas diferenças na aptidão podem levar à extinção dos competidores mais fracos. Essas disparidades na aptidão podem ser

influenciadas por variações no nível de adequação ambiental entre os competidores (Soberon & Peterson, 2005). No entanto, é evidente que a adequação ambiental não é o único determinante dos resultados potenciais da competição entre espécies com nichos sobrepostos. Outros fatores além das mudanças climáticas podem mediar suas interações, a ponto de que eventos competitivos podem nem mesmo ocorrer (Arcifa et al., 2020). Ainda assim, as mudanças climáticas estão associadas ao desaparecimento de espécies em certas regiões, seja por deslocamento e competição, seja por mudanças fisiológicas diretas (Bisi et al., 2015; Koblmüller et al., 2012; Condamine et al., 2019). Áreas indicativas dos resultados presentes nesse estudo onde a adequabilidade ambiental é desbalanceada em favor da espécie não nativa podem servir como proxy para futuros eventos de competição mediada pelas mudanças climáticas e posteriormente deslocamento de nicho nativo.

Deve-se também considerar a possibilidade de que a interação entre *K. bostoniensis* e outros rotíferos não resulte em um impacto significativo. Todas as espécies nativas selecionadas também são encontradas na América do Norte. De acordo com experimentos conduzidos por Arcifa et al. (2020), não existem características distintas de *K. bostoniensis* que caracterizem essa espécie como uma invasora capaz de causar impactos significativos na biodiversidade. No entanto, os efeitos potenciais das mudanças climáticas sobre as espécies devem ser considerados no futuro. Os cenários de interações entre os rotíferos provavelmente serão alterados devido às mudanças na temperatura e na precipitação. Da mesma forma, a capacidade bem documentada de predação de *K. bostoniensis* e seus efeitos diretos sobre as comunidades nativas podem ser influenciados pelas mudanças climáticas (Oliveira et al., 2019). Em outras palavras, as características nativas que promove a capacidade de competir com não nativas podem ser significativamente modificadas por mudanças nas variáveis bioclimáticas que favoreçam espécies não nativas (Yu et al., 2018). Portanto, é razoável explorar as interações potenciais entre espécies nativas e não nativas que podem surgir no futuro devido às pressões climáticas, mesmo que atualmente não seja observada uma competição intensa.

Outro aspecto crucial a ser considerado é o impacto das mudanças climáticas nas taxas de predação sobre os rotíferos. A presença de características morfológicas que aliviam a pressão de predação devido às limitações físicas do tamanho corporal desempenha um papel significativo no sucesso reprodutivo do zooplâncton (Engel et al., 2014; Ljungström et al., 2020). Nesse sentido, *K. bostoniensis* possui várias características morfológicas diretamente associadas a eventos de predação. Seu corpo apresenta espinhos alongados nas extremidades, que oferecem alguma proteção contra predadores, especialmente peixes pequenos e

invertebrados (Havens, 1990; Dzialowski et al., 2003; Zhdanova & Dobrynin, 2011; Engel et al., 2014; Zolotareva et al., 2022). Essas características podem aumentar a probabilidade de estabelecimento bem-sucedido de *K. bostoniensis* em novos ambientes. Esses fatores tornam evidente o porquê que *K. bostoniensis* prosperou nas condições atuais (Macedo et al., 2020; Mantovano et al., 2021a) e possui o potencial para uma dispersão facilitada no futuro, sob as condições induzidas pelas mudanças climáticas.

CONCLUSÃO

Os modelos desenvolvidos demonstram robustez para a previsão de adequação ambiental para as espécies de rotíferos, considerando as variáveis ambientais selecionadas em consonância com as características biológicas das espécies. Os modelos indicam que as áreas com adequação ambiental para *K. bostoniensis* têm potencial para expansão em regiões não nativas. Os cenários futuros sugerem um aumento no tamanho e uma mudança das áreas adequadas em direções opostas: em direção à América do Sul e à Europa, com uma tendência geral em direção aos polos. É importante ressaltar que as previsões de adequação ambiental não implicam necessariamente em eventos competitivos, uma vez que estes podem ser influenciados por outros fatores. Ainda assim os resultados são importantes indicativos de áreas de ocorrência conjunta com grandes chances de realização e, em casos de favorecimento aos níveis de adequabilidade para a espécie não nativa, locais onde se poderia esperar uma vantagem da *K. bostoniensis* em comparação com as demais espécies nativas. A prevalência real dessas espécies em áreas adequadas permanece incerta. No entanto, os modelos servem como um ponto de partida valioso para prever interações e eventos potenciais de deslocamento de nicho, competição e até extinção de espécies no futuro.

CAPÍTULO 3

ESTUDO DA ESTRUTURA INTERNA E EXTERNA DE METACOMUNIDADES ZOOPLANCTÔNICAS EM UM RIO NEOTROPICAL COM OCORRÊNCIA DE ESPÉCIES NÃO NATIVAS E URBANIZAÇÃO

RESUMO

O estudo das metacomunidades, desde sua implementação na literatura, vem ganhando cada vez mais notoriedade e com isso mais investigações vêm sendo feitas com diferentes grupos. Para o zooplâncton essas metodologias são particularmente importantes devido a sua plasticidade em relação às variáveis ambientais e sua elevada capacidade de dispersão, fator central para metacomunidades. É proposto que a presença de espécies não nativas pode influenciar as estruturas de metacomunidades. O presente trabalho buscou investigar as metacomunidades zooplânctônicas de um rio neotropical, com a presença do rotífero não nativo *Kellicottia bostoniensis*, e da planta não nativa *Urochloa arrecta*, em dois períodos (2019 e 2022). Para isso foram realizadas coletas ao longo do rio abrangendo um gradiente ambiental e de influência antrópica. As análises foram feitas considerando a estrutura interna e externa de metacomunidades. Além disso, foram analisadas as associações entre espécies, e influência da ocupação humana, e das espécies não nativas nas comunidades. Foram encontradas duas metacomunidades diferentes para cada período analisado, ambas respondendo em relação ao componente biótico. A estrutura interna de metacomunidade revelou uma tendência das comunidades influenciadas pela presença das espécies não nativas e da ocupação humana em direção ao componente biótico. Parte das comunidades com essas características apresentaram valores maiores de ajuste em direção a esse compartimento. Parte das comunidades respondem positivamente à presença das espécies não nativas. As maiores abundância, riqueza e diversidade foram encontradas na presença dos três fatores. Possível causa para as estruturas aninhadas encontradas na análise de EMS. Conclui-se que as espécies não nativas têm influência positiva sobre as metacomunidades que também são afetadas pela urbanização.

Palavras-Chave: Dispersão de espécies; Metacomunidades invadidas; Influência antrópica; Associação de espécies.

STUDY OF THE INTERNAL AND EXTERNAL STRUCTURE OF ZOOPLANKTONIC METACOMMUNITIES IN A NEOTROPICAL RIVER WITH THE PRESENCE OF THE NON-NATIVE SPECIES AND URBANIZATION

ABSTRACT

The study of metacommunities has been gaining prominence and attracting increasing research across various groups since its introduction in the literature. For zooplankton, these methodologies are particularly important due to their plasticity in relation to environmental variables and their high dispersal capacity, a central factor for metacommunities. It is proposed that the presence of non-native species can influence metacommunity structures. This study aimed to investigate zooplankton metacommunities in a neotropical river, with the presence of the non-native rotifer *Kellicottia bostoniensis* and the non-native plant *Urochloa arrecta*, during two periods (2019 and 2022). Collections were conducted along the river, covering an environmental and anthropogenic influence gradient. Analyses were conducted considering the internal and external structure of metacommunities. In addition, associations between species were analyzed, as well as the influence of human occupation and non-native species on the communities. Two different metacommunities were found for each analyzed period, all responding in relation to the biotic component. The internal structure of the metacommunity revealed a trend of communities influenced by the presence of non-native species and human occupation toward the biotic component. Some communities with these characteristics showed higher fitting values toward this compartment. Some communities respond positively to the presence of non-native species. The highest abundance, richness, and diversity were found in the presence of all three factors. One possible cause for the nested structures found in the EMS analysis could be the interactive effects of non-native Rotifera and invasive grass. It is concluded that non-native species have a positive influence on metacommunities that are also affected by urbanization.

Keywords: Species dispersal; Invaded metacommunities; Anthropogenic influence; Species associations.

INTRODUÇÃO

O zooplâncton é um componente importante dos ecossistemas aquáticos sendo um elo fundamental na transferência de energia ao longo da teia trófica do compartimento pelágico (Blettler & Bonecker, 2007; Heneghan et al., 2016). Organismos zooplancônicos conseguem acessar a energia armazenada por produtores primários e intermediários microbianos (Azam et al., 1983; Fenchel et al., 2008) e torná-la disponível para animais que são consumidores desse grupo (Feniova et al., 2022).

As relações entre as comunidades aquáticas tendem a ser complexas e atuantes em várias direções. Por exemplo, diversas abordagens registram a grande influência que macrófitas aquáticas exercem sobre a comunidade zooplancônica, afetando a estrutura e composição da mesma (Lansac-Tôha et al., 2003a; Ali et al., 2007; Pal et al., 2010; Gazulha et al., 2011; Lucena-Moya & Duggan, 2011; Rumes et al., 2011; Deosti et al., 2021). Devido à presença das plantas e sua influência estrutural, é esperada uma gama de representantes litorâneos, ocasionando um aumento da riqueza de espécies e manutenção da biodiversidade (Lansac-Tôha et al., 1997a; Lima et al., 1998; Maia-Babosa, 2008; Thompson & Shurin 2011; Pires et al., 2018). Por outro lado, devido a essa influência na dinâmica de outras comunidades, macrófitas não nativas podem causar impactos nas comunidades nativas (Gentilin-Avanci et al., 2021). A espécie não nativa *Urochloa arrecta* é um exemplo de espécie de macrófita que pode ser associado a impactos na diversidade através da competição e a processos de homogeneização biótica (Sato et al., 2021; Bando et al., 2023).

As espécies não nativas precisam ultrapassar uma série de filtros abióticos e bióticos antes de se estabelecerem efetivamente em novos ambientes (Blackburn et al., 2011). O sucesso da invasão está estreitamente relacionado à pressão de propágulos e à forma como esses organismos se dispersam para novos locais (Simberloff, 2009). Nesse contexto, é fácil estabelecer uma relação entre o processo de invasão biológica e modelos de estruturação de metacomunidade, dado o cenário atual com cada vez mais ocorrências de espécies não nativas (Brown & Barney, 2021, Seebens et al., 2021). De fato, a manutenção e a recuperação de comunidades afetadas por espécies não nativas podem depender do fornecimento de resistência por meio de propágulos nativos provenientes de áreas vizinhas (Strecker & Arnott, 2010; Howeth et al., 2017).

O estudo das comunidades biológicas desempenha um papel fundamental na ecologia (Vellend, 2010). A compreensão das distribuições das espécies em diversos ambientes e como elas respondem às mudanças ambientais é essencial para o entendimento da biodiversidade e da dinâmica dos ecossistemas (Sutherland et al., 2013). Os conceitos de metacomunidade,

mencionados pela primeira vez por Hanski & Gilpin (1991) e derivados dos estudos de metapopulações, estão atualmente difundidos e têm sido amplamente estudados (Braga et al., 2017).

Em geral, o estudo de metacomunidades tem se baseado em duas linhas de pesquisa principais: (i) a investigação dos paradigmas (Leibold et al., 2004; Heino et al., 2015) e (ii) a análise dos Elementos de Estrutura de Metacomunidades (EMS - *Elements of Metacommunity Structure*) (Leibold e Mikkelsen, 2002; Presley et al., 2010). Os quatro paradigmas de montagem (*species sorting*, *patch dynamics*, *mass effect* e *neutral*) estão principalmente relacionados com as interações das espécies em relação aos gradientes ambientais e espaciais (Leibold et al., 2004).

Para integrar os paradigmas clássicos de montagem de metacomunidades com a distribuição das espécies, é necessária uma avaliação bidimensional, levando em consideração fatores ambientais e espaciais (Winegardner et al., 2012). Um componente ambiental relevante pode servir como um indicador para avaliar até que ponto a estrutura da comunidade é predominantemente moldada pelo ambiente, o que é caracterizado pelo paradigma de *species sorting* (Leibold et al., 2004; Cottenie, 2005). Quando os fatores espaciais são os principais organizadores, é possível concluir que a variação espacial é influenciada por processos que afetam diretamente a restrição da dispersão ou a ocorrência de efeitos de massa (Legendre & Legendre, 1998; Leibold et al., 2004; Heino et al., 2015). As capacidades individuais de dispersão das espécies zooplancônicas desempenham um papel crucial no estudo de metacomunidades, pois essa característica é o principal mediador das distribuições das comunidades dentro de uma metacomunidade, respondendo às influências dos componentes espaciais (de Bie et al., 2012; Padial et al., 2014).

Os Elementos de Estrutura de Metacomunidade são construídos por meio de uma série de análises que avaliam as características de montagem das comunidades, atribuindo uma estrutura com base em modelos clássicos de distribuição de espécies (Braga et al., 2017). Os resultados abrangem a identificação de estruturas concretas com base na significância de análises de limites agregados, substituições de espécies e no índice de *Morisita* (Leibold et al., 2002; Presley et al., 2010). Exemplos disso são comunidades baseadas no limite percebido de nicho, estruturadas principalmente pela substituição de espécies ao longo de um gradiente de forma conjunta, com limites definidos, (Clements, 1916) ou individualista pelas características idiossincráticas das espécies (Gleason, 1926).

Os modelos globais clássicos são bastante úteis, no entanto, as relações entre as comunidades são mais complexas. É restritivo afirmar que uma única comunidade e todas as

espécies nela respondem da mesma maneira a um gradiente ambiental ou espacial (Leibold et al., 2021). Pensando nisso Leibold et al. (2021) descreveram a proposta da análise da estrutura interna de metacomunidades, considerando respostas a nível específico e um novo compartimento de variação, o biótico.

O uso de modelos multivariados e análises conjuntas é de particular importância para a ecologia de comunidades e é essencial para compreender os padrões e estruturas que ocorrem em ecossistemas naturais (Warton et al., 2015). Informações importantes para a montagem das comunidades a nível específico, estão correlacionadas com o nicho fundamental e são influências primárias na interação biótica e abiótica das comunidades (Oh et al., 2021). O uso de análises multivariadas com abordagens diferentes pode se mostrar útil devido à sua capacidade explicativa complementar (Ovaskainen et al., 2019). Essa abordagem ainda se propõe a tentativa de definir associações entre espécies, baseadas em fatores latentes aleatório (Ovaskainen et al., 2016). Prever esse tipo de estrutura pode ser desafiador devido a gama de fatores externos que podem ocasionar os padrões de interação (Kin & Nishihiro et al., 2020). Ainda assim se executadas com devido cuidado essas análises podem fornecer dados valiosos sobre a dinâmica das comunidades (Morueta-Holme et al., 2016; Pichler & Hartig, 2021).

Considerando o contexto apresentado, o presente estudo tem como objetivo analisar as metacomunidades zooplancônicas encontradas no rio Guaraguaçu que incluem a presença do Rotífera não nativo *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) e da macrófita não nativa *Urochloa arrecta* (Hack. ex T.Durand & Schinz) Morrone & Zuloaga, utilizando uma série de análises complementares e modelos. Além das contribuições dessas metodologias, o objetivo é identificar as relações com o gradiente ambiental e espacial presente no rio. Dada a importância do componente biótico, que é um aspecto mais recente na análise interna de metacomunidades, também buscou-se identificar as associações entre as espécies de rotíferos presentes nas metacomunidades do rio. No que diz respeito às estruturas das comunidades, a primeira hipótese (H1) prevê que as metacomunidades do rio Guaraguaçu serão mais influenciadas pelo componente ambiental, devido ao alto nível de conectividade proporcionado pelo tipo de ambiente (lótico) com fluxo bidirecional. Por fim tem-se a previsão (H2) de que as metacomunidades serão negativamente influenciadas pela presença das espécies não nativas.

METODOLOGIA

ÁREA DE ESTUDO

O ambiente de estudo foi a foz do Rio Guaraguaçu, localizado a 5 km da cidade de Pontal do Paraná, no estado do Paraná, Brasil (25°41'52.53" S 48°28'25.45" O). Este rio é um

importante componente da bacia litorânea paranaense, sendo o maior em extensão na sub-bacia da Baía de Paranaguá, com uma temperatura média do ar variando de 16 a 21 °C. Ele tem sua origem na Serra do Mar, a 766 metros acima do nível do mar, e deságua na Baía de Paranaguá (Vitule et al., 2006; Galvanese et al., 2022).

A região é caracterizada por um clima tropical com alta umidade, e a precipitação média anual é de 2.300 mm, com variações sazonais entre as estações de inverno e verão (Vanhoni & Mendonça, 2008). O Rio Guaraguaçu abrange uma ampla variedade de habitats, desde suas nascentes nas montanhas até os manguezais próximos à baía. Além disso, sua dinâmica é fortemente influenciada pela ação das marés oceânicas, apresentando dois sentidos distintos de fluxo em toda a área amostrada, o que resulta em variações significativas de salinidade, especialmente em pontos próximos à área de deságue (Apêndice 5 – Condutividade elevada).

O rio estudado pode ser dividido em quatro diferentes setores com base nos pontos de amostragem do monitoramento conduzido pelos laboratórios LEC (Laboratório de Ecologia e Conservação) e LASB (Laboratório de Análise e Síntese em Biodiversidade) da Universidade Federal do Paraná. Setor 1 (S1): Este setor é o mais preservado do rio e está localizado mais próximo da cabeceira. Suas margens são caracterizadas por uma diversidade de plantas dominada por espécies arbóreas típicas do litoral, popularmente conhecidas como Caxeta (*Tabebuia cassinoides* (Lam) DC. Setor 2 (S2): O segundo setor é caracterizado pela presença de atividades humanas, incluindo estruturas para armazenamento de embarcações e residências, bem como influência da captação de água para abastecimento da cidade de Pontal do Paraná e descarte de esgoto. Setor 3 (S3): Este setor está localizado dentro da Estação Ecológica do Rio Guaraguaçu, no entanto, ainda sofre pressões significativas da atividade humana. Setor 4 (S4): O último setor abrange os pontos mais próximos da baía e é fortemente influenciado pelas variações marcantes de salinidade. Os pontos de monitoramento ao longo desses setores estão distribuídos em uma extensão de 19,1 km em linha reta, cobrindo aproximadamente 50 km ao longo do curso do rio (Figura 1).

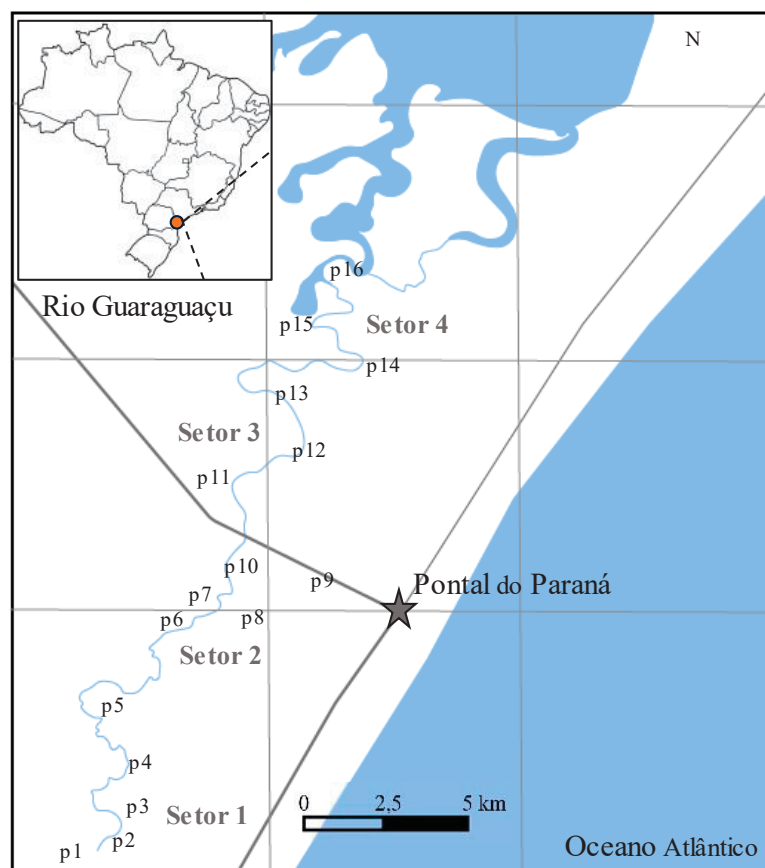


Figura 1. Mapa da localização da área de estudo no rio Guaraguaçu e os 16 pontos de coleta distribuídos ao longo dos quatro setores amostrados pelo monitoramento. Setor 1: 1-5, Setor 2: 6-10, Setor 3: 11-13 e Setor 4: 14-16.

AMOSTRAGENS

As amostragens foram conduzidas em 16 pontos ao longo do rio, de acordo com o monitoramento realizado pelos laboratórios de pesquisa da UFPR mencionados anteriormente. Considerou-se a distribuição dos setores para abranger as diversas variações e dinâmicas do ambiente descritas anteriormente. As amostragens foram realizadas em outubro de 2019 e junho de 2022.

Em cada ponto amostral realizou-se a coleta de material zooplancônico usando um balde graduado de 20 litros e uma rede de plâncton em formato de trapézio, com uma malha de abertura de 68 μ m. Foram filtrados entre 160 e 200 litros de água em cada ponto de coleta, e o material foi armazenado em recipientes de polietileno e imediatamente fixado com formaldeído a 4%. As coletas foram realizadas próximas aos bancos de macrófitas dominantes nos pontos de monitoramento. Nesses locais foram identificadas as ocorrências ou ausência de

U. arrecta, previamente identificada nesse ambiente (Araújo et al., 2021; Sato et al., 2021). Simultaneamente, com o objetivo de avaliar as características físico-químicas dos locais de coleta, foram registradas medidas de variáveis abióticas, como condutividade, temperatura e pH, bem como a transparência da água utilizando um Disco de Secchi.

Além disso, os ambientes foram categorizados com base no grau de urbanização, utilizando um *buffer* de 500 metros e a porcentagem de áreas com ocupação humana nas proximidades de cada ponto de coleta. Os setores foram definidos da seguinte maneira: S1 (preservado - 0% de ocupação humana), S2 (altamente antropizado - 19,7% de ocupação humana), S3 (moderadamente antropizado - 9,7% de ocupação humana) e S4 (pouco antropizado - 2,9% de ocupação humana).

ANÁLISES DE LABORATÓRIO

As amostras foram processadas no Laboratório de Ecologia e Conservação (LEC) e no Laboratório de Ecotoxicologia e Fisiologia Vegetal da Universidade Estadual do Centro-Oeste do Paraná (UNICENTRO). Realizou-se a identificação e contagem de todos os organismos a nível de espécie, sempre que possível, utilizando um microscópio óptico em conjunto com uma câmara de Sedgwick-Rafter. A identificação foi embasada em referências bibliográficas especializadas (Koste, 1978; Sendacz & Kubo, 1982; Reid, 1985; Montú & Goeden, 1986; Segers, 1995; Elmoor-Loureiro, 1997; Elmoor-Loureiro, 2010; Previattelli 2006; Joko, 2011; Perbiche-Neves et al., 2015). As espécies foram identificadas com base em suas estruturas características, morfologia e exposição do órgão trófico (mastax), especialmente em organismos comprimidos pelo processo de fixação.

Para melhor visualização dos rotíferos, as amostras foram submetidas à coloração com o corante Rosa de Bengala. Esse procedimento tornou-se necessário devido à presença de uma quantidade elevada de material indesejado nas amostras, incluindo componentes orgânicos e inorgânicos, o que dificultava a visualização dos organismos. A identificação prosseguiu até que uma quantidade mínima de 80 exemplares adultos fosse atingida (Lansac-Tôha et al., 2009a) ou até que a amostra fosse esgotada.

ANÁLISE DE DADOS

Primeiramente o zooplâncton do rio Guaraguaçu foi caracterizada de acordo com métricas de comunidades. Para isso foram calculadas medidas clássicas para avaliar a biodiversidade alfa do rio (*Shannon-Wiener*), riqueza de espécies e abundâncias relativas e

absolutas, ao longo dos pontos. As análises básicas foram realizadas também para identificar a ocorrência e densidade da população da espécie de Rotífera não nativa *K. bostoniensis*.

Os dados foram analisados em um contexto de metacomunidades, empregando duas vertentes de abordagens para estudar a estrutura das comunidades presentes no rio Guaraguaçu durante os anos de coleta de dados. Foi utilizada uma das abordagens clássicas, que envolve métodos de análise da estrutura externa das metacomunidades, bem como a análise da estrutura interna, conforme descrito por Leibold et al. (2021).

ESTRUTURA INTERNA DAS METACOMUNIDADES

Os dados foram analisados em um contexto de metacomunidades. O conjunto de análises buscou aprofundar os conceitos clássicos de montagem (Leibold et al., 2004; Heino et al., 2015) a partir da estrutura interna de metacomunidades, conforme descrito por Leibold et al. (2021). comunidade de cada ano analisada foi tratada como uma entidade distinta.

Para avaliar e aprofundar a compreensão das explicações globais para as metacomunidades, foram aplicadas duas famílias de modelos jSDM (*Joint Species Distribution Model*). Esses modelos se basearam na aplicação de métodos que consideram o efeito do ambiente, a autocorrelação espacial e a distribuição simultânea de espécies nos mesmos locais baseado na aproximação de *Monte Carlo* (Pichler & Hartig, 2021). Este estudo também buscou isolar e incorporar as variáveis que contribuem para a estrutura interna da metacomunidade, através da partição da variância explicada pelos diferentes componentes em níveis específicos (Ovaskainen et al., 2017). Essas abordagens foram realizadas por meio de análises contidas no pacote sJSDM (*Scanable joint Species Distribution Models*) (Pichler & Hartig 2021) e na estrutura de Modelagem Hierárquica de Comunidades de Espécies (HMSC - *Hierarchical Modelling of Species Communities*) (Ovaskainen et al., 2017; Tikhonov et al., 2020), que consiste em um modelo bayesiano capaz de quantificar efeitos mistos generalizados. Os modelos gerados permitem correlacionar dados ambientais, espaciais e fatores latentes com a disposição das espécies, com base na abundância e riqueza, de maneira mais detalhada.

Ao analisar os processos mecânicos na estrutura da comunidade, o modelo HMSC pode ser adaptado para diferentes naturezas dos dados. Essa ferramenta utiliza métodos de regressão linear generalizada (GLM), tornando possível modelar o impacto do ambiente em cada espécie, refletindo suas respostas às mudanças ambientais através de efeitos fixos (Chiu et al., 2020). Com a introdução de modelos de variáveis latentes, captura-se as interações bióticas e influências ambientais não diretamente observadas como efeitos aleatórios. Esses efeitos são modelados em função dos fatores latentes e cargas fatoriais, representando as respostas das

espécies aos fatores aleatórios em escalas espaço-temporais (Ovaskainen et al., 2017; Tikhonov et al., 2020).

Essa etapa das análises foi particularmente utilizada para identificar relações que não são capturadas pelos modelos clássicos de metacomunidades, buscando destacar a estrutura interna de relações mais refinadas entre as espécies dentro das comunidades. O *jSDM* foi empregado para integrar métodos de modelagem hierárquica com técnicas de aprendizagem de máquina, a fim de ajustar modelos que descrevam a complexa estrutura das relações ecológicas. Neste estudo, o *Hmsc* foi utilizado de maneira específica para identificar e relacionar a variação ambiental com as características e distribuições individuais de cada espécie na metacomunidade do rio Guaraguaçu.

Para definir a estrutura dos modelos, foi utilizada a matriz de dados ambientais (matriz X) com os dados obtidos através das medições das variáveis limnológicas durante o monitoramento do rio Guaraguaçu, para os anos de 2019 a 2022 (Apêndice 5). Além disso, o grau de urbanização foi considerado como um *proxy* para a influência humana. Em suma, a matriz X foi composta por variáveis de efeito fixo. Já a matriz Y foi composta pelos dados empíricos de ocorrência e abundância das espécies ao longo dos pontos amostrais do monitoramento do rio.

A estrutura do HMSC fornece uma análise das conexões entre as espécies, a qual é estimada a partir de fatores não observáveis, randômicos e não incorporados pela resposta da comunidade explicada por variáveis ambientais. Fatores latentes inerentes aos dados coletados são associados geralmente às unidades amostrais e sua posição geográfica (Ovaskainen et al., 2016). Aqui, os fatores espaciais latentes foram ajustados de acordo com duas categorias: (i) com as coordenadas dos pontos de coleta do monitoramento do rio, considerando uma variação espacial estruturada (Tikhonov et al., 2020) e (ii) fatores com característica de objeto aleatório não estruturado (Ovaskainen et al., 2017; König et al., 2021). O conjunto final resultou em efeitos aleatórios relacionados as coordenadas geográficas, pontos de amostragem, setores e distanciamento entre as margens do rio.

Foram ajustados modelos múltiplos de acordo com a distribuição das espécies para cada metacomunidade (2019 e 2022). Primeiramente foi construído o modelo 1 a partir da distribuição de família *probit* utilizando cada espécie de zooplâncton como componente da matriz Y (Presença e ausência) relacionada com uma matriz X , contendo variáveis ambientais de efeito fixo. Esse modelo foi alimentado com as variáveis latentes de distanciamento espacial (Matriz xy) para o componente espacial (limitação da dispersão). Essa matriz foi construída a partir dos principais eixos obtidos das relações da disposição da metacomunidade com dados

geográficos PCNM (*Principal Coordinates of Neighbor Matrices*). Também nesse modelo variáveis latentes são definidas baseadas na aproximação de covariâncias entre espécies (Pichler & Hartig, 2021). Esse método é uma técnica analítica aplicada às coordenadas geográficas para representar a estrutura espacial de dados multivariados, com o objetivo de identificar padrões de similaridade ao longo das unidades amostrais ou pontos de coleta de dados (Borcard & Legendre, 2002). O modelo 2 foi construído a partir da distribuição *log* normal de *Poisson* ajustado aos dados que contabilizam a sequência natural da matriz *Y*, ou seja, considera a presença das espécies dentro dos grupos taxonômico e também a abundância das mesmas quando presentes. Nesse modelo, a presença das espécies não nativas da Poaceae e de Rotifera foram consideradas como covariáveis fixas indicativas do efeito biológico da comunidade não nativa. O modelo 3 considerou a variação de *probit* (variáveis preditoras de entrada e saída binária) ajustada às contagens de presença e ausência (matriz de ocorrência 1/0) (Tikhonov et al., 2020). Neste modelo a presença das espécies não nativas foi considerada equivalente com a comunidade de zooplâncton a partir da presença ou ausência dentro dos grupos taxonômicos. As respostas atreladas às variáveis aleatórias são atribuídas a efeitos de resíduos das relações de coocorrência dentro das comunidades. Esses valores são resultantes da parcela não explicada pelas variáveis fixas que pode ser resultante da influência de fatores latentes. A utilização dos modelos em conjunto promove a descrição da comunidade de forma mais adequada de acordo com cada objetivo.

No total foram construídos seis modelos, três para cada ano de amostragem. Os modelos foram amostrados para distribuições posteriores utilizando quatro cadeias de Markov Chain Monte Carlo ($nChain = 4$), com 150.000 interações iniciais, das quais foram descartadas as 50.000 primeiras (*burn-in*), e o restante foi reduzido para produzir 100 amostragens posteriores por cadeia (Total 4000) (Ovaskainen et al., 2017). As análises destas etapas foram desenvolvidas no ambiente R utilizando métodos de JSMD a partir dos pacotes “*sJSMD*” (Pichler & Hartig, 2021) e “*Hmsc*” (Ovaskainen et al., 2017; Tikhonov et al., 2020).

ESTRUTURA EXTERNA DAS METACOMUNIDADES: EMS

Com o objetivo de investigar externamente a montagem das comunidades (Leibold et al., 2021) e compreender os padrões estruturais resultantes da ordenação das comunidades ao longo do gradiente do rio Guaraguaçu, foram examinados os elementos de estrutura da metacomunidade (Leibold e Mikkelsen, 2002; Presley et al., 2010). Inicialmente, as matrizes de ocorrência (presença e ausência) foram submetidas a uma ordenação usando a técnica da média recíproca (*Reciprocal Averaging*). Nesse processo, os dados bióticos e as localidades

são ordenados de acordo com a disposição das espécies, resultando em agrupamentos de linhas e colunas que apresentam padrões de distribuição semelhantes.

A análise dos elementos estruturantes foi conduzida por meio da verificação de três componentes básicos: (i) Coerência, que avaliou a similaridade das comunidades ao longo dos locais, medindo a taxa de compartilhamento de espécies entre os pontos; (ii) Substituição de espécies (*Turnover*), que avaliou as trocas ou perdas de espécies e determinou como a composição delas foi alterada entre os diferentes pontos; (iii) Limites agregados (*Boundary Clumping*), que representam agrupamentos de pontos com maior similaridade em comparação com locais externos ao grupo.

Esses elementos representam componentes essenciais que contribuem para a compreensão da organização espacial da metacomunidade, bem como das interações entre espécies e das variações abióticas. A análise desses componentes permite a identificação de estruturas resultantes, que puderam ser classificadas como aleatórias, padrão tabuleiro de xadrez, aninhadas (hiper dispersa, aleatória e agrupada), igualmente espaçadas, glesonianas e clementsianas (Leibold & Mikkelsen, 2002). Também foram consideradas as versões modificadas desses padrões, conhecidas como quase-estruturas (Presley et al., 2010). O pacote *Metacom* (Dallas 2014) no ambiente *R* foi utilizado para a realização desta etapa das análises.

RESULTADOS

As metacomunidades do zooplâncton do rio Guaraguaçu foram caracterizadas pela ocorrência de 122 espécies, distribuídas em 47 gêneros, dentro dos grupos Rotifera, Cladocera, Copepoda, Malacostraca e Cirripedia. A presença da espécie não nativa de rotífero *K. bostoniensis* foi constatada em ambos os anos de amostragens. Em 2019, *K. bostoniensis* apresentou uma ocorrência bastante reduzida, sendo encontrada em apenas dois pontos do monitoramento (P8 e P10). Por outro lado, nas coletas realizadas em 2022, foram encontradas densidades mais elevadas dessa espécie, principalmente no setor 2 (ponto 8) do monitoramento (Figura 2).

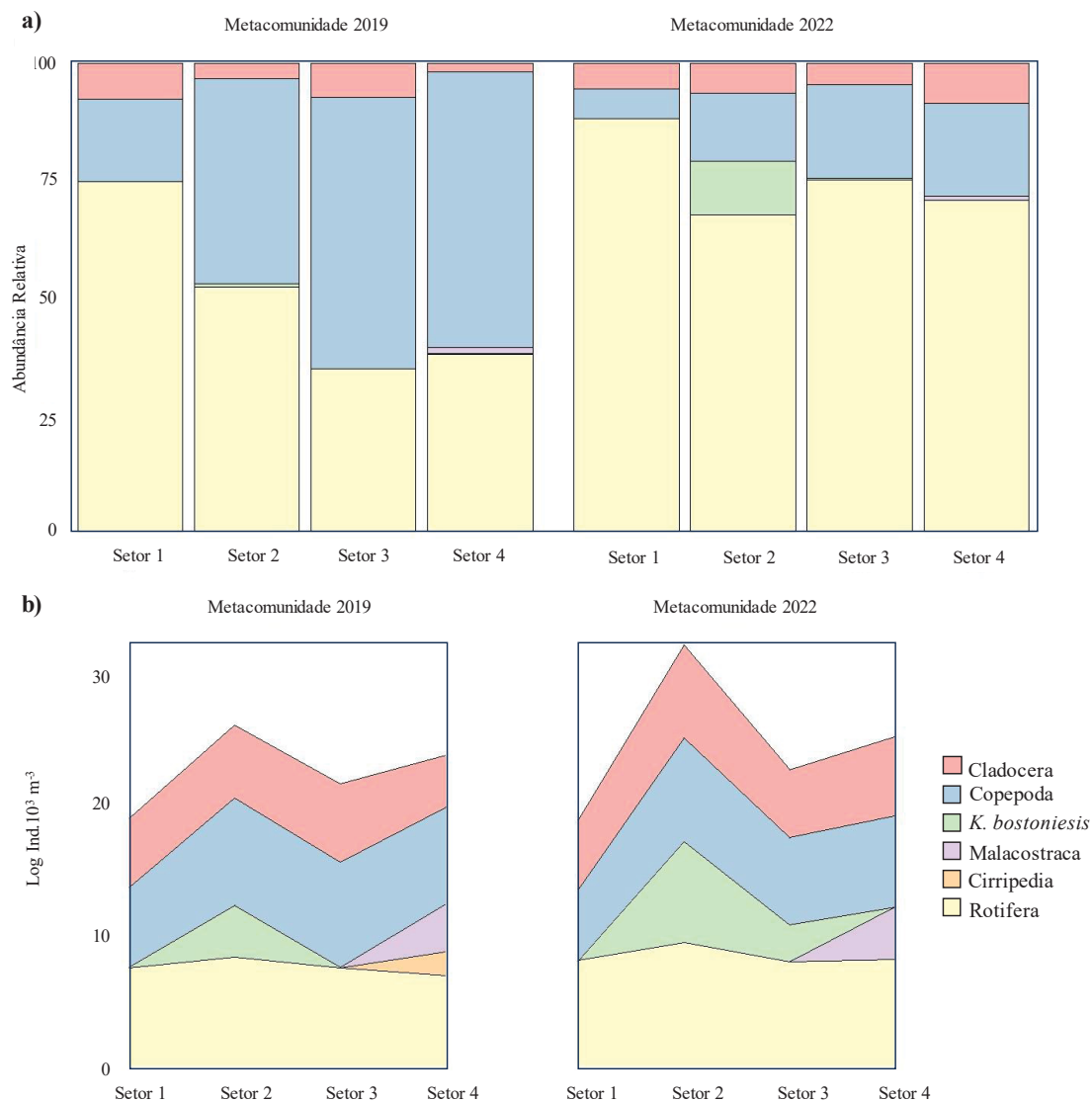


Figura 2. Abundância relativa (a) e absoluta (b) para cada setor amostral da metacomunidade zooplanctônica do Rio Guaraguaçu em 2019 e em 2022. As espécies nativas são apresentadas por grupo taxonômico, e a espécie não nativa *K. bostoniensis* foi apresentada separadamente.

A riqueza e diversidade de espécies apresentam variações entre os anos e os pontos de coleta (Figura 3, a e b). A maior concentração do número de espécies é encontrada no ponto 8 para ambos os anos de amostragem, no setor 2, onde está localizado o trecho do rio com maior influência antrópica (Figura 3). A biodiversidade também foi mais elevada no setor 2 (ponto 8) para ambos os anos, valores elevados de diversidade para o ano de 2019 também são observados no setor 4, o setor mais próximo do oceano.

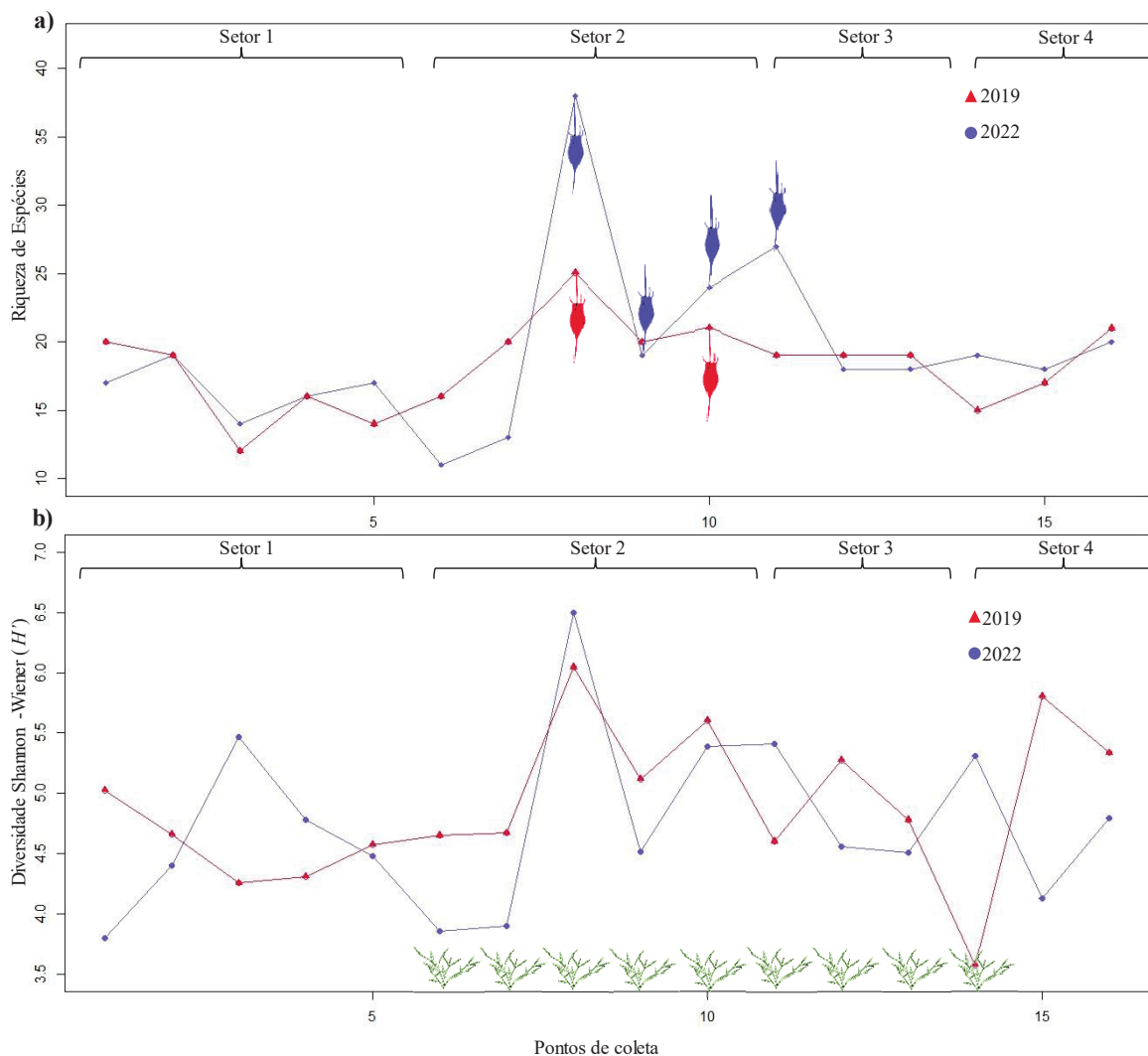


Figura 3. Riqueza de espécies e locais de ocorrência de *K. bostoniensis* para cada ponto amostral distribuídos por setor do rio Guaraguaçu para os anos de 2019 (triângulo, cor rosa) e 2022 (círculo, cor azul). As ocorrências da espécie não nativa de rotífero (a) e da planta não nativa (b) são representadas por desenho.

ESTRUTURA INTERNA DE METACOMUNIDADE

Os modelos construídos para avaliar as metacomunidades tiveram bons ajustes e responderam de forma adequada ao conjunto de dados. Os testes de tamanho de efeito revelaram um ajuste razoável dos modelos nos dados. Todos foram caracterizados com melhor capacidade explicativa do que preditiva.

Através das análises da estrutura interna das metacomunidades no rio Guaraguaçu, tornou-se possível desagregar a organização dessas comunidades de uma maneira mais

abrangente. Tanto em relação às espécies quanto aos locais de coleta, os dados estão representados em gráficos que evidenciam uma tendência em direção à porção do componente explicativo relacionado às interações bióticas. Esse componente apresentou a maior parte da variação explicada (R^2 : 0,439 e 0,428 respectivamente).

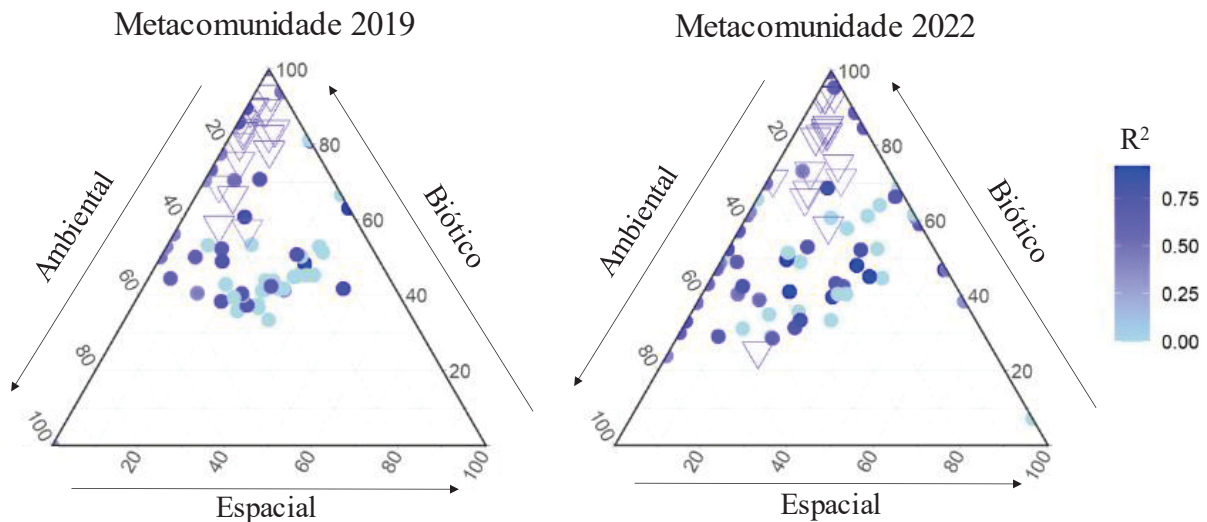


Figura 4. Diagramas ternários de descrição geral dos componentes de estruturação interna das metacomunidades de zooplâncton presentes em 2019 e 2022 no rio Guaraguaçu, de acordo com Leibold et al. (2021). A localização dos pontos está relacionada com a porcentagem de explicação da variação. Triângulos representam os pontos de amostragem (comunidades) e os círculos as espécies. A intensidade da cor indica o valor de R^2 .

A partir da categorização dos pontos em relação à ocupação humana inerentes aos locais de amostragens foi possível identificar uma tendência em relação ao componente biótico (Figura 5, a). Comunidades em locais mais urbanizados foram mais associados a porção referente às interações entre espécies. Também foi observado que em locais com a presença da macrófita não nativa *U. arrecta* o componente biótico é mais explicativo (Figura 5, b). Esse padrão é mais visível em locais que o Rotifera não nativo ocorre simultaneamente, principalmente no ano de 2022 com comunidade apresentando valores mais elevados de ajuste ($R^2 > 0,7$).

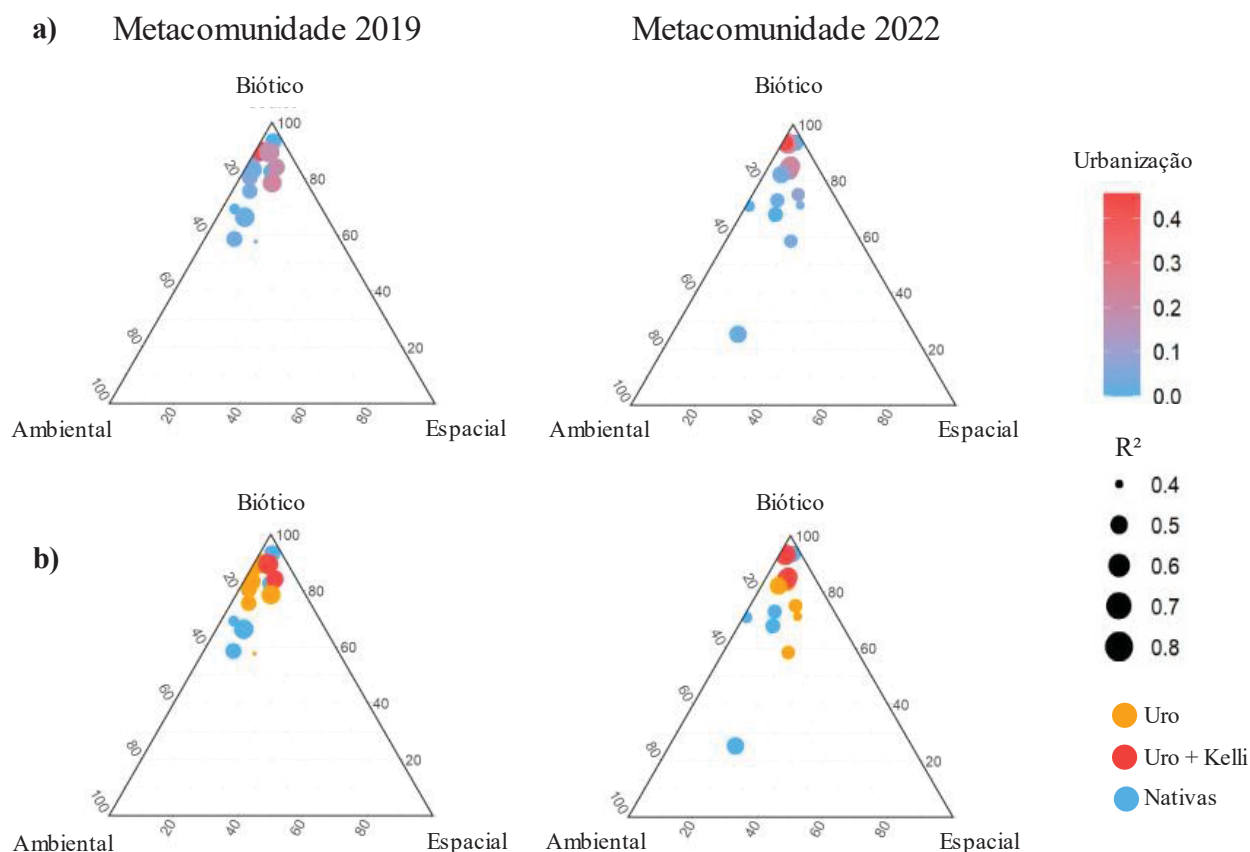


Figura 5. Diagramas ternários relacionando as metacomunidades de 2019 e 2022 aos componentes de estruturação (bióticos, ambientais e espaciais): a) Representa o nível de urbanização em cada ponto de amostragem (maior intensidade indicada pela cor vermelha); b) Representa a ocorrência das espécies não nativas nos pontos amostrados: ocorrência apenas da espécie não nativa *U. arrecta* (laranja); coocorrência de *U. arrecta* e *K. bostoniensis* (vermelho) e ausência das duas espécies não nativas (azul). Os tamanhos dos círculos representam os valores de R². A localização dos pontos está relacionada com a porcentagem de explicação da variação.

Analisando os pontos levando em conta a distribuição das espécies não nativas como guia é possível observar que as metacomunidade do rio respondem de acordo com um gradiente (Figura 4). Os gráficos da Figura 5 (b) demonstram isso com mais clareza. Os pontos parecem dispostos em uma sequência.

Considerando o padrão de montagem encontrado, guiado por efeitos bióticos, essas relações foram investigadas mais a fundo. Os resultados das associações de espécies podem ser observados na Figura 6, em relação aos grupos. As interações negativas mais intensas foram registradas em 2019 entre os grupos zooplancônicos predominantes de água doce em relação a Malacostraca e Cirripedia. As metacomunidades em geral apresentaram associações positivas

com as espécies não nativas, embora com pouca intensidade. Já a comunidade presente em 2022 foi marcada pela predominância de relações positivas mais intensas entre os grupos (Figura 6).

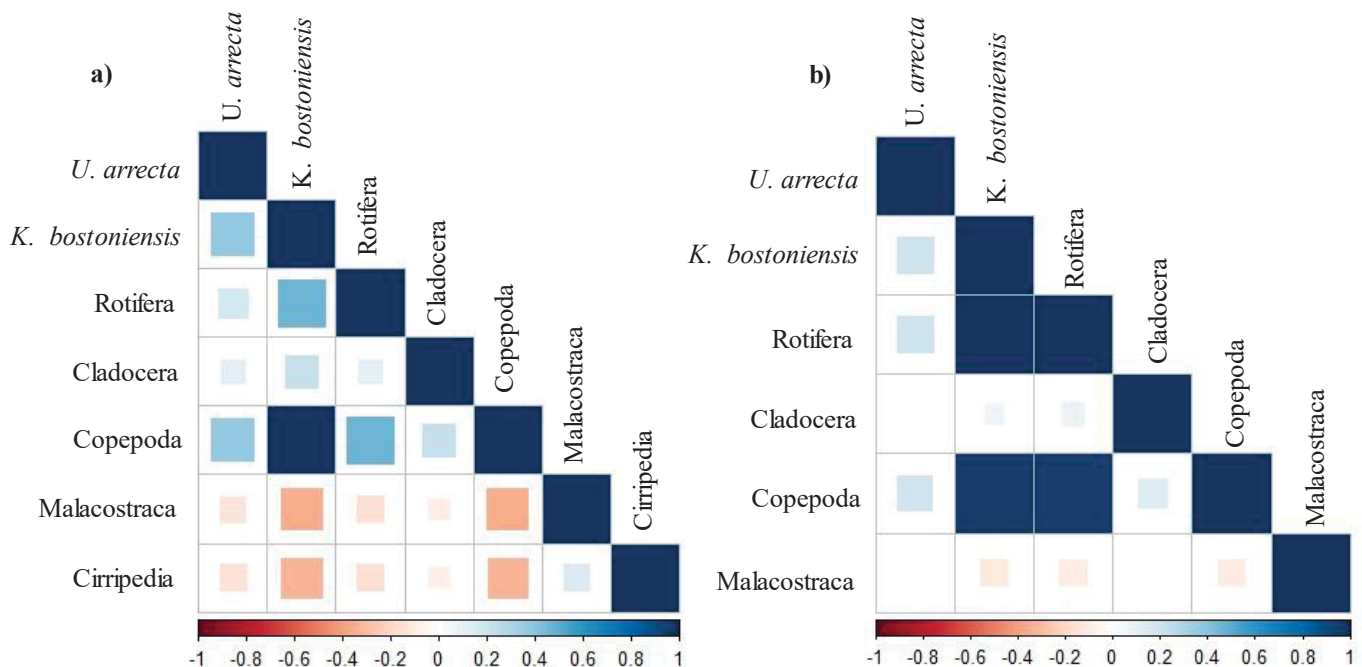


Figura 6. Associações entre pares dos grupos das metacomunidades de zooplâncton e a ocorrência de *U. arrecta* no rio Guaraguaçu para os anos de 2019 (a) e 2022 (b). As cores indicam associações negativas (Vermelho) e positivas (Azul) e o tamanho do quadrado indica a intensidade da relação (modelo 2).

A partição da variância (Figura 7) demonstra os efeitos dos processos estruturantes das metacomunidades do rio Guaraguaçu. A partir dos resultados apresentados é possível observar que o efeito das variáveis de efeitos aleatório é responsável pela maior porção da variância na maioria dos grupos. O componente de efeito fixo relacionado a condutividade é mais estruturador para representantes do zooplâncton marinho. Analisando os grupos é possível constatar que o nicho das espécies dulcícolas de zooplâncton é bastante relacionado, todos distintos da planta não nativa. Em 2022 as respostas as variáveis fixas de *K. bostoniensis* foram mais explicativas.

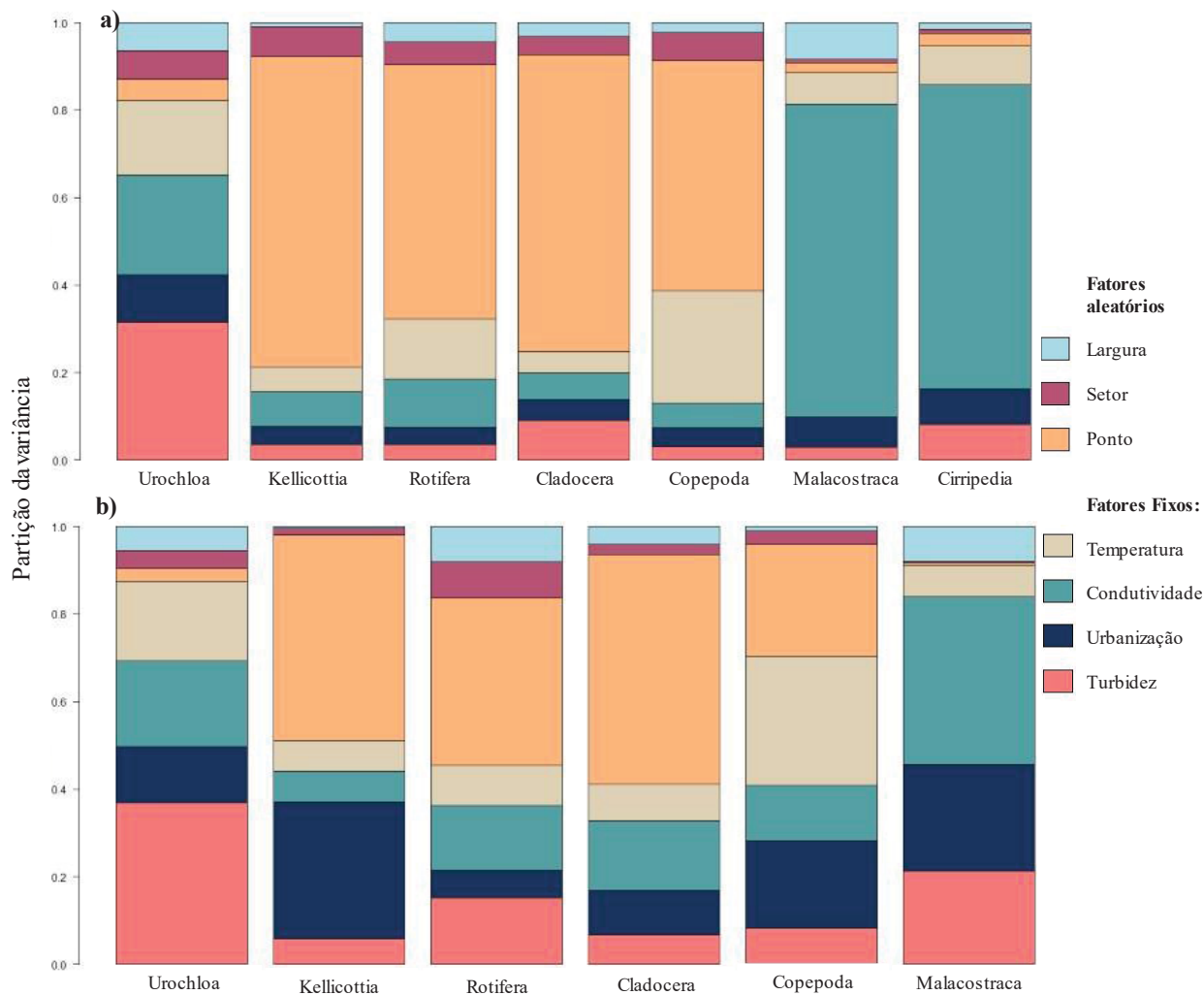


Figura 7: Partição da variância explicada especificamente ao nível de grupo para os efeitos fixos (variáveis ambientais, ocupação humana) e efeitos aleatórios (local de coleta, setor e distância entre margens).

Em seguida foram analisadas as contribuições significativas utilizando as espécies não nativas como preditoras da variação (Modelo 3). Esse modelo foi construído a partir de dados *probit* para testar a relação à ocorrência das espécies não nativas como fator fixo da variação (Figura 8). A contribuição das variáveis relacionadas aos grupos demonstra que as espécies não nativas eram positivamente associadas com determinados grupos da comunidade nativa. Em 2022 a comunidade nativa de água doce respondia positivamente de forma integral a *U. arrecta*.

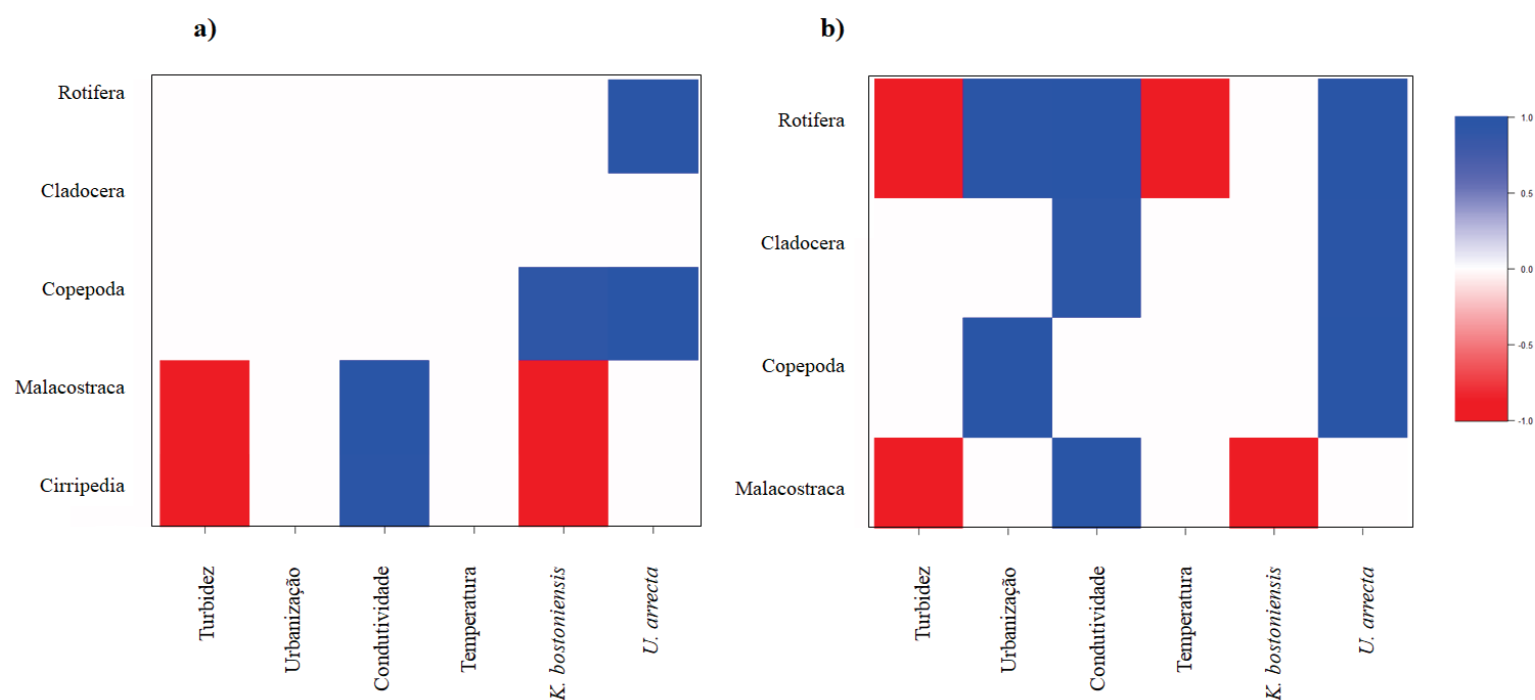


Figura 8. Matriz de respostas direcionadas a variáveis de efeitos fixos. Efeitos mostrados são significativos ($p < 0,05$). Em a, 2019 e b, 2022.

O valor de p , referente a etapa de substituição de espécies, foi significativo em ambos os casos, o que significa que nenhuma das metacomunidades foi submetida à análise de quase-estruturas (Presley et al., 2010). O *turnover* para as metacomunidade do rio se mostrou negativo, indicando a direcionamento para metacomunidades estruturadas por padrões de aninhamento. Para ambas as metacomunidades testes de qui-quadrado (X^2) foram superiores ao que era esperado ao acaso (Modelo nulo), ou seja, foram significativos, adicionalmente, foram obtidos valores de *IM* (Morisita et al., 1962) maiores que 1, resultando em estruturas com padrão aninhadas hiperdispersas.

Tabela 1. Resultado das análises de coerência, turnover e Limites Agregados, para metacomunidade de cada ano. A coerência foi avaliada ao considerar o número de ausências embutidas (ABs - *embedded absences*) em relação ao modelo nulo. O cálculo do valor de *Turnover* baseou-se no número de substituições, enquanto os limites agregados foram determinados através do índice de Morisita (IM).

Coerência			Turnover			Limites Agregados		Estrutura
Ano	ABs	p	Substituições	Z	p	IM	p	Resultante
2019	621	<0.001	1008	-5,012	<0.001	1,062	0,047	Aninhada
2022	528	<0.001	1301	-3,432	<0.001	1,291	0,030	Aninhada

DISCUSSÃO

BREVE CARACTERIZAÇÃO DA OCORRÊNCIA DE K. BOSTONIENSIS NO RIO GUARAGUAÇU

A partir dos resultados, constatarem-se diferenças principalmente em relação à abundância de espécies entre os anos amostrados, com maiores valores em 2022. Nesse ano, a contribuição de rotíferos para a metacomunidade aumentou em comparação com a amostragem anterior. Em ambos os anos, o setor 2 apresentava os maiores valores de abundância. Nesses locais também foram identificados maiores níveis de biodiversidade. A metacomunidade presente em 2019 ainda apresentava elevados valores de biodiversidade no setor 4. Grande parte desse resultado está relacionado ao fato de que os últimos pontos de amostragens do monitoramento acabavam recebendo maior influência do oceano e presença de grupos taxonômicos marinhos.

No setor 2 o grau de urbanização era elevado, e as atividades antrópicas aconteciam de forma mais intensa do que em outros trechos do rio. Estes locais sofriam com depósito de material orgânico proveniente de esgoto. Essas características são indicativas do aumento da concentração de nutrientes e organismos planctônicos que fazem parte da dieta do zooplâncton, consequentemente ocasionando maiores abundâncias (Simões & Sonada, 2009; Feniova et al., 2022). Esse fato também serve como indicador de abundância para determinados grupos específicos, como as Bdelloidea, que são caracterizados por sua ocorrência em ambientes contaminados por poluição, frequentemente associados a altas densidades de cianobactérias (Koste & Shiel, 1986; Frau et al., 2021).

As diferenças na população do rotífero não nativo entre os anos são bastante notáveis. Em 2019, essa espécie foi encontrada em poucos pontos e com baixa abundância. Em 2022, esse rotífero se tornou dominante no setor 2, especialmente no ponto 8. Infelizmente não existem dados de antes desse período para investigar se os poucos representantes de 2019 eram os primeiros propágulos fundadores dessa população. Ainda assim as diferenças elevadas entre uma amostragem e outra podem representar mecanismos de sucesso de estabelecimento, visto que após o transporte para novos ambientes, essa espécie apresenta uma capacidade elevada de estabelecimento e distribuição, devido ao seu ciclo de vida rápido (Branco et al., 2023). Os resultados também podem sugerir que a redução da proporção e densidade de cladóceros em 2022 pode ter sido consequência das elevadas densidades de rotíferos nativos e não nativos, mediada por associações competitivas (Obetegger et al., 2011).

Não houve registros da *Kellicottia* nas áreas mais preservadas (setor 1). Ainda que as capacidades de dispersão de Rotifera sejam elevadas e organismos planctônicos em geral

possam se dispersar de forma efetiva por diferentes vias e vetores (Cochak et al., 2021), rio acima, as ausências podem estar relacionadas à limitação de dispersão. O setor 1 fica muito distante da costa mesmo com a atuação do fluxo bidirecional, é uma tarefa difícil dispersar nessa direção. Na direção oposta, próxima ao setor 4, a salinidade se encontra alta. De fato, em 2019, esses locais apresentavam valores de condutividade extremamente altos (Apêndice 5) em comparação com os demais. Nestes pontos próximos ao mar, essa variável pode ser *proxy* de salinidade. Embora sejam encontrados na literatura registros de estabelecimento de *K. bostoniensis* em ambientes salinos (Zhdanova et al., 2016), para o rio Guaraguaçu, não houve ocorrências dessa espécie onde a influência do oceano era mais intensa (setor 4). Diante disso, fica bastante clara a faixa de distribuição do rotífero não nativo no rio Guaraguaçu, com maior prevalência em ambientes antropizados, semelhante ao que ocorre com outra espécie exótica do rio, a *U. arrecta* (Galvanese et al., 2022). Deve-se considerar também a velocidade do fluxo da água, ainda que não foram mensuradas diretamente devido às conformações topográficas dos locais de coleta (setor 2) o fluxo nessa região é mais lento, fator que favorece a abundância e densidade de espécies do zooplâncton, sobretudo do rotífero não nativo *K. bostoniensis* (Shurganova et al., 2019).

Considerando a origem mais comum de transporte de muitas espécies não nativas de zooplâncton (Bailey et al., 2005; Gregg et al., 2009), é plausível afirmar que a localização do rio é certamente suscetível à novos propágulos, parte do fator responsável pelo estabelecimento de *K. bostoniensis* (Figura 1). De certa forma, a proximidade litorânea proporciona vulnerabilidade à chegada de propágulos a partir de fontes intercontinentais de espécies aquáticas não nativas zooplanctônicas (Dibacco et al., 2012; Ruiz et al., 2015; Bailey et al., 2022). Além disso, os resultados encontrados para o setor 2 podem indicar que esses locais eram afetados pela chegada e prevalência de organismos não nativos, possivelmente transportados por meio da distribuição continental, devido ao intenso fluxo de pequenas embarcações que carregam propágulo viáveis (Stasko et al., 2012). Nesse contexto o setor 2 poderia ser tanto o receptor direto dos propágulos quanto o local que realiza a manutenção das populações não nativas de *K. bostoniensis* no rio Guaraguaçu.

METACOMUNIDADES DO ZOOPLÂNCTON DO RIO GUARAGUAÇU

O variado conjunto de análises deste trabalho revelou resultados interessantes, a partir dos quais é possível afirmar que os parâmetros bióticos são os mais influentes para a estrutura das metacomunidades zooplanctônicas no rio Guaraguaçu, e ainda que grande parte da influência vem da presença da planta não nativa *U. arrecta*. As espécies não nativas presentes

no rio exibiram uma clara relação com a riqueza e abundância nativa ao longo das comunidades. A análise interna revelou, ainda, que locais com presença de espécies não nativas tinham uma tendência maior na relação com o componente biótico. A rede de associações evidenciou poucas relações negativas entre as espécies nativas e não nativas. A menor parcela de resposta foi atribuída ao componente espacial para ambos os anos de coleta, o que é condizente com um ambiente lótico.

PARADIGMAS DE MONTAGEM E COMPONENTES INTERNOS DE METACOMUNIDADES

Os resultados apontaram para uma maior contribuição dos fatores bióticos. Essa parcela explicou grande parte da montagem das metacomunidades, representando um resultado de qualidade explicativa elevada ao ser comparado com os resultados normalmente encontrados nos paradigmas clássicos (Leibold et al., 2004). A análise possui um determinado grau de refinamento, pois avalia os efeitos atuantes relacionando a contribuição de cada espécie dentro da comunidade. Grande parte da crítica aos modelos clássicos se dá pela associação de cada espécie presente nas comunidades a uma resposta unificada e ampla (Leibold et al., 2021).

As análises indicam que as duas metacomunidades tem menos associação com o espaço (modelo 1). É uma hipótese comum esperar que em um ambiente altamente conectado, como o rio Guaraguaçu devido especialmente ao fluxo bidirecional que ocorre no local, as comunidades não sejam triadas pelo espaço (*species sorting*) (Leibold et al., 2004; Cottenie 2005; Chaparro et al., 2018; Chaparro et al., 2023). A conectividade implícita de um ambiente lótico pode ser responsável pelo acesso de propágulos na maior parte das comunidades (Dias et al., 2016; Lansac-Tôha et al., 2016b). As características singulares de fluxo em duas direções do rio Guaraguaçu certamente diminui ainda mais a limitação da dispersão das espécies de zooplâncton. Nesse ambiente acessar uma comunidade contra a corrente com certa proximidade não é um problema.

A comunidade de 2022 ainda recebia um atributo extra do paradigma de montagem, o efeito de massa (*mass effect*) (Legendre & Legendre, 1998; Leibold et al., 2004; Heino et al., 2015, Rocha et al., 2020). Uma fonte de propágulo eminente ocorre no setor 2 do rio, as altas abundâncias desses locais são fontes de potenciais dispersores ao longo do rio. Esse fator é certamente um dos responsáveis pela explicação menor de fatores ambientais da análise realizada. As elevadas abundâncias registradas no setor 2 podem ser mediadoras de um número elevado de propágulos que era capaz de manter comunidades nos pontos independentes da filtragem ambiental (Brown & Barney, 2021). Esses resultados direcionam a atenção para o

compartimento biótico dos componentes e apontam como fatores de dispersão e conectividade entre as comunidades podem ser importantes modeladores das estruturas. Ainda que estudos com a estrutura externa de metacomunidade não registrem o compartimento biótico, estruturas resultantes de metacomunidades zooplancônicas podem ser construídas com bases individualistas, focando na relação e características idiossincráticas das espécies (Tokin et al., 2017; Pedroso et al., 2021).

METACOMUNIDADE E MODELOS MÚLTIPLOS DE DISTRIBUIÇÃO

Analisando os resultados da comunidade foi possível evidenciar que os locais avaliados pelo modelo tinham uma maior tendência ao componente biótico quando associados a graus mais elevados de ocupação humana, principalmente em 2022. Da mesma forma, esse padrão pode ser observado em comunidades que sofrem com a ocorrência das espécies não nativas, sendo mais evidente em 2022. Considerando as grandes diferenças da composição nessa área do rio, parece que a força com que uma comunidade responde ao fator biótico está ligado ao acúmulo de espécies e densidades. Também é nesses locais onde o fator humano é maior, ao passo que de muitas formas a antropização afeta a biodiversidade negativamente, alguns efeitos podem ser contrários e fornecerem condições ótimas, melhoradas, especialmente em comunidades invadidas (Marques et al., 2020). A perda de biodiversidade frente as alterações humanas não é uma regra e muitas comunidade naturais estão passando por processos de mudanças sem evidenciar essas perdas (Dornelas et al., 2014). De forma alguma isso indica que a influência é benéfica, impactos e efeitos são complexos e devem ser analisados com cautela.

O setor 2 do rio é afetado com a deposição anormal de cargas de nutrientes devido à presença de esgoto na região. Estudos anteriores encontraram associações entre variações morfológicas de *K. bostoniensis* e eutrofização (Zolotareva et al., 2023), demonstrando a plasticidade desse rotífero e possibilidade de sobrevivência nesse tipo de ambiente. Esse resultado é apoiado pelas densidades dominantes da *Kellicottia* no setor 2. Da mesma forma isso ocorre para *U. arrecta*, uma espécie não nativa associada a ambientes urbanos (Fares et al., 202; Araújo et al., 2021). A planta ainda possuía distribuição mais ampla além dos setores onde a influência humana era mais intensa.

As associações negativas mais intensas com a não nativa Poaceae são relacionadas a grupos marinhos do zooplâncton, certamente esse resultado está ligado à limitação para tolerar a salinidade apresentada pela *U. arrecta* (Bora et al., 2020). Entretanto esse fator é verdadeiro para a metacomunidade presente em 2019, neste ano o setor 4 apresentou valores de

condutividade notáveis (Apêndice 5). Em 2022 essa variável era bem menor, levando em consideração que ela foi utilizada no modelo, grande parte do efeito do sal na distribuição foi quantificado. Da mesma maneira as diversas associações positivas relacionadas com *U. arrecta* (Figura 6) poderiam estar ligadas a resposta das espécies para com a urbanização (Duarte et al., 2015; Araújo et al., 2021). Entretanto quando esse fator foi avaliado de forma equivalente com a presença de *U. arrecta*, os resultados apontaram para uma resposta diferente, principalmente em 2019. Esse resultado não retira o efeito que urbanização teve no zooplâncton somente distingue e fornece evidências que a resposta entre grupos zooplanctônicos e a planta não nativa tem poder explicativo. Fatos como esses reforçam que, apesar de sua montagem com efeitos de variáveis latentes, associações resultantes possuem um valor importante para descrever possíveis relações entre espécies (Pichler & Hartig, 2021).

Para lapidar a questão da influência de nichos semelhantes nas interações, o modelo 3 segregou a respostas as variáveis fixas de todos os grupos e das espécies não nativas de forma equivalente. Essa segregação resulta em respostas diferentes, indicando que ainda que possa haver influência de fatores latentes (não mensuradas) na rede de associações, parte da explicação pode ser atrelada a relações bióticas específicas (Barrero et al., 2023). Os resultados que foram obtidos quando a presença dos representantes não nativos foi considerada como fator fixo de influência corroboram as informações de associação entre espécies não nativas e as metacomunidade zooplanctônicas presentes no rio Guaraguaçu.

Em relação a população de rotíferos não nativos, não foram identificadas relações negativas com os grupos, somente em relação aos componentes marinhos. Grandes densidades de rotíferos micrófagos podem estar associados a baixos níveis de cladóceros devido à competição por recursos semelhantes (Obetegger et al., 2011). Nesse contexto, a espécie *K. bostoniensis* seria uma candidata a apresentar associações negativas, devido à sua capacidade elevada de filtrar determinados tipos de alimentos comparado aos nativos (Oliveira et al., 2019). Mesmo que o Rotifera não nativo compartilhe características funcionais com a maioria dos componentes da comunidade, o que poderia gerar competição por recursos (Arcifa et al., 2020), a intensidade da ligação entre rotíferos nativos, *K. bostoniensis* e cladóceros se apresentou positiva. Esses resultados estão em concordância com estudos que indicam que essa espécie pode estar associada a um nicho vazio devido à sua prevalência nas comunidades nativas (Arcifa et al., 2020; Branco et al., 2023).

Mesmo sem interações negativas significativas com *K. bostoniensis*, as elevadas densidades apresentadas por esse rotífero em 2022 são preocupantes. Como já foi sugerido em outros estudos (Mantovano et al., 2021a; Shurganova et al., 2021) a disposição morfológica

dessa espécie pode estar associada à sua capacidade de evitar predadores, devido à presença de grandes espinhos na região ventral e apical do corpo (Zolotareva et al., 2022). A capacidade de evitar predadores pode ser uma das explicações para o sucesso de *K. bostoniensis* no rio Guaraguaçu em 2022, especialmente predadores invertebrados, como larvas de insetos (Havens, 1990).

A parcela dulcícola do zooplâncton foi fortemente relacionada de forma positiva e significativa com a presença da planta não nativa *U. arrecta* como fator fixo, principalmente em 2022. Uma das principais contribuições de macrófitas para a estrutura do zooplâncton consiste no fornecimento de complexidade e heterogeneidade ambiental (Thomaz et al., 2008). Entretanto, a dominância por uma espécie invasora nos bancos de macrófitas certamente diminui essa complexidade, fator chave para associação positiva com comunidades nativas de invertebrados (Lucena-Moya & Duggan, 2011). Os resultados do presente estudo apontam para associações positivas da comunidade nativa com um invasor que apresenta efeitos comprovadamente negativos em outras parcelas da metacomunidade aquática (Carniatto et al., 2013; Amorim et al., 2015; Sato et al., 2021; Galvanese et al., 2022; Bando et al., 2023). Mesmo com bancos invadidos e dominados por macrófitas não nativas a relação com a comunidade de invertebrados pode permanecer positiva (Kovalenko et al., 2010). De fato, a relação com macrófitas pode ser mais complexa do que geralmente se trata (Santos et al., 2020). Os resultados levantam preocupações sobre os efeitos dinâmicos que essas plantas não nativas ocasionam a outras metacomunidade nativas. Fomentam ainda a importância de se considerar com cautela os resultados de efeitos ditos positivos, causados por espécies não nativas (Vitule & Pelicice 2023). Além disso deve-se reforçar que os efeitos não são estáticos e devem ser avaliados na maior variedade de escalas possíveis para se ter respostas conclusivas.

A diversidade nas explicações entre modelos e metacomunidades, indicam que a maioria dos padrões é influenciada pela composição e idiosincrasia das espécies (Mazaris et al., 2010). No entanto, a identificação desses resultados é dependente de fatores e escalas (Martin et al., 2021). É essencial destacar que os resultados das associações entre as espécies podem não ser conclusivos (Blanchet et al., 2020), pois conjuntos de respostas semelhantes podem ser influenciados por variáveis ambientais não capturadas ou quantificadas (Barrero et al., 2023), como a velocidade do fluxo por exemplo. Entretanto essa dificuldade inerente a interpretação dos modelos associativos (Kin & Nishihiro et al., 2020) aqui foi em parte superada pela avaliação múltipla que atende aos requisitos de cuidados com que associações devem ser avaliadas (Pichler & Hartig, 2021) minimizando significativamente as preocupações (Blanchet et al., 2020; König et al., 2021).

ELEMENTOS DE ESTRUTURA DE METACOMUNIDADES

Por fim foi possível observar comunidades com padrões de aninhamentos de acordo com os EMS. Estruturas aninhadas basicamente são caracterizadas como estruturas de metacomunidades onde algumas comunidades são subconjuntos de outras, baseado na riqueza e diversidade de espécies (Patterson & Atmar 1986). Esse tipo de estrutura é encontrado devido a perda de espécies, representando a proposta alternativa das demais estruturas (Leibold & Mikkelsen 2002; Presley et al., 2010). Esses padrões sugerem que as metacomunidades são estruturadas distribuindo espécies ao longo das comunidades provenientes de uma fonte com grande potencial de gerar propágulos (Ramos-Jiliberto et al., 2009; Gilberto et al., 2023). Em conjunto com os demais resultados é possível observar que essa característica de aninhamento pode ser proveniente do acúmulo de diversidade, riqueza e abundância de espécies no setor 2. As alterações provocadas no ambiente aquático são passíveis de provocar aninhamento em comunidades aquáticas (Costa et al., 2022) especialmente devido as condições de disponibilidade de recursos que locais antropizados podem oferecer (Sondergaard et al., 2017; Feniova et al., 2022).

Alta incidência de propágulos também desempenha um papel crucial na manutenção da diversidade das comunidades, proporcionando uma certa proteção contra o estabelecimento de invasores (Howeth et al., 2010; King et al., 2019; Beaury et al., 2020). Isso poderia ser interpretado como um limitador para a distribuição de *K. bostoniensis* nas comunidades adjacentes ao setor 2, no entanto, não se sabe até que ponto as comunidades afetadas pelo rotífero não nativo perderam suas capacidades de troca de dispersores nativos (Strecker & Arnott, 2010). É um fato que um ambiente com fácil acesso à dispersão entre as comunidades favorece consideravelmente a troca de propágulos. Dessa forma, as razões que sustentam populações densas de *K. bostoniensis* extrapolam os efeitos de resgate e complementaridade de nicho fornecidos pelos colonizadores advindos de comunidades sem a presença do rotífero não nativo (Howeth et al., 2017). De fato, padrões de estruturas baseadas em aninhamentos podem ser acompanhadas de efeito de massa (Vieira et al., 2020). Entretanto ainda que o fornecimento de colonos mantenha populações adjacentes, a riqueza inerente de determinadas comunidades ainda resulta em aninhamento. Essas comunidades no presente estudos aparentemente são mantidas por fatores antrópicos.

CONCLUSÃO

Foi identificado que a presença da espécie não nativa *K. bostoniensis* estava relacionada aos trechos do rio com maior influência humana. As densidades variaram de poucos indivíduos em 2 pontos para dominância no setor 2, e na comunidade total do ponto 8. O Rotífera não nativo demonstrou sinais claros de estabelecimento no rio Guaraguaçu, mostrando alta diversidade, riqueza e abundância em conjunto com a *Kellicottia*. A combinação de técnicas utilizadas neste estudo permitiu identificar vários aspectos relacionados à estruturação das metacomunidades de zooplâncton do rio Guaraguaçu. As estruturas resultantes encontradas para a comunidade indicam limites de nicho bem estruturados e uma comunidade respondendo a um conjunto de variáveis, mas isso muda com a segregação para alguns grupos. As estruturas resultantes são dependentes da composição de espécies, onde grupos dominantes podem estar direcionando os resultados. Para as comunidades presentes no rio em ambos os anos, foram encontradas explicações mais direcionadas ao componente biótico da análise interna. A presença das espécies não nativas nas comunidades do rio foi associada principalmente aos setores com maior influência humana, o que é plausível e provavelmente é resultado da chegada de propágulos e das condições de nicho que a antropização proporciona. Os modelos gerados ainda que isolassem parte da variância em efeitos fixos, grande parte das associações são visivelmente influenciados pela influência do mar, isso poderia ser um problema, entretanto quando tratados como variáveis preditoras (presença de *Urochloa*) as metacomunidades de zooplâncton foram significativamente relacionadas com a presença de não nativas, apontando para a influência que essas espécies tem na comunidade nativa.

A metodologia de múltiplos modelos adotadas no presente trabalho são uma opção viável para conjuntos de dados pequenos. Considerando a dificuldade em coletar tantos dados em termos de custo e pessoal, se faz necessário o uso de abordagens que trabalhem com aquilo que está disponível da melhor maneira possível. Deve-se ressaltar que apesar do mundo novo promissor fornecido pela abordagem de estrutura de metacomunidade interna, alguns métodos clássicos podem ser interessantes de serem avaliados. As estruturas encontradas no presente estudo concordam com os resultados dos modelos e possivelmente são resultados de um acúmulo de espécies ocasionado no setor 2. Estrutura aninhadas são caracterizadas pela perda de espécies ao longo do gradiente, o que nesse caso poderia ser interpretado como efeito da urbanização, no entanto não é isso que ocorre. A comunidade fonte de propágulos nesse caso era afetada por efeitos antrópicos e espécies exóticas. Essa metacomunidade seria um exemplo de que nem sempre estratégias de conservação voltadas para comunidades mais ricas de aninhamentos seriam necessariamente a melhor opção.

CONCLUSÕES GERAIS

A tese apresentada teve como objetivo contribuir para o conhecimento da ecologia de espécies não nativas zooplancônicas, principalmente o Rotífera *K. bostoniensis*. A partir da revisão de uma amostra da literatura registrando efeitos dessas espécies nos diferentes níveis ecológicos. O objetivo do capítulo 1 foi de fato coletar uma amostra a partir de uma busca não extensiva de trabalhos que relacionavam zooplâncton não nativo com efeitos. O segundo capítulo investigou a ecologia do rotífero não nativo em uma macro escala, com o propósito de investigar os nichos bioclimáticos de *K. bostoniensis* e de seis rotíferos que representavam uma "comunidade nativa". Além disso, na abordagem de maior escala, foi apresentada uma metodologia simples e rápida para analisar a sobreposição de nichos entre as espécies e o desempenho esperado delas, mediado pelas adaptações ambientais, nessas áreas. Ao investigar as metacomunidades no Rio Guaraguaçu, o objetivo foi não apenas aumentar o conhecimento sobre a ecologia das comunidades do zooplâncton, mas também desenvolver uma pesquisa comparativa das metodologias usadas em estudos de metacomunidades. Além disso foram investigadas as relações da espécie de rotífero não nativo *K. bostoniensis* e também do capim invasor *U. arrecta* na montagem dessas comunidades.

O capítulo 1 trouxe resultados interessantes sobre os efeitos causados por espécies não nativas zooplancônicas. Foram identificados diversos efeitos diferentes ao longo dos níveis ecológicos. Os níveis e efeitos foram adaptados de uma revisão com peixes. Dessa forma o presente trabalho possui categorias diferentes com maior relevância para o zooplâncton (como migração vertical por exemplo). De fato, os resultados em termos de metodologia contrastam devido ao uso frequente de peixes em experimentos de nível individual, pouco frequente na revisão apresentada aqui.

O presente trabalho foi capaz de identificar os efeitos específicos que os grupos taxonômicos têm em nível de indivíduo, população, comunidade e ecossistemas. Assim como é apontado em outros assuntos, a literatura de zooplâncton causador de efeitos também possui vieses e consequentemente lacunas. Os cladóceros dominaram os artigos sobre o assunto, seguidos por Ctenophora. De fato, esses grupos são conhecidos por eventos de invasão e impactos ambientais com frequência. Entretanto, pesquisas focadas nesses grupos abrem lacunas para grupos menos estudados e com efeitos menos conhecidos como os rotíferos. A consequência disso para efeitos mais frequentes foi direta. Efeitos demográficos nas populações de espécies nativas foram os mais frequentes, nesse caso o viés pode ser associado ao hábito predador da maioria das espécies nos grupos mais frequentes. Efeitos em comunidades também foram frequentes, principalmente alterações da teia trófica. Devido ao

papel fundamental do zooplâncton na dinâmica trófica de ambientes aquáticos esse resultado não surpreende. Ambos os vieses também certamente têm relações com metodologias de pesquisa, dados que respondem a comunidade ou população são os mais frequentes e facilmente observados.

No capítulo 2, relacionado à modelagem de nicho, as hipóteses foram confirmadas. No futuro previsto pelo estudo, tanto as espécies nativas modeladas quanto a *Kellicottia* apresentaram um deslocamento de áreas adequadas em direção aos polos da Terra. Além disso, os rotíferos utilizados como representantes da comunidade nativa no estudo mostraram um alto grau de sobreposição de nicho com o Rotifera não nativo fora da América do Norte (a área nativa dessa espécie). Embora essas espécies ocorram juntas atualmente, não se pode ter certeza das alterações nas relações que as mudanças climáticas podem trazer.

As classificações foram analisadas de forma comparativa a partir de metodologia proposta aqui, foram encontrados resultados para vastas áreas com alta adequação ambiental para espécies nativas e não nativas, principalmente na América do Sul. Nestes locais, a adequabilidade bioclimática é máxima para ambos os lados das interações, e se algum evento competitivo ocorrer, será mediado por vantagens específicas que as espécies possam ter, como resistência à predação e desempenho na captura de alimento.

Os resultados sugerem grandes áreas de adequabilidade superior para a espécie não nativa na Europa e Rússia. É importante ressaltar que os resultados do estudo não indicam cenários competitivos de fato, pois diversos outros fatores influenciam essas relações. Eles fornecem uma maneira diferente de visualizar modelagens comparativas entre espécies com base em vantagens bioclimáticas, considerando as relações de nicho dessas espécies com o clima local. E com isso são capazes de apontar áreas onde a possibilidade de impacto ambientais causados por espécies não nativas é mais provável e a priorização de medidas preventivas deve ocorrer.

No capítulo 3 foram realizadas investigações importantes sobre a estrutura das metacomunidades do zooplâncton do rio Guaraguaçu. Esse é também o primeiro trabalho a identificar a ocorrência de *K. bostoniensis* nas comunidades desse ambiente. Essa espécie ocorreu em 2019 pela primeira vez com pouca abundância e prevalência nas comunidades. Entretanto nas coletas de 2022 a dominância pelo rotífero não nativo se mostrou evidente. O rotífero foi associado principalmente a pontos do rio bastante antropizados, tendo sua faixa de ocorrência restrita ao setor 2.

As interações bióticas foram mais fortemente associadas em comunidade com a presença das duas espécies não nativas. Ao analisar mais profundamente as associações

bióticas das metacomunidades, foram encontrados resultados que indicaram maiores relações significativas entre os invasores e a comunidade nativa. As respostas das metacomunidade apontam para indícios de maior relação entre invasão e relações bióticas, e também entre urbanização e relações bióticas. Quando analisadas mais detalhadamente foram identificadas relações positivas entre a maioria dos componentes avaliados para a metacomunidades, e relações negativas com membros do zooplâncton marinho em 2019. Uma análise detalhada do nicho da comunidade zooplanctônica e das não nativas, foi identificado um particionamento da variância diferente, afirmando que, de acordo com a resposta aos fatores fixos aqui avaliados, as associações podem indicar interações. Quando tratadas como fatores fixos as respostas das espécies da comunidade do zooplâncton foram significativamente associadas a presença da planta não nativa, principalmente no ano de 2022. As metacomunidade mostraram padrões aninhados, possivelmente influenciadas pelos fatores antrópicos no setor 2. Deve-se ressaltar que as metodologias clássicas de metacomunidade não devem ser abandonadas, elas podem complementar resultados da estrutura interna e juntas integrar cada vez mais explicações para a complexa rede de fatores que moldam as comunidades.

A tese apresentada possui caráter unificado de conteúdo entre os capítulos que vai além de simplesmente abordar o mesmo grupo taxonômicos nos trabalhos. Na parte da revisão realizada, uma das constatações eram a falta de estudos com Rotifera. O único representante de efeito era a *Kellicottia bostoniensis*. De certa forma esse resultado instigou o desenvolvimento de investigações acerca dessa espécie, que ao que parecia, seus efeitos ainda eram incertos. Essa incerteza é discutida no capítulo 2, onde a falta de conhecimento do efeito das espécies não nativas poderá ser potencializada com cenários de mudanças climáticas. Os resultados da modelagem indicam grande quantidade de áreas onde a espécie não nativa poderá ter vantagem bioclimática contra as nativas utilizadas nos modelos. Esse resultado pode ser estendido para toda uma amostra de comunidade que habite, ou habitará, aquele local no futuro. O foco em concentrar esforços de pesquisa e recursos deve ser direcionado, como a revisão identificou, sendo assim áreas com alto risco de invasão mediadas pela adequabilidade climática devem receber atenção extra. Para completar essa ideia a investigação das metacomunidades demonstra um efeito da *Kellicottia*, onde foram associadas alterações e respostas das comunidades com a presença de espécies não nativas. Ainda que as mesmas respondam fortemente a urbanização, a dominância de *K. bostoniensis* e *U. arrecta* demonstram que esses resultados estão de acordo com a realidade e indicam mais atenção nessas relações em ambientes singulares como o Rio Guaraguaçu.

REFERÊNCIAS

- ADELINO, José Ricardo Pires et al. The economic costs of biological invasions in Brazil: a first assessment. **NeoBiota**, v. 67, p. 349-374, 2021.
- AGOSTINHO, Angelo Antonio; BONECKER, Cláudia Costa; GOMES, Luiz Carlos. Effects of water quantity on connectivity: the case of the upper Paraná River floodplain. **Ecohydrology & hydrobiology**, v. 9, n. 1, p. 99-113, 2009.
- AGUILERA, Moisés A.; NAVARRETE, Sergio A. Interspecific competition for shelters in territorial and gregarious intertidal grazers: consequences for individual behaviour. **PLoS ONE** 7: e46205. 2012.
- AKOGLU, Ekin et al. An indicator-based evaluation of Black Sea food web dynamics during 1960–2000. **Journal of Marine Systems**, v. 134, p. 113-125, 2014.
- ALI, Magdi M.; MAGEED, Adel A.; HEIKAL, Mahmoud. Importance of aquatic macrophyte for invertebrate diversity in large subtropical reservoir. **Limnologica**, v. 37, n. 2, p. 155-169, 2007.
- ALLOUCHE, Omri; TSOAR, Asaf; KADMON, Ronen. Assessing the accuracy of species distribution models: prevalence, kappa and the true skill statistic (TSS). **Journal of applied ecology**, v. 43, n. 6, p. 1223-1232, 2006.
- ALTUKHOV, Denis A.; GUBANOVA, Alexandra D.; MUKHANOV, Vladimir S. New invasive copepod *Oithona davisae* Ferrari and Orsi, 1984: seasonal dynamics in Sevastopol Bay and expansion along the Black Sea coasts. **Marine ecology**, v. 35, p. 28-34, 2014.
- AMORIM, S. R.; UMETSU, Cristiane Akemi; CAMARGO, A. F. M. Effects of a non-native species of Poaceae on aquatic macrophyte community composition: a comparison with a native species. **Journal of Aquatic Plant Management**, v. 53, n. 1, p. 191-196, 2015.
- ANTON, Andrea et al. Global ecological impacts of marine exotic species. **Nature ecology & evolution**, v. 3, n. 5, p. 787-800, 2019.
- ARAÚJO, Elielton S.; VITULE, Jean Ricardo Simões; PADIAL, Andre Andrian. A checklist of aquatic macrophytes of the Guaraguaçu River basin reveals a target for conservation in the Atlantic Rainforest. **Acta Scientiarum. Biological Sciences**, v. 43, p. e50542-e50542, 2021.

ARAUJO, Miguel B. et al. Validation of species–climate impact models under climate change. **Global change biology**, v. 11, n. 9, p. 1504-1513, 2005.

ARAUJO, Miguel B.; GUIBAN, Antoine. Five (or so) challenges for species distribution modelling. **Journal of biogeography**, v. 33, n. 10, p. 1677-1688, 2006.

ARAUJO, Miguel B.; NEW, Mark. Ensemble forecasting of species distributions. **Trends in ecology & evolution**, v. 22, n. 1, p. 42-47, 2007.

ARCIFA, Marlene Sofia et al. Functional groups of rotifers and an exotic species in a tropical shallow lake. **Scientific Reports**, v. 10, n. 1, p. 14698, 2020.

ARNEMO, Rolf et al. The dispersal in Swedish waters of *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet)(Rotatoria). **Oikos**, p. 351-358, 1968.

AZAM, Farooq et al. The ecological role of water-column microbes in the sea. **Marine ecology progress series**. Oldendorf, v. 10, n. 3, p. 257-263, 1983.

BAGHERI, S. et al. State of *Mnemiopsis leidyi* (Ctenophora: Lobata) and mesozooplankton in Iranian waters of the Caspian Sea during 2008 in comparison with previous surveys. **Iranian Journal of Fisheries Sciences**. 11:732–754 2012.

BAILEY, Sarah A. et al. Invertebrate resting stages in residual ballast sediment of transoceanic ships. **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences**, v. 62, n. 5, p. 1090-1103, 2005.

BALVAY, Gérard. First record of the rotifer *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) in France. **Journal of Plankton Research**, v. 16, n. 8, p. 1071-1074, 1994.

BANDO, Fabielle M. et al. Invasion by an exotic grass species homogenizes native freshwater plant communities. **Journal of Ecology**, v. 111, n. 4, p. 799-813, 2023.

BARBIERO, Richard P.; ROCKWELL, David C. Changes in the crustacean communities of the central basin of Lake Erie during the first full year of the *Bythotrephes longimanus* invasion. **Journal of Great Lakes Research**, v. 34, n. 1, p. 109-121, 2008.

BARRERO, Adrián et al. Co-occurrence patterns in a steppe bird community: insights into the role of dominance and competition. **Oikos**, p. e09780, 2023.

BEAURY, Evelyn M. et al. Biotic resistance to invasion is ubiquitous across ecosystems of the United States. **Ecology Letters**, v. 23, n. 3, p. 476-482, 2020.

BENITES, Vinicius de Melo et al. Solos e vegetação nos complexos rupestres de altitude da Mantiqueira e do Espinhaço. **Floresta e ambiente**, v. 10, n. 1, p. 76-85, 2012.

BERGES, John A. et al. Immunochemical methods for identification of prey in freshwater zooplankton. **Limnology and Oceanography: Methods**, v. 18, n. 6, p. 221-234, 2020.

BILIO, Martin; NIERMANN, Ulrich. Is the comb jelly really to blame for it all? *Mnemiopsis leidyi* and the ecological concerns about the Caspian Sea. **Marine Ecology Progress Series**, v. 269, p. 173-183, 2004.

BISI, Francesco et al. Interspecific competition mediated by climate change: which interaction between brown and mountain hare in the Alps?. **Mammalian Biology**, v. 80, p. 424-430, 2015.

BLACKBURN, Tim M. et al. A unified classification of alien species based on the magnitude of their environmental impacts. **PLoS biology**, v. 12, n. 5, p. e1001850, 2014.

BLANCHET, F. Guillaume; CAZELLES, Kevin; GRAVEL, Dominique. Co-occurrence is not evidence of ecological interactions. **Ecology Letters**, v. 23, n. 7, p. 1050-1063, 2020.

BLETTLER, Martín César María; BONECKER, Claudia Costa. Longitudinal distribution of microcrustacean biomass in three tropical reservoirs (Paraná State, Brazil). **Acta Scientiarum. Biological Sciences**, v. 29, n. 3, p. 297-304, 2007.

BORCARD, Daniel; LEGENDRE, Pierre; DRAPEAU, Pierre. Partialling out the spatial component of ecological variation. **Ecology**, v. 73, n. 3, p. 1045-1055, 1992.

BOLLENS, Stephen M. et al. Zooplankton invasions: a brief review, plus two case studies from the northeast Pacific Ocean. **Hydrobiologia**, v. 480, p. 87-110, 2002.

BOMFIM, Francieli de Fatima. et al. Geographical spread of the invasive species *Kellicottia longispina* (Kellicott, 1879) and *K. bostoniensis* (Rousselet, 1908): A scientometric approach. **Acta Scientiarum. Biological Sciences**, v. 38, n. 1, p. 29-36, 2016.

BORA, Leticia Siman; THOMAZ, Sidinei Magela; PADIAL, André Andrian. Evidence of rapid evolution of an invasive poaceae in response to salinity. **Aquatic Sciences**, v. 82, p. 1-16, 2020.

BOURDEAU, Paul E.; BACH, Matthew T.; PEACOR, Scott D. Predator presence dramatically reduces copepod abundance through condition-mediated non-consumptive effects. **Freshwater Biology**, v. 61, n. 6, p. 1020-1031, 2016.

BOURDEAU, Paul E.; PANGLE, Kevin L.; PEACOR, Scott D. Factors affecting the vertical distribution of the zooplankton assemblage in Lake Michigan: The role of the invasive predator *Bythotrephes longimanus*. **Journal of Great Lakes Research**, v. 41, p. 115-124, 2015.

BRAGA, Caryne; DE OLIVEIRA, João Alves; CERQUEIRA, Rui. Metacomunidades: uma introdução aos termos e conceitos. **Oecologia Australis**, v. 21, n. 2, 2017.

BRAGA, Raul Renno et al. Invasional meltdown: an experimental test and a framework to distinguish synergistic, additive, and antagonistic effects. **Hydrobiologia**, v. 847, p. 1603-1618, 2020.

BRANCO, Christina Wyss Castelo et al. Persistence of the non-native *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) in a large tropical reservoir. **Hydrobiologia**, p. 1-22, 2023.

BREIMAN, Leo. Random forests. **Machine learning**, v. 45, p. 5-32, 2001.

BROWN, Bryan L.; BARNEY, Jacob N. Rethinking biological invasions as a metacommunity problem. **Frontiers in Ecology and Evolution**, v. 8, p. 584701, 2021.

BROWN, Meghan E. et al. Historic nutrient loading and recent species invasions caused shifts in water quality and zooplankton demography in two Finger Lakes (New York, USA). **Journal of paleolimnology**, v. 48, p. 623-639, 2012.

BROWN, Timothy J.; HALL, Beth L.; WESTERLING, Anthony L. The impact of twenty-first century climate change on wildland fire danger in the western United States: an applications perspective. **Climatic change**, v. 62, p. 365-388, 2004.

BUNGARTZ, Ben; BRANSTRATOR, Donn K. Morphological changes in *Daphnia mendotae* in the chemical presence of *Bythotrephes longimanus*. **Archiv für Hydrobiologie**, p. 97-108, 2003.

BUNNELL, David B. et al. Planktivory in the changing Lake Huron zooplankton community: Bythotrephes consumption exceeds that of Mysis and fish. **Freshwater Biology**, v. 56, n. 7, p. 1281-1296, 2011.

CARNIATTO, Natalia et al. Effects of an invasive alien Poaceae on aquatic macrophytes and fish communities in a Neotropical reservoir. **Biotropica**, v. 45, n. 6, p. 747-754, 2013.

CARPENTER, Guy; GILLISON, Andrew N.; WINTER, J. DOMAIN: a flexible modelling procedure for mapping potential distributions of plants and animals. **Biodiversity & Conservation**, v. 2, p. 667-680, 1993.

CASTILHO-NOLL, Maria Stela Maioli et al. A review of 121 years of studies on the freshwater zooplankton of Brazil. **Limnologica**, p. 126057, 2023.

CHAPARRO, Griselda et al. Plankton metacommunities in floodplain wetlands under contrasting hydrological conditions. **Freshwater Biology**, v. 63, n. 4, p. 380-391, 2018.

CHAPARRO, Griselda; O'FARRELL, Inés; HEIN, Thomas. Hydrological conditions determine shifts of plankton metacommunity structure in riverine floodplains without affecting patterns of species richness along connectivity gradients. **Aquatic Sciences**, v. 85, n. 2, p. 41, 2023.

CHARVET, Patricia et al. Tilapia farming threatens Brazil's waters. **Science**, v. 371, n. 6527, p. 356-356, 2021.

CHEN, I.-Ching et al. Rapid range shifts of species associated with high levels of climate warming. **Science**, v. 333, n. 6045, p. 1024-1026, 2011.

CHIU, Ming-Chih et al. Elevation shapes biodiversity patterns through metacommunity-structuring processes. **Science of the Total Environment**, v. 743, p. 140548, 2020.

CLEMENTS, Frederic Edward. **Plant succession: an analysis of the development of vegetation**. Carnegie institution of Washington, 1916.

COBOS, Marlon E. et al. An exhaustive analysis of heuristic methods for variable selection in ecological niche modeling and species distribution modeling. **Ecological Informatics**, v. 53, p. 100983, 2019.

COCHAK, Crislaine et al. Relative contributions of disparate animal vectors to the development of freshwater ciliate communities. **Hydrobiologia**, v. 848, p. 1121-1135, 2021.

CONDAMINE, Fabien L.; ROMIEU, Jules; GUINOT, Guillaume. Climate cooling and clade competition likely drove the decline of lamniform sharks. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 116, n. 41, p. 20584-20590, 2019.

COSTA, Ana Paula Tavares et al. Eutrophication changes community composition and drives nestedness of benthic diatoms from coastal streams. **Acta Limnologica Brasiliensia**, v. 34, p. e14, 2022.

COTTENIE, Karl. Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics. **Ecology letters**, v. 8, n. 11, p. 1175-1182, 2005.

CROOKS, Jeffrey A. Characterizing ecosystem-level consequences of biological invasions: the role of ecosystem engineers. **Oikos**, v. 97, n. 2, p. 153-166, 2002.

CRYSTAL-ORNELAS, Robert; LOCKWOOD, Julie L. The ‘known unknowns’ of invasive species impact measurement. **Biological Invasions**, v. 22, n. 4, p. 1513-1525, 2020.

DALLAS, Tad. metacom: an R package for the analysis of metacommunity structure. **Ecography**, v. 37, n. 4, p. 402-405, 2014.

DARWALL, William et al. The Alliance for Freshwater Life: A global call to unite efforts for freshwater biodiversity science and conservation. **Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems**, v. 28, n. 4, p. 1015-1022, 2018.

DE BIE, Tom et al. Body size and dispersal mode as key traits determining metacommunity structure of aquatic organisms. **Ecology letters**, v. 15, n. 7, p. 740-747, 2012.

DE STASIO, Bart T.; BERANEK, Ashley E.; SCHRIMPF, Michael B. Zooplankton-phytoplankton interactions in Green Bay, Lake Michigan: Lower food web responses to biological invasions. **Journal of Great Lakes Research**, v. 44, n. 5, p. 910-923, 2018.

DE'ATH, Glenn. Boosted trees for ecological modeling and prediction. **Ecology**, v. 88, n. 1, p. 243-251, 2007.

DE-CARLI, Bruno P. et al. Comunidade zooplanctônica e sua relação com a qualidade da água em reservatórios do Estado de São Paulo. *Iheringia. Série Zoologia*, v. 108, p. e2018013, 2018.

DEOSTI, Sabrina et al. Zooplankton taxonomic and functional structure is determined by macrophytes and fish predation in a Neotropical river. **Hydrobiologia**, v. 848, p. 1475-1490, 2021.

DEXTER, Eric et al. Modeling the trophic impacts of invasive zooplankton in a highly invaded river. **Plos one**, v. 15, n. 12, p. e0243002, 2020.

DEXTER, Eric; BOLLENS, Stephen M. Zooplankton invasions in the early 21st century: a global survey of recent studies and recommendations for future research. **Hydrobiologia**, v. 847, n. 1, p. 309-319, 2020.

DE LA FUENTE, Alejandro et al. Predicting species abundance by implementing the ecological niche theory. **Ecography**, v. 44, n. 11, p. 1723-1730, 2021.

DIAGNE, Christophe et al. High and rising economic costs of biological invasions worldwide. **Nature**, v. 592, n. 7855, p. 571-576, 2021.

DIAS, Juliana Déo et al. Hydrological dynamics drives zooplankton metacommunity structure in a Neotropical floodplain. **Hydrobiologia**, v. 781, p. 109-125, 2016.

DÍAZ, Sandra et al. Assessing nature's contributions to people. **Science**, v. 359, n. 6373, p. 270-272, 2018.

DIBACCO, Claudio et al. Ballast water transport of non-indigenous zooplankton to Canadian ports. **ICES Journal of Marine Science**, v. 69, n. 3, p. 483-491, 2012.

DINIZ-FILHO, José Alexandre F. et al. Partitioning and mapping uncertainties in ensembles of forecasts of species turnover under climate change. **Ecography**, v. 32, n. 6, p. 897-906, 2009.

DOHERTY, Tim S. et al. Invasive predators and global biodiversity loss. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 113, n. 40, p. 11261-11265, 2016.

DORNELAS, Maria et al. Assemblage time series reveal biodiversity change but not systematic loss. **Science**, v. 344, n. 6181, p. 296-299, 2014.

DRAKE, John M.; LODGE, David M. Global hot spots of biological invasions: evaluating options for ballast–water management. **Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences**, v. 271, n. 1539, p. 575-580, 2004.

DUARTE, Gabriela Serra et al. Effects of environmental characteristics on the richness and composition of aquatic macrophytes in urban streams. **Ciência e Natura**, v. 37, n. 3, p. 74, 2015.

DUDGEON, David et al. Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. **Biological reviews**, v. 81, n. 2, p. 163-182, 2006.

DUMITRU, Cristina; SPRULES, W. Gary; YAN, Norman D. Impact of *Bythotrephes longimanus* on zooplankton assemblages of Harp Lake, Canada: an assessment based on predator consumption and prey production. **Freshwater Biology**, v. 46, n. 2, p. 241-251, 2001.

DZIALOWSKI, Andrew R. et al. Predator-induced phenotypic plasticity in the exotic cladoceran *Daphnia lumholtzi*. **Freshwater Biology**, v. 48, n. 9, p. 1593-1602, 2003.

ELLENDER, Bruce R.; WEYL, Olaf LF. A review of current knowledge, risk and ecological impacts associated with non-native freshwater fish introductions in South Africa. **Aquatic Invasions**, v. 9, n. 2, 2014.

ELLIS, Bonnie K. et al. Long-term effects of a trophic cascade in a large lake ecosystem. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 108, n. 3, p. 1070-1075, 2011.

ELMOOR-LOUREIRO, L. M. A. Cladóceros do Brasil: famílias Chydoridae e eurycercidae. **Publicado em: <http://cladocera.wordpress.com>**, 2010.

ELMOOR-LOUREIRO, Lourdes Maria Abdu. **Manual de identificação de cladóceros límnicos do Brasil**. Brasília: Universa, 1997.

ELORANTA, Pertti. *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet), a planktonic rotifer species new to Finland. In: **Annales Zoologici Fennici**. Finnish Academy of Sciences, Societas Scientiarum Fennica, Societas pro Fauna et Flora Fennica and Societas Biologica Fennica Vanamo, 1988. p. 249-252.

ENGEL, Katharina; TOLLRIAN, Ralph. Competitive ability, thermal tolerance and invasion success in exotic *Daphnia lumholtzi*. **Journal of plankton research**, v. 34, n. 1, p. 92-97, 2012.

ESSL, Franz et al. Drivers of the relative richness of naturalized and invasive plant species on Earth. **AoB Plants**, v. 11, n. 5, p. plz051, 2019.

ESTEVEZ, F. de A. Fundamentos de limnologia, 3. ° ed. Rio de Janeiro. **Interciência**. 826p, 2011.

ESTRADA-PENÑA, Agustín et al. Assessing the effects of variables and background selection on the capture of the tick climate niche. **International Journal of Health Geographics**, v. 12, n. 1, p. 1-13, 2013.

EYRING, Veronika et al. Overview of the Coupled Model Intercomparison Project Phase 6 (CMIP6) experimental design and organization. **Geoscientific Model Development**, v. 9, n. 5, p. 1937-1958, 2016.

FAND, Babasaheb B. et al. Invasion risk of the South American tomato pinworm *Tuta absoluta* (Meyrick)(Lepidoptera: Gelechiidae) in India: predictions based on MaxEnt ecological niche modelling. **International Journal of Tropical Insect Science**, v. 40, p. 561-571, 2020.

FARBER, Oren; KADMON, Ronen. Assessment of alternative approaches for bioclimatic modeling with special emphasis on the Mahalanobis distance. **Ecological modelling**, v. 160, n. 1-2, p. 115-130, 2003.

FARES, Ana Luisa Biondi; NONATO, Flávia Alessandra da Silva; MICHELAN, Thaisa Sala. New records of the invasive macrophyte, *Urochloa arrecta* extend its range to eastern Brazilian Amazon altered freshwater ecosystems. **Acta Amazonica**, v. 50, p. 133-137, 2020.

FARIA, Larissa et al. Invasive species policy in Brazil: a review and critical analysis. **Environmental Conservation**, p. 1-6, 2022.

FENCHEL, Tom. The microbial loop—25 years later. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 366, n. 1-2, p. 99-103, 2008.

FENIOVA, I. Yu; SAKHAROVA, E. G.; KRYLOV, A. V. Transfer of Essential Substances from Phytoplankton to Zooplankton in Freshwater Ecosystems. **Contemporary Problems of Ecology**, v. 15, n. 4, p. 315-326, 2022.

FOSTER, Sophie E.; SPRULES, W. Gary. Effects of Bythotrephes on the trophic position of native macroinvertebrates. **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences**, v. 67, n. 1, p. 58-69, 2010.

FRAU, Diego et al. Plankton community responses in Pampean lowland streams linked to intensive agricultural pollution. **Ecological Indicators**, v. 120, p. 106934, 2021.

FREEMAN, Benjamin G. et al. Climate change causes upslope shifts and mountaintop extirpations in a tropical bird community. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 115, n. 47, p. 11982-11987, 2018.

FREHSE, Fabrício de Andrade et al. Non-native species and invasion biology in a megadiverse country: scientometric analysis and ecological interactions in Brazil. **Biological Invasions**, v. 18, p. 3713-3725, 2016.

FRIEDMAN, Jerome H. Multivariate adaptive regression splines. **The annals of statistics**, v. 19, n. 1, p. 1-67, 1991.

GALLARDO, Belinda et al. Global ecological impacts of invasive species in aquatic ecosystems. **Global change biology**, v. 22, n. 1, p. 151-163, 2016.

GALLARDO, Belinda et al. Protected areas offer refuge from invasive species spreading under climate change. **Global change biology**, v. 23, n. 12, p. 5331-5343, 2017.

GALVANESE, Elena Fukasawa et al. Community stability and seasonal biotic homogenisation emphasize the effect of the invasive tropical tanner grass on macrophytes from a highly dynamic neotropical tidal river. **Aquatic Sciences**, v. 84, n. 2, p. 30, 2022.

GAZULHA, Vanessa et al. Effects of natural banks of free-floating plants on zooplankton community in a shallow subtropical lake in Southern Brazil. **Brazilian Archives of Biology and Technology**, v. 54, p. 745-754, 2011.

GENTILIN-AVANCI, Camila et al. The invasive macrophyte Hydrilla verticillata causes taxonomic and functional homogenization of associated Chironomidae community. **Limnology**, v. 22, p. 129-138, 2021.

GILBERT, Juan Diego; MÁRQUEZ, Francisco J.; GUERRERO, Francisco. Assessing the Zooplankton Metacommunity (Branchiopoda and Copepoda) from Mediterranean Wetlands in Agricultural Landscapes. **Diversity**, v. 15, n. 3, p. 362, 2023.

GLEASON, Henry Allan. The individualistic concept of the plant association. **Bulletin of the Torrey botanical club**, p. 7-26, 1926.

GOMES, Ana Caroline Alcântara Missias et al. Range expansion of *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908)(Rotifera) throughout a biogeographic boundary between the Brazilian savanna and the Amazon. **Aquatic Sciences**, v. 84, n. 2, p. 28, 2022.

GORDINA, A. D. et al. Summer ichthyoplankton, food supply of fish larvae and impact of invasive ctenophores on the nutrition of fish larvae in the Black Sea during 2000 and 2001. **Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom**, v. 85, n. 3, p. 537-548, 2005.

GREGG, Matthew et al. Review of two decades of progress in the development of management options for reducing or eradicating phytoplankton, zooplankton and bacteria in ship's ballast water. **Aquatic Invasions**, v. 4, n. 3, p. 521-565, 2009.

GRINNELL, Joseph. The niche-relationships of the California Thrasher. **The Auk**, v. 34, n. 4, p. 427-433, 1917.

GROSS, Nicolas et al. Functional equivalence, competitive hierarchy and facilitation determine species coexistence in highly invaded grasslands. **New Phytologist**, v. 206, n. 1, p. 175-186, 2015.

GUERIN, Greg R. et al. The biodiversity impacts of non-native species should not be extrapolated from biased single-species studies. **Biodiversity and Conservation**, v. 27, p. 785-790, 2018.

GUEROUN, Sonai M. et al. Population dynamics and predatory impact of the alien jellyfish *Aurelia solida* (Cnidaria, Scyphozoa) in the Bizerte Lagoon (southwestern Mediterranean Sea). **Mediterranean Marine Science**, v. 21, n. 1, p. 22-35, 2020.

GUISAN, Antoine et al. Predicting species distributions for conservation decisions. **Ecology letters**, v. 16, n. 12, p. 1424-1435, 2013.

GUISAN, Antoine et al. Unifying niche shift studies: insights from biological invasions. **Trends in ecology & evolution**, v. 29, n. 5, p. 260-269, 2014.

GUISAN, Antoine; THUILLER, Wilfried. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. **Ecology letters**, v. 8, n. 9, p. 993-1009, 2005.

HANLEY, Nicholas; ROBERTS, Michaela. The economic benefits of invasive species management. **People and Nature**, v. 1, n. 2, p. 124-137, 2019.

HANSKI, Ilkka; GILPIN, Michael. Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain. **Biological journal of the Linnean Society**, v. 42, n. 1-2, p. 3-16, 1991.

HASNAIN, Sarah S.; ARNOTT, Shelley E. Anti-predator behaviour of native prey (*Daphnia*) to an invasive predator (*Bythotrephes longimanus*) is influenced by predator density and water clarity. **Hydrobiologia**, v. 838, n. 1, p. 139-151, 2019.

HASTIE, Trevor; TIBSHIRANI, Robert. Generalized additive models: some applications. **Journal of the American Statistical Association**, v. 82, n. 398, p. 371-386, 1987.

HAVENS, Karl E. Chaoborus predation and zooplankton community structure in a rotifer-dominated lake. **Hydrobiologia**, v. 198, p. 215-226, 1990.

HAYS, G. C.; RICHARDSON, A. J.; ROBINSON, C. Climate change and marine plankton. **Trends in ecology & evolution**, v. 20, n. 6, p. 337-344, 2005.

HEINO, Jani et al. A comparative analysis of metacommunity types in the freshwater realm. **Ecology and Evolution**, v. 5, n. 7, p. 1525-1537, 2015.

HEINO, Jani et al. Metacommunity organisation, spatial extent and dispersal in aquatic systems: patterns, processes and prospects. **Freshwater Biology**, v. 60, n. 5, p. 845-869, 2015.

HENEGHAN, Ryan F. et al. Zooplankton are not fish: improving zooplankton realism in size-spectrum models mediates energy transfer in food webs. **Frontiers in Marine Science**, v. 3, p. 201, 2016.

HICKLING, Rachael et al. The distributions of a wide range of taxonomic groups are expanding polewards. **Global change biology**, v. 12, n. 3, p. 450-455, 2006.

HOWETH, Jennifer G. Native species dispersal reduces community invasibility by increasing species richness and biotic resistance. **Journal of Animal Ecology**, v. 86, n. 6, p. 1380-1393, 2017.

HOWETH, Jennifer G.; DERRY, Alison M.; REITZEL, Adam M. Metacommunity biology as an eco-evolutionary framework for understanding exotic invasion in aquatic ecosystems. In: **Eco-DAS VIII Symposium Proceedings**. 2010. p. 93-109.

HSIEH, Hung-Yen et al. Environmental effects on the bioaccumulation of PAHs in marine zooplankton in Gaoping coastal waters, Taiwan: Concentration, distribution, profile, and sources. **Marine pollution bulletin**, v. 144, p. 68-78, 2019.

HULME, Philip E. Unwelcome exchange: International trade as a direct and indirect driver of biological invasions worldwide. **One Earth**, v. 4, n. 5, p. 666-679, 2021.

JEPPESEN, Erik et al. Interaction of climate change and eutrophication. **Climate change impacts on freshwater ecosystems**, p. 119-151, 2010.

JESCHKE, Jonathan M.; HEGER, Tina (Ed.). **Invasion biology: hypotheses and evidence**. CABI, 2018.

JOKO, Ciro Yoshio. **Taxonomia de rotíferos monogonontas da planície de inundação do alto rio Paraná (MS/PR)**. 2011. Tese de Doutorado. Universidade Estadual de Maringá. Departamento de Biologia. Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais.

JUNK, Wolfgang J. et al. Brazilian wetlands: their definition, delineation, and classification for research, sustainable management, and protection. **Aquatic Conservation: marine and freshwater ecosystems**, v. 24, n. 1, p. 5-22, 2014.

KIM, Ji Yoon; NISHIHIRO, Jun. Responses of lake macrophyte species and functional traits to climate and land use changes. **Science of the Total Environment**, v. 736, p. 139628, 2020.

KING, Gabrielle E.; HOWETH, Jennifer G. Propagule pressure and native community connectivity interact to influence invasion success in metacommunities. **Oikos**, v. 128, n. 11, p. 1549-1564, 2019.

KOBLMÜLLER, Stephan; WAYNE, Robert K.; LEONARD, Jennifer A. Impact of Quaternary climatic changes and interspecific competition on the demographic history of a highly mobile generalist carnivore, the coyote. **Biology Letters**, v. 8, n. 4, p. 644-647, 2012.

KÖNIG, Christian et al. Scale dependency of joint species distribution models challenges interpretation of biotic interactions. **Journal of Biogeography**, v. 48, n. 7, p. 1541-1551, 2021.

KÖRNER, Christian. The use of 'altitude' in ecological research. **Trends in ecology & evolution**, v. 22, n. 11, p. 569-574, 2007.

KOSTE, W. Rotatoria. Die Rädertiere Mitteleuropas, begründet von Max Voigt. Überordnung Monogononta. Gebrüder Borntraeger, Berlin, Stuttgart. I. **Text (673 pp) u. II. Tafelbd**, 1978.

KOSTE, W.; SHIEL, R. J. Rotifera from Australian inland waters. I. Bdelloidea (Rotifera: Digononta). **Marine and Freshwater Research**, v. 37, n. 6, p. 765-792, 1986.

KRATINA, Pavel; WINDER, Monika. Biotic invasions can alter nutritional composition of zooplankton communities. **Oikos**, v. 124, n. 10, p. 1337-1345, 2015.

KOVALENKO, Katya E.; DIBBLE, Eric D.; SLADE, Jeremy G. Community effects of invasive macrophyte control: role of invasive plant abundance and habitat complexity. **Journal of Applied Ecology**, v. 47, n. 2, p. 318-328, 2010.

LANDA, Giovanni Guimarães; DEL AGUILA, Laura Maria Rull; PINTO-COELHO, Ricardo Motta. Distribuição espacial e temporal de *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) (Rotifera) em um grande reservatório tropical (reservatório de Furnas), Estado de Minas Gerais, Brasil. **Acta Scientiarum. Biological Sciences**, v. 24, p. 313-319, 2002.

LANSAC-TÔHA, F. A. et al. Biodiversity of zooplankton communities in the Upper Paraná River floodplain: interannual variation from long-term studies. **Brazilian Journal of Biology**, v. 69, p. 539-549, 2009a.

LANSAC-TÔHA, F. A. et al. Composição, distribuição e abundância da comunidade zooplanctônica. **A planície de inundação do alto rio Paraná: aspectos físicos, biológicos e socioeconômicos. EDUEM: Nupélia, Maringá**, p. 117-156, 1997a.

LANSAC-TÔHA, F. A.; VELHO, Luiz Felipe Machado; BONECKER, C. C. Influência de macrófitas aquáticas sobre a estrutura da comunidade zooplancônica. **Ecologia e manejo de macrófitas aquáticas**, v. 1, p. 231-242, 2003a.

LANSAC-TÔHA, Fernando Miranda et al. Hydrological connectivity determining metacommunity structure of planktonic heterotrophic flagellates. **Hydrobiologia**, v. 781, p. 81-94, 2016b.

LEENTVAAR, P. t. Quelques rotateurs rarer observés en Hollande. **Hydrobiologia**, v. 18, n. 3, p. 245-251, 1961.

LEGENDRE, Pierre; LEGENDRE, Louis. **Numerical ecology**. Elsevier, 2012.

LEIBOLD, Mathew A. et al. The internal structure of metacommunities. **Oikos**, v. 2022, n. 1, 2022.

LEIBOLD, Mathew A. et al. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. **Ecology letters**, v. 7, n. 7, p. 601-613, 2004.

LEIBOLD, Mathew A.; MIKKELSON, Gregory M. Coherence, species turnover, and boundary clumping: elements of meta-community structure. **Oikos**, v. 97, n. 2, p. 237-250, 2002.

LENOIR, Jonathan; SVENNING, J.-C. Climate-related range shifts—a global multidimensional synthesis and new research directions. **Ecography**, v. 38, n. 1, p. 15-28, 2015.

LEROY, Boris. Choosing presence-only species distribution models. **Journal of Biogeography**, 2022.

LIMA, Adauto F. et al. Environmental influence on planktonic cladocerans and copepods in the floodplain of the Upper River Paraná, Brazil. **Studies on Neotropical Fauna and Environment**, v. 33, n. 2, p. 188-196, 1998.

LJUNGSTRÖM, Gabriella et al. Body size adaptations under climate change: zooplankton community more important than temperature or food abundance in model of a zooplanktivorous fish. **Marine Ecology Progress Series**, v. 636, p. 1-18, 2020.

Lopes RM, Lansac-Tôha FA, Vale R, Serafim Jr. M. Comunidade zooplanctônica do reservatório de segredo. In: AGOSTINHO, Angelo Antônio et al. Reservatório de Segredo: bases ecológicas para o manejo. 1997.

LOVELL, Sabrina J.; STONE, Susan F.; FERNANDEZ, Linda. The economic impacts of aquatic invasive species: a review of the literature. **Agricultural and resource economics review**, v. 35, n. 1, p. 195-208, 2006.

LOWRY, Edward et al. Biological invasions: a field synopsis, systematic review, and database of the literature. **Ecology and evolution**, v. 3, n. 1, p. 182-196, 2013.

LOYOLA, Thiago Fernando Rangel & Rafael Dias. Labeling ecological niche models. **Natureza Conservação**, v. 10, p. 119-126, 2012.

LUCENA-MOYA, Paloma; DUGGAN, Ian C. Macrophyte architecture affects the abundance and diversity of littoral microfauna. **Aquatic Ecology**, v. 45, p. 279-287, 2011.

LUCINDA, I. et al. Rotifers in freshwater habitats in the upper Tietê river basin, São Paulo State, Brazil. *Acta Limnologica Brasiliensia*, v. 16, n. 3, p. 203-224, 2004.

LYNCH, Abigail J. et al. People need freshwater biodiversity. **Wiley Interdisciplinary Reviews: Water**, p. e1633, 2023.

MAASRI, Alain et al. A global agenda for advancing freshwater biodiversity research. **Ecology Letters**, v. 25, n. 2, p. 255-263, 2022.

MACEDO, Rafael Lacerda et al. Small in size but rather pervasive: the spread of the North American rotifer *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) through Neotropical basins. **BioInvasions Rec**, v. 9, n. 2, p. 287-302, 2020.

MACEDO, Rafael Lacerda et al. The drifting dinoflagellate *Ceratium furcoides* (Levander) Langhans 1925: fundamental niche shift during global invasion. **Hydrobiologia**, v. 848, p. 2105-2117, 2021.

MAIA-BARBOSA, P. M.; PEIXOTO, R. S.; GUIMARÃES, A. S. Zooplankton in littoral waters of a tropical lake: a revisited biodiversity. **Brazilian Journal of Biology**, v. 68, p. 1069-1078, 2008.

MANTOVANO, Tatiane et al. Ecological niche models predict the potential distribution of the exotic rotifer *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) across the globe. **Hydrobiologia**, v. 848, p. 299-309, 2021a.

MANTOVANO, Tatiane et al. A global analysis of the susceptibility of river basins to invasion of a freshwater zooplankton (*Daphnia lumholtzi*). **Freshwater Biology**, v. 66, n. 4, p. 683-698, 2021b.

MANTOVANO, Tatiane et al. Rotifer community structure along a stretch under the influence of dams in the Upper Paraná River floodplain. **Acta Scientiarum. Biological Sciences**, v. 37, n. 3, p. 281-289, 2015.

MARQUES, Piata S. et al. Urbanization can increase the invasive potential of alien species. **Journal of Animal Ecology**, v. 89, n. 10, p. 2345-2355, 2020.

MARTIN, Gillian K. et al. Freshwater zooplankton metapopulations and metacommunities respond differently to environmental and spatial variation. **Ecology**, v. 102, n. 1, p. e03224, 2021.

MARUOKA, Natsumi; URABE, Jotaro. Competitive abilities and distribution ranges of four asexual *Daphnia pulex* lineages and *Daphnia mitsukuri* in Eurasian continental islands. **Population Ecology**, v. 62, n. 3, p. 353-363, 2020.

MASSON-DELMOTTE, V. P. et al. Ipcc, 2021: Summary for policymakers. in: Climate change 2021: The physical science basis. contribution of working group i to the sixth assessment report of the intergovernmental panel on climate change. 2021.

MAZARIS, Antonios D. et al. Biogeographical patterns of freshwater micro-and macroorganisms: a comparison between phytoplankton, zooplankton and fish in the eastern Mediterranean. **Journal of Biogeography**, v. 37, n. 7, p. 1341-1351, 2010.

MAZZA, G. et al. Biological invaders are threats to human health: an overview. **Ethology Ecology & Evolution**, v. 26, n. 2-3, p. 112-129, 2014.

MCCAULEY, Lisa A. et al. The future demographic niche of a declining grassland bird fails to shift poleward in response to climate change. **Landscape ecology**, v. 32, p. 807-821, 2017.

- MELO-MERINO, Sara M.; REYES-BONILLA, Héctor; LIRA-NORIEGA, Andrés. Ecological niche models and species distribution models in marine environments: A literature review and spatial analysis of evidence. **Ecological Modelling**, v. 415, p. 108837, 2020.
- MEYERSON, Laura A.; MOONEY, Harold A. Invasive alien species in an era of globalization. **Frontiers in Ecology and the Environment**, v. 5, n. 4, p. 199-208, 2007.
- MILLER, Jennifer RB et al. Lions and leopards coexist without spatial, temporal or demographic effects of interspecific competition. **Journal of Animal Ecology**, v. 87, n. 6, p. 1709-1726, 2018.
- MITTELBACH, Gary G.; BALLEW, Nicholas G.; KJELVIK, Melissa K. Fish behavioral types and their ecological consequences. **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences**, v. 71, n. 6, p. 927-944, 2014.
- MONTÚ, Mónica; GOEDEN, Ivo M. ATLAS DOS CLADOCERA E COPEPODA (CRUSTACEA) DO ESTUÁRIO DA LAGOA DOS PATOS (RIO GRANDE, BRASIL). **Revista Nerítica**, v. 1, n. 2, p. 1-134, 1986.
- MORUETA-HOLME, Naia et al. A network approach for inferring species associations from co-occurrence data. **Ecography**, v. 39, n. 12, p. 1139-1150, 2016.
- MOTHES, Caitlin C. et al. Evaluating ecological niche model accuracy in predicting biotic invasions using South Florida's exotic lizard community. **Journal of biogeography**, v. 46, n. 2, p. 432-441, 2019.
- MYERS, Norman et al. Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature**, v. 403, n. 6772, p. 853-858, 2000.
- NAIMI, Babak et al. Where is positional uncertainty a problem for species distribution modelling?. **Ecography**, v. 37, n. 2, p. 191-203, 2014.
- NAIMI, Babak; ARAÚJO, Miguel B. sdm: a reproducible and extensible R platform for species distribution modelling. **Ecography**, v. 39, n. 4, p. 368-375, 2016.
- NELDER, John Ashworth; WEDDERBURN, Robert WM. Generalized linear models. **Journal of the Royal Statistical Society Series A: Statistics in Society**, v. 135, n. 3, p. 370-384, 1972.

NIERMANN, Matthias et al. Liquid Organic Hydrogen Carriers and alternatives for international transport of renewable hydrogen. **Renewable and Sustainable Energy Reviews**, v. 135, p. 110171, 2021.

NOVOA, Ana et al. Invasion syndromes: a systematic approach for predicting biological invasions and facilitating effective management. **Biological Invasions**, v. 22, n. 5, p. 1801-1820, 2020.

NUNES, Ariadine H. et al. The vicinity of reservoirs and type of environment contribute to the occurrence of an exotic cladoceran, *Daphnia lumholtzi* (Sars, 1885), in a Neotropical drainage basin. **International Review of Hydrobiology**, v. 106, n. 3-4, p. 173-182, 2021.

OBERTEGGER, Ulrike et al. Using the guild ratio to characterize pelagic rotifer communities. **Hydrobiologia**, v. 662, p. 157-162, 2011.

OBERTEGGER, Ulrike; FLAIM, Giovanna. Community assembly of rotifers based on morphological traits. **Hydrobiologia**, v. 753, p. 31-45, 2015.

O'DEA, Rose E. et al. Preferred reporting items for systematic reviews and meta-analyses in ecology and evolutionary biology: a PRISMA extension. **Biological Reviews**, v. 96, n. 5, p. 1695-1722, 2021.

OH, Minwoo et al. Major environmental factors and traits of invasive alien plants determining their spatial distribution. **Journal of Ecology and Environment**, v. 45, p. 1-10, 2021.

OLDEN, Julian D. et al. There's more to fish than just food: exploring the diverse ways that fish contribute to human society. **Fisheries**, v. 45, n. 9, p. 453-464, 2020.

OLIVEIRA, Felipe Rafael et al. Effects of the exotic rotifer *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) on the microbial food web components. **Aquatic Ecology**, v. 53, n. 4, p. 581-594, 2019.

OVASKAINEN, Otso et al. How are species interactions structured in species-rich communities? A new method for analysing time-series data. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 284, n. 1855, p. 20170768, 2017.

OVASKAINEN, Otso et al. Uncovering hidden spatial structure in species communities with spatially explicit joint species distribution models. **Methods in Ecology and Evolution**, v. 7, n. 4, p. 428-436, 2016.

OVASKAINEN, Otso; HOTTOLA, Jenni; SIITONEN, Juha. Modeling species co-occurrence by multivariate logistic regression generates new hypotheses on fungal interactions. **Ecology**, v. 91, n. 9, p. 2514-2521, 2010.

OVASKAINEN, Otso; RYBICKI, Joel; ABREGO, Nerea. What can observational data reveal about metacommunity processes?. **Ecography**, v. 42, n. 11, p. 1877-1886, 2019.

PADIAL, André A. et al. Dispersal ability determines the role of environmental, spatial and temporal drivers of metacommunity structure. **PloS one**, v. 9, n. 10, p. e111227, 2014.

PALAZZO, Fabiana et al. Assessment of the occurrence and abundance of an exotic zooplankton species (*Kellicottia bostiniensis*) across a neotropical wetland over 12 years. **Limnology**, v. 24, n. 2, p. 137-149, 2023.

PALMER, Margaret A.; MENNINGER, Holly L.; BERNHARDT, Emily. River restoration, habitat heterogeneity and biodiversity: a failure of theory or practice?. **Freshwater biology**, v. 55, p. 205-222, 2010.

PARMESAN, Camille; YOHE, Gary. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. **nature**, v. 421, n. 6918, p. 37-42, 2003.

PEDROSO, Clemerson Richard et al. Mechanistic approach and elements of metacommunity structure of the zooplankton of palm swamps in the Neotropical region. **International Review of Hydrobiology**, v. 106, n. 5-6, p. 217-225, 2021.

PEIXOTO, Raul Soares et al. Occurrence of *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) and *Mesocyclops ogunnus* Onabamiro, 1957 in lakes of the Middle river Doce, MG, Brazil. **Acta Limnologica Brasiliensia**, v. 22, p. 356-360, 2010.

PENK, Marcin; IRVINE, Kenneth; DONOHUE, Ian. Ecosystem-level effects of a globally spreading invertebrate invader are not moderated by a functionally similar native. **Journal of Animal Ecology**, v. 84, n. 6, p. 1628-1636, 2015.

PERBICHE-NEVES, Gilmar et al. Identification guide to some Diaptomid species (Crustacea, Copepoda, Calanoida, Diaptomidae) of “de la Plata” River Basin (South America). **ZooKeys**, n. 497, p. 1, 2015.

PETERSON, A. T.; SOBERÓN, J.; PEARSON, R. G.; Anderson, R. P.; Martínez-Meyer, E.; Nakamura, M.; & Araújo, M. B. **Ecological niches and geographic distributions (MPB-49)**. Princeton University Press, 2011.

PHANG, Wei Kit et al. Predicting Plasmodium knowlesi transmission risk across Peninsular Malaysia using machine learning-based ecological niche modeling approaches. **Frontiers in Microbiology**, v. 14, p. 1126418, 2023.

PHILLIPS, Steven J.; ANDERSON, Robert P.; SCHAPIRE, Robert E. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. **Ecological modelling**, v. 190, n. 3-4, p. 231-259, 2006.

PICHLER, Maximilian; HARTIG, Florian. A new joint species distribution model for faster and more accurate inference of species associations from big community data. **Methods in Ecology and Evolution**, v. 12, n. 11, p. 2159-2173, 2021.

PIMENTEL, David; ZUNIGA, Rodolfo; MORRISON, Doug. Update on the environmental and economic costs associated with alien-invasive species in the United States. **Ecological economics**, v. 52, n. 3, p. 273-288, 2005.

PIRES, Aliny PF et al. Interactive effects of climate change and biodiversity loss on ecosystem functioning. **Ecology**, v. 99, n. 5, p. 1203-1213, 2018.

POLOCZANSKA, Elvira S. et al. Global imprint of climate change on marine life. **Nature Climate Change**, v. 3, n. 10, p. 919-925, 2013.

PRADHAN, Prakash; SETYAWAN, Ahmad Dwi. Filtering multi-collinear predictor variables from multi-resolution rasters of WorldClim 2.1 for Ecological Niche Modeling in Indonesian context. **Asian Journal of Forestry**, v. 5, n. 2, 2021.

PRESLEY, Steven J.; HIGGINS, Christopher L.; WILLIG, Michael R. A comprehensive framework for the evaluation of metacommunity structure. **Oikos**, v. 119, n. 6, p. 908-917, 2010.

PREVIATTELLI, Daniel. Sistematica do genero Argyrodiaptomus Brehm, 1933 (Crustacea: Copepoda: Diaptomidae). 2006.

PYŠEK, Petr et al. Geographical and taxonomic biases in invasion ecology. **Trends in ecology & evolution**, v. 23, n. 5, p. 237-244, 2008.

RAMOS-JILIBERTO, Rodrigo et al. Nested structure of plankton communities from Chilean freshwaters. **Limnologica**, v. 39, n. 4, p. 319-324, 2009.

REID, David F.; ORLOVA, Marina I. Geological and evolutionary underpinnings for the success of Ponto-Caspian species invasions in the Baltic Sea and North American Great Lakes. **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences**, v. 59, n. 7, p. 1144-1158, 2002.

REID, Janet W. Chave de identificação e lista de referências bibliográficas para as espécies continentais sulamericanas de vida livre da ordem Cyclopoida (Crustacea, Copepoda). **Boletim de Zoologia**, v. 9, n. 9, p. 17-143, 1985.

RICHARDSON, David M. et al. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. **Diversity and distributions**, v. 6, n. 2, p. 93-107, 2000.

ROBINSON, Sharon A. Climate change and extreme events are changing the biology of Polar Regions. **Global Change Biology**, v. 28, n. 20, p. 5861-5864, 2022.

ROBINSON, Stacy-ann. Climate change adaptation in SIDS: A systematic review of the literature pre and post the IPCC Fifth Assessment Report. **Wiley Interdisciplinary Reviews: Climate Change**, v. 11, n. 4, p. e653, 2020.

ROCHA, Barbbara da Silva et al. The relative influence of the environment, land use, and space on the functional and taxonomic structures of phytoplankton and zooplankton metacommunities in tropical reservoirs. **Freshwater Science**, v. 39, n. 2, p. 321-333, 2020.

RODRIGUES, Tomás et al. Medusozoans reported in Portugal and its ecological and economical relevance. **Regional Studies in Marine Science**, v. 35, p. 101230, 2020.

ROMÁN-PALACIOS, Cristian; WIENS, John J. Recent responses to climate change reveal the drivers of species extinction and survival. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 117, n. 8, p. 4211-4217, 2020.

ROSINDELL, James; HUBBELL, Stephen P.; ETIENNE, Rampal S. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography at age ten. **Trends in ecology & evolution**, v. 26, n. 7, p. 340-348, 2011.

RUDSTAM, Lars G. et al. Lake Ontario zooplankton in 2003 and 2008: Community changes and vertical redistribution. **Aquatic Ecosystem Health & Management**, v. 18, n. 1, p. 43-62, 2015.

RUIZ, Gregory M. et al. Invasion history and vector dynamics in coastal marine ecosystems: a North American perspective. **Aquatic Ecosystem Health & Management**, v. 18, n. 3, p. 299-311, 2015.

RUMES, Bob; EGGERMONT, Hilde; VERSCHUREN, Dirk. Distribution and faunal richness of Cladocera in western Uganda crater lakes. **Hydrobiologia**, v. 676, p. 39-56, 2011.

DOS SANTOS, Natan Guilherme et al. How free-floating macrophytes influence interactions between planktivorous fish and zooplankton in tropical environments? An in-lake mesocosm approach. **Hydrobiologia**, v. 847, p. 1357-1370, 2020.

SATO, Rayana Yumi; COSTA, Ana Paula Lula; PADIAL, Andre Andrian. The invasive tropical tanner grass decreases diversity of the native aquatic macrophyte community at two scales in a subtropical tidal river. **Acta Botanica Brasilica**, v. 35, p. 140-150, 2021.

SAX, Dov F.; SCHLAEPFER, Martin A.; OLDEN, Julian D. Valuing the contributions of non-native species to people and nature. **Trends in ecology & evolution**, v. 37, n. 12, p. 1058-1066, 2022.

SEEBENS, Hanno et al. Projecting the continental accumulation of alien species through to 2050. **Global Change Biology**, v. 27, n. 5, p. 970-982, 2021.

SEGERS, Hendrik. An analysis of taxonomic studies on Rotifera: a case study. **Hydrobiologia**, v. 387, p. 9-14, 1998.

SENDACZ, MSuzana; KUBO, Edison. Copepoda (Calanoida e Cyclopoida) de reservatórios do estado de São Paulo. **Boletim do Instituto de Pesca**, v. 9, p. 51-89, 1982.

SHIGANOVA, T. et al. Population development of the invader ctenophore *Mnemiopsis leidyi*, in the Black Sea and in other seas of the Mediterranean basin. **Marine biology**, v. 139, p. 431-445, 2001.

SHURGANOVA, G. V. et al. New information on the findings of alien rotifer *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) (Rotifera: Monogononta: Brachionidae) in Nizhny Novgorod Oblast. **Russian Journal of Biological Invasions**, v. 10, p. 282-288, 2019.

SHURGANOVA, G. V. et al. Abundance of related species, *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) and *K. longispina* (Kellicott, 1879) (Rotifera: Brachionidae), in the zooplankton communities of the Pustynskaya lake-river system (Nizhny Novgorod region). **Russian Journal of Biological Invasions**, v. 12, p. 219-231, 2021.

SIMBERLOFF, Daniel et al. Impacts of biological invasions: what's what and the way forward. **Trends in ecology & evolution**, v. 28, n. 1, p. 58-66, 2013.

SIMBERLOFF, Daniel. Confronting introduced species: a form of xenophobia?. **Biological invasions**, v. 5, p. 179-192, 2003.

SIMBERLOFF, Daniel. The role of propagule pressure in biological invasions. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 40, p. 81-102, 2009.

SIMBERLOFF, Daniel; VITULE, Jean RS. A call for an end to calls for the end of invasion biology. **Oikos**, v. 123, n. 4, p. 408-413, 2014.

SIMBERLOFF, Daniel; VON HOLLE, Betsy. Positive interactions of nonindigenous species: invasional meltdown? **Biological invasions**, v. 1, p. 21-32, 1999.

SIMÕES, Nadson Ressayé; SONODA, Sérgio Luiz. Estrutura da assembléia de microcrustáceos (Cladocera e Copepoda) em um reservatório do semi-árido Neotropical, Barragem de Pedra, Estado da Bahia, Brasil. **Acta Scientiarum. Biological Sciences**, v. 31, n. 1, p. 89-95, 2009.

SINCLAIR, James S.; ARNOTT, Shelley E.; COX, Amelia. The quick and the dead: copepods dominate as cladocerans decline following invasion by *Hemimysis anomala*. **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences**, v. 73, n. 5, p. 793-803, 2016.

SMITH, Hilary April et al. Paradox of planktonic rotifers: similar structure but unique trajectories in communities of the Great Masurian Lakes (Poland). **Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie: Verhandlungen**, v. 30, n. 6, p. 951-956, 2009.

SOARES, Marcelo O. et al. Marine bioinvasions: differences in tropical copepod communities between inside and outside a port. **Journal of Sea Research**, v. 134, p. 42-48, 2018.

SOBERÓN, Jorge. Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. **Ecology letters**, v. 10, n. 12, p. 1115-1123, 2007.

SOMERO, George N. Linking biogeography to physiology: evolutionary and acclimatory adjustments of thermal limits. **Frontiers in zoology**, v. 2, n. 1, p. 1-9, 2005.

SONDERGAARD, Martin et al. Nitrogen or phosphorus limitation in lakes and its impact on phytoplankton biomass and submerged macrophyte cover. **Hydrobiologia**, v. 795, p. 35-48, 2017.

PATTERSON, Bruce D.; ATMAR, Wirt. Nested subsets and the structure of insular mammalian faunas and archipelagos. **Biological journal of the Linnean society**, v. 28, n. 1-2, p. 65-82, 1986.

SEGRS, Hendrik. Global diversity of rotifers (Rotifera) in freshwater. **Freshwater animal diversity assessment**, p. 49-59, 2008.

SOSA, Francisco Diogo R. et al. Predicting the invasive potential of the cladoceran *Daphnia lumholtzi* Sars, 1885 (Crustacea: Cladocera: Daphniidae) in the Neotropics: are generalists threatened and relicts protected by their life-history traits?. **Journal of limnology**, v. 76, n. 2, 2017.

STASKO, Ashley D. et al. Portage connectivity does not predict establishment success of canoe-mediated dispersal for crustacean zooplankton. **Aquatic Ecology**, v. 46, p. 9-24, 2012.

STRECKER, Angela L.; ARNOTT, Shelley E. Complex interactions between regional dispersal of native taxa and an invasive species. **Ecology**, v. 91, n. 4, p. 1035-1047, 2010.

SUTHERLAND, William J. et al. Identification of 100 fundamental ecological questions. **Journal of ecology**, v. 101, n. 1, p. 58-67, 2013.

THOMAZ, Sidinei M. et al. Influence of aquatic macrophyte habitat complexity on invertebrate abundance and richness in tropical lagoons. **Freshwater biology**, v. 53, n. 2, p. 358-367, 2008.

TERRIBILE, Levi Carina et al. How many studies are necessary to compare niche-based models for geographic distributions? Inductive reasoning may fail at the end. **Brazilian Journal of Biology**, v. 70, p. 263-269, 2010.

TESSAROLO, Geiziane et al. Uncertainty associated with survey design in Species Distribution Models. **Diversity and Distributions**, v. 20, n. 11, p. 1258-1269, 2014.

THOMAS, Chris D. et al. Extinction risk from climate change. **Nature**, v. 427, n. 6970, p. 145-148, 2004.

THOMPSON, Patrick L.; SHURIN, Jonathan B. Regional zooplankton biodiversity provides limited buffering of pond ecosystems against climate change. **Journal of Animal Ecology**, v. 81, n. 1, p. 251-259, 2012.

TIKHONOV, Gleb et al. Joint species distribution modelling with the R-package Hmsc. **Methods in ecology and evolution**, v. 11, n. 3, p. 442-447, 2020.

TILMAN, David. **Resource competition and community structure**. Princeton university press, 1982.

TONKIN, Jonathan D. et al. Elements of metacommunity structure of river and riparian assemblages: communities, taxonomic groups and deconstructed trait groups. **Ecological Complexity**, v. 25, p. 35-43, 2016.

TRUBOVITZ, Sarah et al. Marine plankton show threshold extinction response to Neogene climate change. **Nature Communications**, v. 11, n. 1, p. 5069, 2020.

TUNDISI, José Galizia; TUNDISI, Takako Matsumura. **Limnologia**. Oficina de textos, 2016.

VAISSI, Somaye. Response of Iranian lizards to future climate change by poleward expansion, southern contraction, and elevation shifts. **Scientific Reports**, v. 12, n. 1, p. 2348, 2022.

VALAVI, Roozbeh et al. Modelling species presence-only data with random forests. **Ecography**, v. 44, n. 12, p. 1731-1742, 2021.

VALAVI, Roozbeh et al. Predictive performance of presence-only species distribution models: a benchmark study with reproducible code. **Ecological Monographs**, v. 92, n. 1, p. e01486, 2022.

VANDERWAL, Jeremy et al. Focus on poleward shifts in species' distribution underestimates the fingerprint of climate change. **Nature climate change**, v. 3, n. 3, p. 239-243, 2013.

VANHONI, Felipe; MENDONÇA, Francisco. O clima do litoral do estado do Paraná. **Revista Brasileira de Climatologia**, v. 3, 2008.

VAPNIK, Vladimir; GUYON, Isabel; HASTIE, Trevor. Support vector machines. **Mach. Learn.**, v. 20, n. 3, p. 273-297, 1995.

VEHMAA, Anu; KATAJISTO, Tarja; CANDOLIN, Ulrika. Long-term changes in a zooplankton community revealed by the sediment archive. **Limnology and Oceanography**, v. 63, n. 5, p. 2126-2139, 2018.

VELLEND, Mark. Conceptual synthesis in community ecology. **The Quarterly review of biology**, v. 85, n. 2, p. 183-206, 2010.

VITOUSEK, Peter M. et al. Biological invasions as global environmental change. **American scientist**, v. 84, n. 5, p. 468-478, 1996.

VITULE, Jean Ricardo Simões et al. Revisiting the potential conservation value of non-native species. **Conservation biology**, v. 26, n. 6, p. 1153-1155, 2012.

VITULE, Jean Ricardo Simões; PRODOCIMO, Viviane. Introdução de espécies não nativas e invasões biológicas. **Estudos de Biologia**, v. 34, n. 83, 2012.

VITULE, Jean RS; PELICICE, Fernando M. Care needed when evaluating the contributions of non-native species. **Trends in Ecology & Evolution**, 2023.

VITULE, Jean RS; UMBRIA, S. C.; ARANHA, J. M. R. Introduction of the African catfish *Clarias gariepinus* (BURCHELL, 1822) into Southern Brazil. **Biological Invasions**, v. 8, p. 677-681, 2006.

WALSH, Jake R.; LATHROP, Richard C.; VANDER ZANDEN, M. Jake. Invasive invertebrate predator, *Bythotrephes longimanus*, reverses trophic cascade in a north-temperate lake. **Limnology and Oceanography**, v. 62, n. 6, p. 2498-2509, 2017.

WALSH, Jake R.; LATHROP, Richard C.; VANDER ZANDEN, M. Jake. Uncoupling indicators of water quality due to the invasive zooplankter, *Bythotrephes longimanus*. **Limnology and Oceanography**, v. 63, n. 3, p. 1313-1327, 2018.

WALTHER, Gian-Reto. Community and ecosystem responses to recent climate change. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 365, n. 1549, p. 2019-2024, 2010.

WATKINS, Hannah V. et al. Research biases create overrepresented “poster children” of marine invasion ecology. **Conservation Letters**, v. 14, n. 3, p. e12802, 2021.

WATSON, Robert et al. Summary for policymakers of the global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services. **IPBES Secretariat: Bonn, Germany**, p. 22-47, 2019.

WHITFELD, T. J. S. et al. Change in community phylogenetic structure during tropical forest succession: evidence from New Guinea. **Ecography**, v. 35, n. 9, p. 821-830, 2012.

WINEGARDNER, Amanda K. et al. The terminology of metacommunity ecology. **Trends in ecology & evolution**, v. 27, n. 5, p. 253-254, 2012.

WRIGHT, David Hamilton. Species-energy theory: an extension of species-area theory. **Oikos**, p. 496-506, 1983.

YANG, Hee-Min; MIN, Gi-Sik. New record of *Kellicottia bostoniensis* and redescription of two freshwater rotifers from Korea (Rotifera: Monogononta). **Animal Systematics, Evolution and Diversity**, v. 36, n. 3, p. 222-227, 2020.

YU, Hongwei et al. Responses of the native species *Sparganium angustifolium* and the invasive species *Egeria densa* to warming and interspecific competition. **PloS one**, v. 13, n. 6, p. e0199478, 2018.

YURISTA, Peder M. Temperature-dependent energy budget of an Arctic Cladoceran, *Daphnia middendorffiana*. **Freshwater biology**, v. 42, n. 1, p. 21-34, 1999.

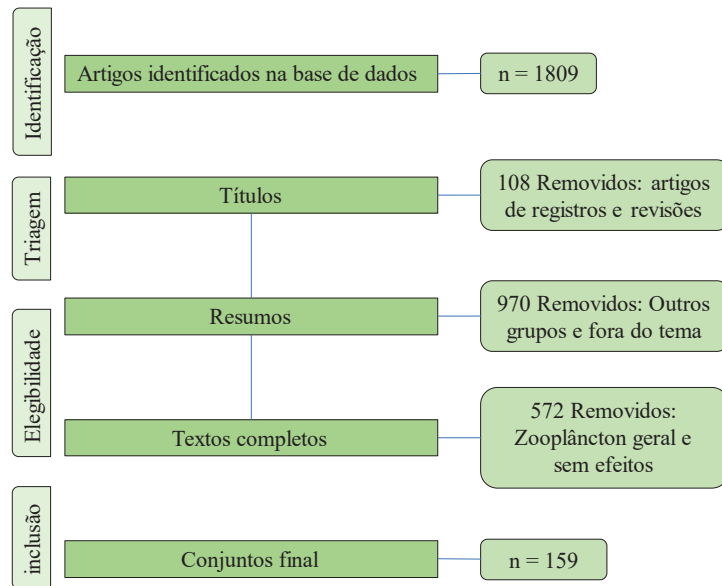
ZHDANOVA, S. M. et al. Distribution and ways of dispersion of American rotifer *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) (Rotifera: Brachionidae) in waterbodies of European Russia. **Russian Journal of Biological Invasions**, v. 7, p. 308-320, 2016.

ZHDANOVA, S. M. et al. Morphological variability of *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908)(Rotifera: Brachionidae) in waterbodies of European Russia. **Inland Water Biology**, v. 12, n. 2, p. 140-149, 2019.

ZHDANOVA, S. M.; DOBRYNIN, A. E. *Kellicotia bostoniensis* (Rousselet, 1908) (Rotifera: Brachionidae) in waterbodies of European Russia. **Inland Water Biology**, v. 4, p. 39-46, 2011.

ZOLOTAREVA, T. V. et al. Morphological characteristics of *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908)(Rotifera: Brachionidae) in water bodies of the Middle Volga basin. **Povolzhskiy Journal of Ecology**, n. 1, p. 16-34, 2021.

LISTA DE APÊNDICES



Apêndice 1: Fluxograma do processo de seleção dos artigos incluídos na revisão seguindo o protocolo PRISMA EcoEvo (O'Dea et al., 2021). Cada etapa indica o número de artigos e o motivo pelo qual os artigos foram excluídos ou incluídos

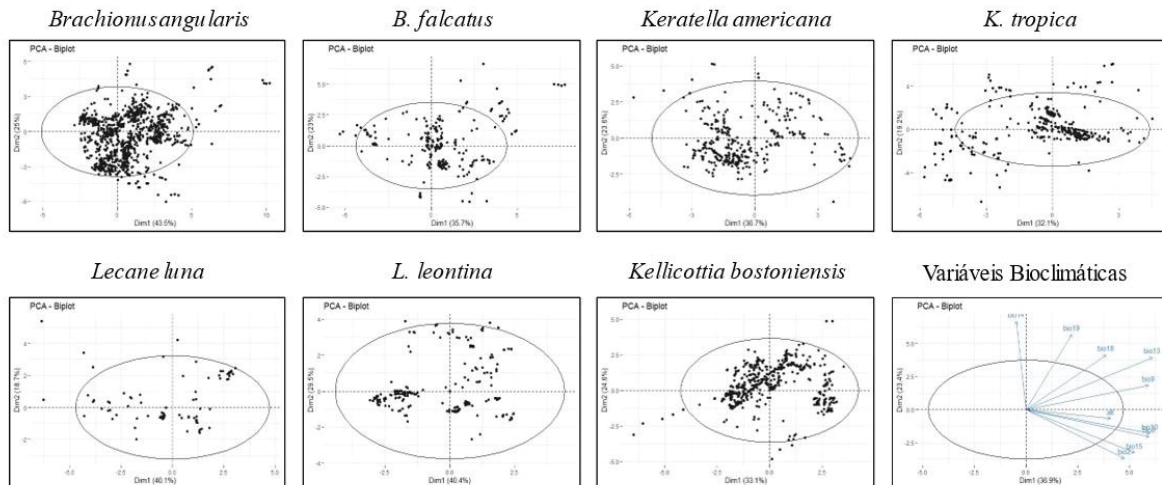
Apêndice 2: Equação detalhada para o índice de vantagem bioclimática (Ba - *Bioclimatic Advantage*).

O trabalho utilizou duas operações matemáticas para representar de uma maneira simples a visualização da sobreposição dos nichos bioclimáticos e as possíveis vantagens para a espécie não nativa de Rotifera. A equação a seguir descreve como essa abordagem foi realizada:

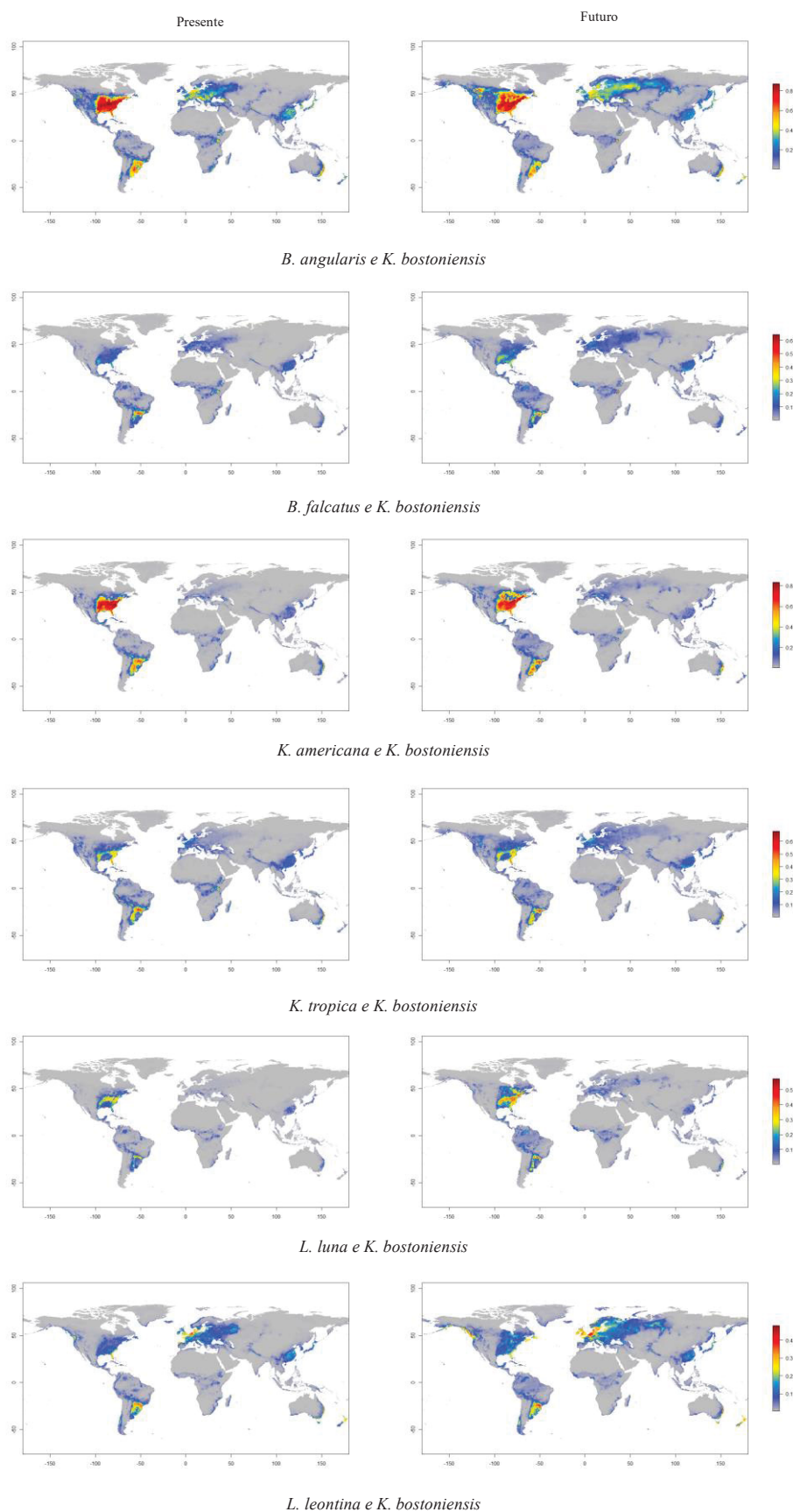
$$Ba = \sum \frac{(M^{inv}_{(ci)} - M^{sp(n)}_{(ci)})}{Op^n}$$

Nessa equação Ba é o valor resultante da somatória dos valores de cada operação ($Op1$, $Op2...$) dividido pelo número de operações (Op^n). Cada operação é efetuada a partir dos valores contido em determinadas células (ci) do mapa de adequação para espécies nativas ($M^{sp1} + M^{sp2} ... M^{sp(n)}$) e a célula respectiva representada no mapa da espécie não nativa ($M^{inv}_{(ci)}$). Os valores de Op^n podem ser adicionados em proporção a quantas espécies nativas estiverem sendo

modeladas para comparação específica. A operação também pode ser realizada com um mapa de adequação conjunta de espécies não nativas, mas o mesmo não é recomendado devido a possível perda de informações sobre o tamanho da chance de ocorrência conjunta. O valor de *Ba* na equação varia de -1 a 1 que seria respectivamente desvantagem máximo da espécie não nativa em relação a maioria da comunidade nativa analisada e vantagem máxima em relação a comunidade nativa, tudo isso mediado por adequabilidade bioclimática da célula.



Apêndice 3: Gráficos de PCA representando o nicho bioclimático das espécies empregadas na modelagem além da contribuição das variáveis bioclimáticas selecionadas.



Apêndice 4: Comparativo par a par de áreas de sobreposição de adequabilidade bioclimática. Os valores indicam coocorrências de acordo com B_c , entre espécies não nativas e pelo menos

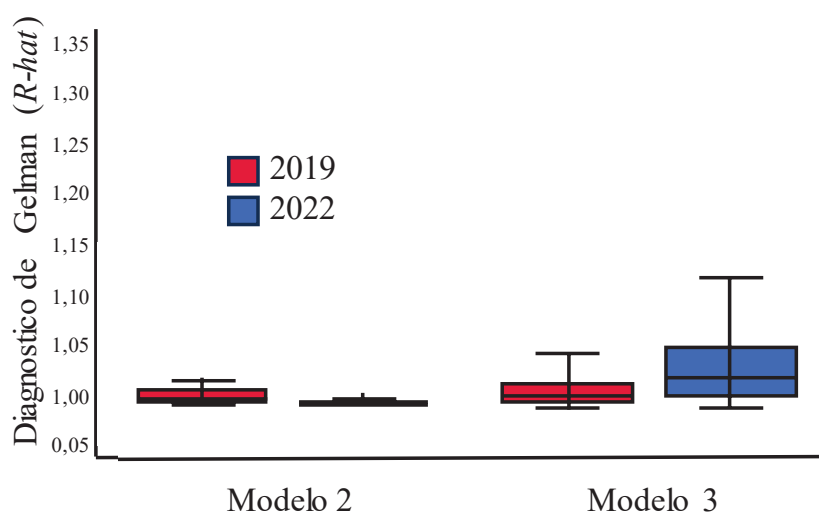
uma espécie nativa, com valores acima de 0,8 (vermelho) indicando regiões com alta adequação para espécies nativas e não nativas, e valores abaixo de 0,2 (azul a violeta) indicando regiões com ambientes menos adequados. Cenários com valores de 0 (cinza) indicam ausência de adequabilidade bioclimática tanto para a espécie não nativa quanto para as espécies nativas avaliadas.

Apêndice 5: Tabela demonstrativa dos dados abióticos coletados para os anos de 2019 e 2022 durante o monitoramento.

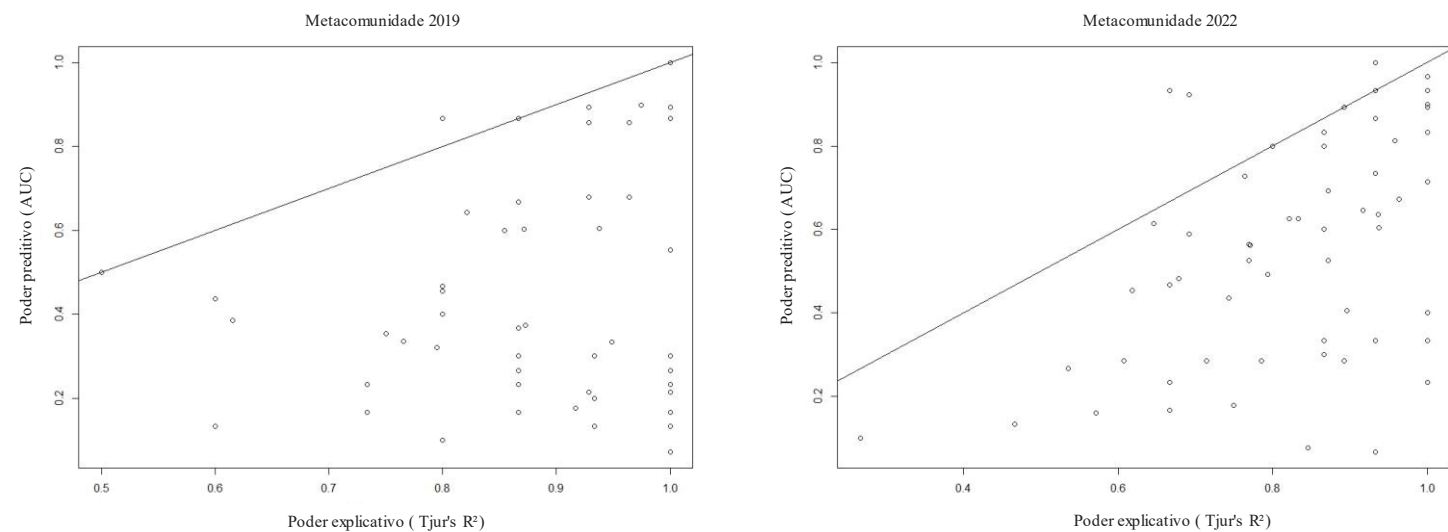
2019					2022				
Ponto	Condutividade ($\mu\text{S}/\text{cm}^2$)	Secchi (cm)	Temperatura ($^{\circ}\text{C}$)	<i>U. arrecta</i> (<i>Braun-Blanquet</i>)	Condutividade ($\mu\text{S}/\text{cm}^2$)	Secchi (cm)	Temperatura ($^{\circ}\text{C}$)	pH	<i>U. arrecta</i> (<i>Braun-Blanquet</i>)
1	53.1	100	19.1	0	29.4	70	23.15	5.24	0
2	67.6	115	19.1	0	28.6	70	23.7	4.42	0
3	41.6	145	19.4	0	25.7	90	23.6	4.47	0
4	38.7	91	19.4	0	23.6	120	23	4.66	0
5	37.8	128	19.8	0	24	112	22.9	5.23	0
6	59.7	80	21.3	5	25.4	103	23.15	5.23	4
7	60.5	100	21.3	5	24.6	138	23.8	5.62	5
8	69	85	21.4	5	154.4	34	24.15	6.35	5
9	144	73	23.2	5	110	50	23.65	5.85	5
10	79.2	103	20.5	5	60.3	83	23.15	5.8	5
11	84.1	89	20.9	5	47.8	65	23.3	5.12	5
12	80.8	96	21.2	5	47.9	80	23.4	5	5
13	107.7	95	22.2	5	45.9	90	23.2	6.15	5
14	2750	100	22.6	5	46.7	74	23.4	5.75	4
15	5350	151	22.9	0	49.7	70	23.5	4.3	0
16	7460	102	22.8	0	58.8	79	23.6	6.1	0

Apêndice 6: Dados Comuns para as campanhas de 2019 e 2022.

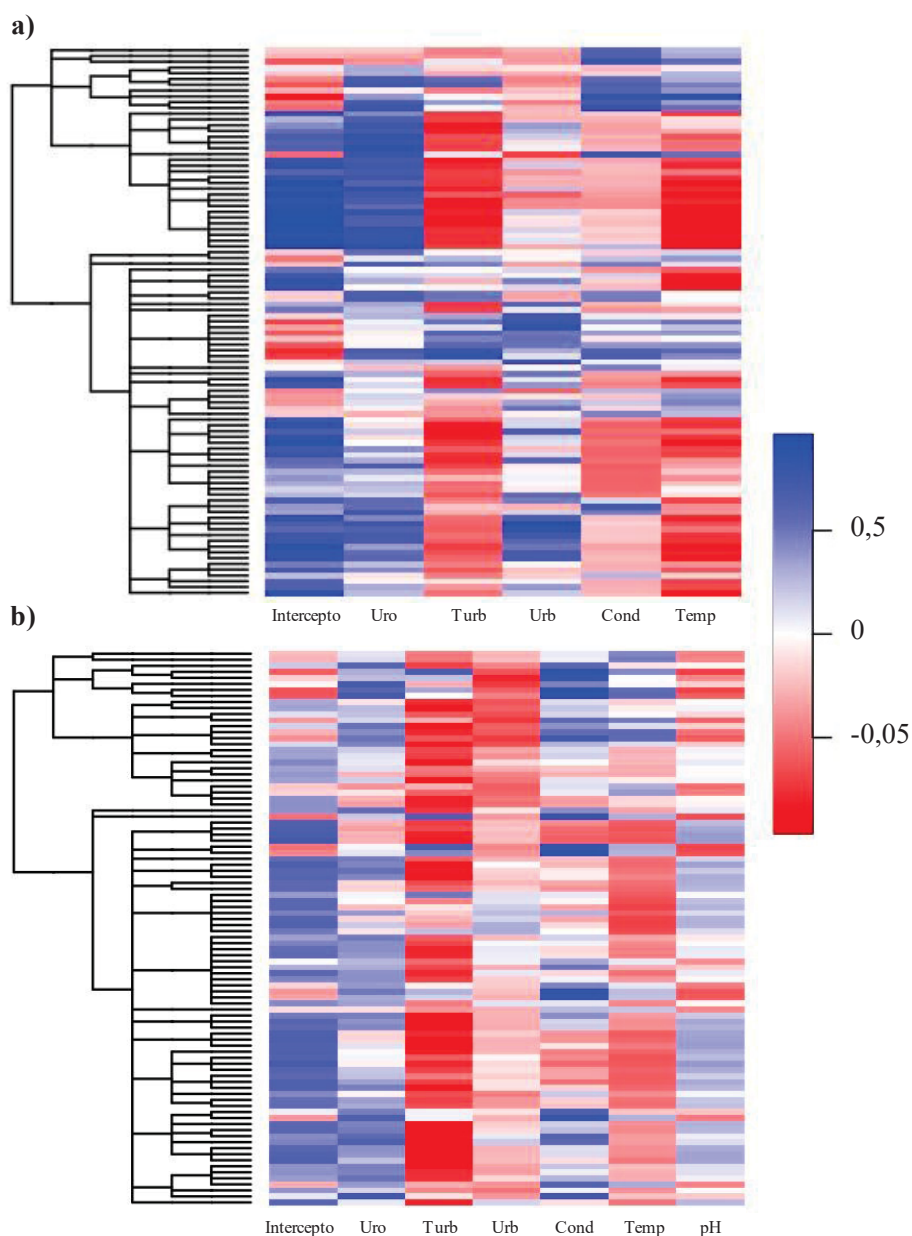
Ponto	Sector	Latitude	Longitude	Distância (entre margens / m)	Urbanização (%)
1	1	-25.7644	-48.5551	6.3	0
2	1	-25.7599	-48.5517	11.3	0
3	1	-25.756	-48.5495	18.6	0
4	1	-25.7421	-48.5467	6.85	0
5	1	-25.7265	-48.5555	10.2	0
6	2	-25.6985	-48.5283	19.5	0.066
7	2	-25.6965	-48.5234	22.4	0.084
8	2	-25.6995	-48.5157	24.6	0.195
9	2	-25.6886	-48.4963	17.2	0.457
10	2	-25.6877	-48.5181	45.5	0.183
11	3	-25.6626	-48.5161	9.8	0.22
12	3	-25.6523	-48.5012	54.9	0.034
13	3	-25.6401	-48.4987	53.3	0.037
14	4	-25.624	-48.4792	50.8	0.042
15	4	-25.6124	-48.4903	82.7	0.025
16	4	-25.5995	-48.4902	124.2	0.021



Apêndice 7: Gráfico representando em (a) o valor de $R\text{-hat}$ (*potential scale reduction factor*) dos modelos utilizados no estudo. Em (b) tamanho do efeito em relação aos modelos. Valor de $R\text{-hat}$ menores que 1,1 indicam boa convergência dos modelos. Tamanhos de efeitos ideais são semelhantes ao número de amostragens reais.



Apêndice 8: Avaliação média dos modelos construídos para as metacomunidades de zooplâncton do rio Guaraguaçu (Modelo 1 como exemplo, todos se comportaram da mesma maneira). Se Tjur's R^2 for mais alto em um modelo, ele é considerado mais explicativo, o que significa que ele se ajusta melhor aos dados e explica mais da variabilidade observada. Do contrário se AUC for mais alto em um modelo, ele é considerado mais preditivo, o que significa que tem um melhor desempenho na classificação ou previsão.



Apêndice 9: Resposta das espécies associada a filogenia dos grupos amostrados no rio Guaraguaçu em 2019 (a) e 2022 (b).

O Apêndice 9 demonstra, a título ilustrativo, a filogenia construída a partir de dados taxonômicos provenientes de repositórios online. Os dados exibiram sinal filogenético bastante variado, indicando que em alguns clados a resposta as variáveis ambientais era semelhante de acordo com a proximidade filogenética, mas em vários outros não.