



UNIVERSIDADE ESTADUAL DE MARINGÁ
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA DE
AMBIENTES AQUÁTICOS CONTINENTAIS

TATIANE MANTOVANO

Predizendo a distribuição de espécies zooplanctônicas: uma abordagem baseada
em modelos de nicho ecológico

Maringá
2020

TATIANE MANTOVANO

Predizendo a distribuição de espécies zooplanctônicas: uma abordagem baseada em modelos de nicho ecológico

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais do Departamento de Biologia, Centro de Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Maringá, como requisito parcial para obtenção do título de Doutor em Ecologia e Limnologia.

Área de concentração: Ecologia e Limnologia

Orientador: Prof. Dr. Fábio Amodêo Lansac-Tôha

Coorientadora: Prof.^a Dr.^a Dayani Bailly

Maringá
2020

.+

"Dados Internacionais de Catalogação-na-Publicação (CIP)"
(Biblioteca Setorial - UEM. Nupélia, Maringá, PR, Brasil)

M293p Mantovano, Tatiane, 1988-
Predizendo a distribuição de espécies zooplanctônicas : uma abordagem baseada em modelos de nicho ecológico / Tatiane Mantovano. -- Maringá, 2020.
115 f. : il. (algumas color.).
Tese (doutorado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais)--Universidade Estadual de Maringá, Dep. de Biologia, 2020.
Orientador: Prof. Dr. Fábio Amodêo Lansac-Tôha.
Coorientadora: Prof.ª Dr.ª Dayani Bailly.
1. Zooplâncton de água doce - Comunidades, Ecologia de - Nicho ecológico - Modelos. 2. Zooplâncton de água doce - Distribuição de espécies - Mudanças climáticas. 3. Macroecologia. I. Universidade Estadual de Maringá. Departamento de Biologia. Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais.

CDD 23. ed. -592.1782

TATIANE MANTOVANO

Predizendo a distribuição de espécies zooplanctônicas: uma abordagem baseada em modelos de nicho ecológico

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais do Departamento de Biologia, Centro de Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Maringá, como requisito parcial para obtenção do título de Doutor em Ecologia e Limnologia e aprovada pela Comissão Julgadora composta pelos membros:

COMISSÃO JULGADORA

Prof. Dr. Fábio Amodêo Lansac-Tôha
Universidade Estadual de Maringá (Presidente)

Dr.^a Danielle Katharine Petsch
Universidade Estadual de Maringá (Pós-doutoranda PEA/UEM)

Dr.^a Louizi Souza Magalhães Braghin
Universidade Estadual de Maringá (Pós-doutoranda PEA/UEM)

Prof. Dr. Gilmar Perbiche Neves
Universidade Federal de São Carlos (UFSCar)

Prof.^a Dr.^a Lilian Patrícia Sales Macedo
Universidade Estadual de Campinas (Unicamp)

Aprovada em: 19 de fevereiro de 2020.

Local da defesa: Auditório do Bloco H-90, *campus* da Universidade Estadual de Maringá.

“Não deixe que o medo impeça de tentar.
Desconfie do destino e acredite em você.
Gaste mais horas realizando que sonhando,
fazendo que planejando,
vivendo que esperando,
porque embora quem quase morre esteja vivo,
quem quase vive já morreu.”
(Luís Fernando Veríssimo)

AGRADECIMENTOS

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34

♥ Primeiramente agradeço a Deus, por ter me proporcionado condições físicas e psicológicas (importantíssimo) para a realização desse trabalho;

♥ Aos meus pais, Alcir e Aparecida, por todo amor e esforços empregados para fornecer as condições necessárias para eu sempre seguir em frente e nunca desistir dos meus sonhos;

♥ Ao meu avô (*In memorian*), que dizia que o sonho dele era ver “ a minina fazer facurdade”. Vô, fui além da “facurdade”, obrigada por tudo que o senhor me ensinou e por me incluir em um dos seus sonhos. É impossível terminar essa etapa sem lembrar de você.

♥ Ao meu irmão Reginaldo, que sempre foi mais que um irmão em todos os momentos da minha vida;

♥ Ao Andre, por todo amor, conselhos, puxões de orelhas e, principalmente, por me ajudar nos meus momentos de paranoia e insanidade acadêmica (ahahah);

♥A meu orientador Prof. Dr. Fábio Amodêo Lansac-Tôha é difícil resumir minha enorme gratidão e orgulho por ser sua orientanda e tê-lo como amigo. Obrigada pela confiança e aceitar me orientar e trilhar essa jornada comigo, mesmo conhecendo meu jeito “Tatiane de ser” desde a graduação. Eu, com minha ansiedade, sei que nem sempre foi fácil ser meu orientador, mas o senhor manteve-se firme, como uma rocha (kkkk), e sempre acreditou em mim, mais que eu mesma. Para você, obrigada é muito pouco! Ah, não posso terminar o agradecimento sem desejar feliz Páscoa, Natal, Ano novo, dia e São longuinho e todas outras datas comemorativas (kkkk);

♥A minha coorientadora Dr.^a Dayani Bailly, que me apresentou o lindo mundo da modelagem de nicho ecológico. Agradeço a toda paciência, suporte, correções e sugestões para melhorar nossos manuscritos ao longo desses anos;

♥ À Dr.^a Claudia Costa Bonecker, por todas as dúvidas tiradas (foram muitas ao longo desses anos), palavras de conforto e abraços disponibilizados nesse tempo todo (foram muitos também ♥). Ah, não posso deixar de agradecer os potinhos de sopa e aos quitutes, preparados por você, sem lactose. Claudinha, você é uma amiga muito querida e uma profissional que admiro muito;

35

36 ♥Aos geógrafos Hilário e Edivando, pelos inúmeros ajustes dos shapes, milhões de mensagens
37 trocadas, inclusive de madrugada. A ajuda de vocês foi indispensável para a conclusão desse
38 trabalho;

39

40 ♥ A todos os professores do PEA, por todos os ensinamentos. Por serem tão solícitos e sempre
41 dispostos a colaborarem com o nosso processo de crescimento profissional;

42

43 ♥ Ao Laboratório de Zooplâncton (o lab mais felizzzz de todos) e a todos os amigos (Leidi, Lou,
44 Bia, Vanessa, João, Diogo, Fran, Doni, Sabrina e Bárbara) que estão ou passaram por ele. Parece
45 clichê, mas vocês, além de amigos, tornaram-se a minha família, psicólogos, psiquiatras entre outras
46 funções que atribuí a vocês ao longo desses anos;

47

48 ♥ A todos os membros Laboratório de Limnologia Básica, Fitoplâncton e Ostracoda.

49

50 ♥ Às pessoas incríveis que encontrei nessa Maringá (Eliezer, Ramiro, Jonathan, Leidi, Bia, Lou,
51 Dani, Renata, Lívia, Atsler, Maju e Carol), por toda palavra de amor, risadas, deboches e piadinhas.
52 Com vocês tudo ficou mais leve, fácil e divertido e diante disso eu não poderia deixar de falar
53 individualmente de cada um:

54 -Ao Eliezer eu só tenho a agradecer todo apoio, ajuda e parceria na modelagem, amizade e milhares (MILHARES,
55 tapinha no pescoço hahaha) de risadas e arranca-rabos. Você é uma pessoa atípica, difícil de gostar de cara mas
56 impossível de não amar quando realmente te conhecemos.

57 -Ao Ramiro, um amigo fofo, que sempre está disposto a te ajudar e consolar. Você é uma pessoa que aquece o coração
58 dos amigos, em especial o meu;

59 -Ao Jonathan, meu coração peludo predileto (mentira aahah), tenho muito a agradecer toda a parceria (esse vai com
60 você para qualquer canto desde que não seja servido salsicha e lasanha de peixe) e amizade. Você é um amigo que eu
61 gostaria de colocar num potinho;

62 -À Leidi minha amiga confidente para todos os momentos. Sua amizade foi e é uma benção na minha vida. Tenho
63 muito a agradecer tudo que aprendi com você nesses anos, especialmente a ser um ser humano melhor e pelas palavras
64 rebuscadas;

65 -À Bia e a Lou agradeço a amizade e todos os conselhos (principalmente os academicos, puxões de orelhas e mensagens
66 recebidas. Vocês são minha dupla favorita!

67 -À Dani agradeço toda a amizade, lanchinhos juntas e ajuda ao longo do doutorado, mas isso não é algo que só eu tenho
68 a agradecer, pois ela é o “heldp do PEA”. Ah não posso deixar de dizer que você é um exemplo de profissinal para
69 mim;

70 -À Renata, a amiga que fiz no primeiro dia do doutorado, você é um ser iluminado, que me cativou com sua
71 simplicidade e amor ao próximo. Obrigada por entrar e permanecer na minha vida!

72 -À Atsler agradeço toda a amizade, conservas na sala, momentos seriados e parcerias culinárias. Você se tornou, ao
73 longo desses dois anos, uma pessoa muito especial na minha vida.

74 -À Maju e a Carol, as amigas mais animadas e good vibes. Muito obrigada por trazerem alegria para minha vida,
75 principalmente com as histórias inusitas (pauzinhos no PELD, eacontecimentos araçatubenses, histórias de
76 esquecimentos e afins).

77 ♥ Aos Nupelianos e PGBzenses do meu coração (Nati, Fê, Jéssica, Ana, Yasmin, Aline, Pati, Laura,
78 Ani, Taíse, Lou e Cris) muito obrigada pelos momentos felizes proporcionados;
79

80 ♥ Aos meus amigos de Tupã (Clara, Aline, Arieli, Lary, Luana), pela amizade e por sempre
81 ouvirem minhas reclamações quando eu me sentia perdida em relação ao doutorado;
82

83 ♥ À Susi, sempre prestativa e amorosa em atitudes, palavras e abraçinho.
84

85 ♥ À Bete e Jocemara, pelos conselhos e boa vontade de resolver minhas pendências acadêmicas e
86 ouvirem minhas lamentações.
87

88 ♥ À Salete e João, por resolverem todas as minhas necessidades bibliográficas.
89

90 ♥ Ao Alfredinho, pelo auxílio em atividades de campo sempre demonstrando experiência
91 (principalmente na hora de ligar a bomba ahah) e preocupação,
92

93 ♥ Ao Amendoim (Mindu para os mais íntimos), por sempre me distrair com seus momentos de
94 fofuras e fúria e por ficar deitadinho ao meu lado enquanto eu escrevo na casa da mãe. Você é o
95 melhor e mais baforento cachorro forever;
96

97 ♥ Ao Nupélia e ao PEA, pelo fornecimento da infraestrutura e desenvolvimento da pesquisa;
98

99 ♥ À CAPES pela bolsa concedida e pelo financiamento do projeto de pesquisa
100

101 O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal
102 de Nível Superior - Brasil (CAPES)
103

104 ♥ Enfim, a todos que me ajudaram de alguma forma nessa jornada do doutorado, deixo meu sincero
105 muito obrigada!
106
107
108

109 **Predizendo a distribuição de espécies zooplanctônicas: uma abordagem baseada**
110 **em modelos de nicho ecológico**

111
112
113

RESUMO

114 Prever a área de distribuição das espécies em escala regional ou global é um dos propósitos
115 elementares em Macroecologia. A modelagem de nicho ecológico é uma ferramenta potencialmente
116 importante para o entendimento dos padrões de distribuição das espécies que tem como base
117 conceitual a Teoria de nicho. Baseado nas ocorrências das espécies e condições ambientais (dados
118 bioclimáticos) os modelos de nicho ecológico (ENMs) são correlativos e empregam diferentes
119 métodos estatísticos e matemáticos buscando prever as áreas potenciais de espécies nativas e
120 exóticas. Visto que os organismos zooplanctônicos podem responder rapidamente a pequenas
121 alterações ambientais esse estudo verificou, por meio de modelos de nicho ecológico, a distribuição
122 potencial de espécies nativas e exóticas zooplanctônicas perante ao cenário atual e sobre os efeitos
123 das mudanças. Inicialmente foram identificadas as áreas potenciais ou ambientalmente apropriadas
124 para a ocorrência de *Kellicottia bostoniensis* nas regiões nativas e não nativas, através de modelos
125 bioclimáticos. Em seguida foram realizadas previsões considerando os impactos das mudanças
126 climáticas sobre o potencial invasor de *Daphnia lumholtzi*, identificando a susceptibilidade das
127 bacias hidrográficas em receber a espécie, considerando os efeitos do clima e dos reservatórios
128 como agentes potencializadores de invasão. Por fim, foi investigado se haverá mudanças na
129 diversidade alfa (riqueza de espécies) frente aos períodos futuros de mudanças climáticas (2050 e
130 2080) e identificar as principais regiões de refúgio do clima para ocorrência das espécies de
131 copépodes. Apesar das incertezas embutidas nos modelos de distribuição de espécies, os resultados
132 encontrados poderão ser essenciais na antecipação das respostas das espécies nativas ou exóticas,
133 frente aos impactos das mudanças climáticas e servir como subsídios para órgãos tomadores de
134 decisão que prezam pela conservação da biodiversidade, manutenção dos processos e serviços
135 ecossistêmicos.

136
137
138
139

Palavras-chave: Área de distribuição de espécies. Clima. Consenso. Macroecologia. Zooplâncton.

140 **Predicting the distribution of zooplankton species:** an approach based on
141 ecological niche models

142
143
144

ABSTRACT

145 Predicting the area of species distribution on a regional or global scale is one of the elementary
146 objectives in Macroecology. Ecological niche modeling is a potentially important tool for
147 understanding species distribution patterns based on niche theory as a conceptual basis. Based on
148 the occurrences of species and environmental conditions (bioclimatic data), ecological niche models
149 (ENMs) are correlative models that employ different statistical and mathematical methods seeking
150 to predict potential areas of native and exotic species. Since zooplanktonic organisms can respond
151 quickly to small environmental changes, this study aimed to predict, through ecological niche
152 modeling, the potential distribution of native and exotic zooplanktonic species in the current
153 scenario and on the effects of climate change on this thesis was structured in three independent
154 studies. The first chapter aimed to identify potential or environmentally appropriate areas for the
155 occurrence of *Kellicottia bostoniensis* in native and non-native regions, using bioclimatic models. In
156 the second chapter, we sought to predict the impacts of climate change on the invasive potential of
157 *Daphnia lumholtzi*, identifying the susceptibility of hydrographic basins to receive the species,
158 considering the effects of climate and reservoirs as potential agents of invasion. Finally, the third
159 chapter aimed to investigate whether there will be changes in alpha diversity (species richness) in
160 the face of future periods of climate change (2050 and 2080) and to identify the main regions of
161 climate refuge for the occurrence of copepod species. Despite the uncertainties embedded in the
162 species distribution models, the results found in this study can be essential in anticipating the
163 responses of native or exotic species, in the face of the impacts of climate change and, in this sense,
164 serve as subsidies for decision-making bodies that value the conservation of biodiversity,
165 maintenance of ecosystem processes and services.

166

167 **Keywords:** Species distribution area. Climate. Consensus. Macroecology. Zooplankton.

168
169
170
171
172
173
174
175
176
177
178
179
180
181
182
183
184

185
186
187
188
189
190
191
192
193
194
195
196
197
198
199
200
201
202
203
204
205
206
207
208
209
210
211
212
213
214
215
216
217
218
219
220
221
222
223
224
225
226
227
228

Tese elaborada e formatada conforme as
normas das publicações científicas:
Hydrobiologia
(<https://www.springer.com/journal/10750>),
Freshwater Biology
(<https://onlinelibrary.wiley.com/journal/13652427>) e PLOS ONE
(<https://journals.plos.org/plosone/>):

SUMÁRIO

229		
230		
231	1	INTRODUÇÃO GERAL.....12
232		REFERÊNCIAS.....14
233	2	ATENÇÃO, MODELOS DE NICHOS ECOLÓGICOS PREDIZEM UM ALTO POTENCIAL
234		DE INVASÃO DO ROTÍFERO EXÓTICO <i>Kellicottia bostoniensis</i> (Rousselet, 1908)..... 18
235		RESUMO.....18
236		ABSTRACT.....19
237	2.1	Introdução20
238	2.2	Material e métodos.....22
239	2.2.1	Ocorrência da espécie 22
240	2.2.2	Variáveis bioclimáticas 23
241	2.2.3	Modelos de nicho ecológico 23
242	2.2.4	Importância relativa das variáveis climáticas e ambientais 25
243	2.3	Resultados26
244	2.4	Discussão28
245		REFERÊNCIAS.....33
246	3	MUDANÇAS CLIMÁTICAS E RESERVATÓRIOS AUMENTAM A SUSCETIBILIDADE
247		DE BACIAS HIDROGRÁFICAS À INVASÃO DE UM CLADÓCERO DE ÁGUA DOCE
248		(<i>Daphnia lumholtzi</i>) 41
249		RESUMO.....41
250		ABSTRACT.....42
251	3.1	Introdução.....43
252	3.2	Material e métodos.....45
253	3.2.1	Ocorrência da espécie 45
254	3.2.2	Variáveis bioclimáticas 47
255	3.2.3	Modelos de nicho ecológico 48
256	3.2.4	Índice de suscetibilidade 49
257	3.3	Resultados55
258	3.4	Discussão59
259		REFERÊNCIAS.....65
260		APÊNDICE.....76
261	4	MUDANÇAS CLIMÁTICAS REDUZEM A RIQUEZA DE COPÉPODES EM UMA BACIA
262		NEOTROPICAL 83
263		RESUMO.....83
264		ABSTRACT.....84
265	4.1	Introdução.....85
266	4.2	Materiais e métodos87
267	4.2.1	Área de estudo..... 87
268	4.2.2	Ocorrências das espécies..... 89
269	4.2.3	Variáveis bioclimáticas 89
270	4.2.4	Modelos de nicho ecológico 90
271	4.2.5	Riqueza de espécies (diversidade α) 92
272	4.2.6	Aninhamento da comunidade de copépodes 92
273	4.2.7	Análise de partição das variâncias 93
274	4.3	Resultados93
275	4.4	Discussão99
276		REFERÊNCIAS..... 103
277	5	CONSIDERAÇÕES FINAIS.....115
278		
279		

280 1 INTRODUÇÃO GERAL

281

282 Um dos objetivos elementares em Macroecologia ao longo das décadas é determinar a área
283 distribuição das espécies (Thuiller, 2005; Prieto-Torres *et al.*, 2018). Diante da sua importância
284 ecológica e evolutiva, a modelagem de nicho ecológico (ENMs), muitas vezes citada na literatura
285 como modelagem de distribuição da espécie (SDM) (Austin, 2002; Soberón; Nakamura, 2009;
286 Zimmermann *et al.*, 2010), é uma ferramenta importante que vem sendo amplamente utilizada com
287 essa finalidade e também no auxílio de gestores ambientais na elaboração de políticas e aplicação
288 de ações para conservação da biodiversidade (Pereira *et al.*, 2010; Parmesan *et al.*, 2011; Ruaro *et*
289 *al.*, 2019; Parreira *et al.*, 2019).

290 A modelagem de nicho tem como base conceitual a teoria do nicho ecológico (Soberón, 2007).
291 Inicialmente proposta por Grinnell (1917), a teoria de nicho ecológico salienta que a distribuição
292 geográfica das espécies é diretamente determinada pelas características ambientais de uma região.
293 Nesse sentido, o nicho ecológico está relacionado ao conjunto de condições abióticas (ou
294 cenopoéticas) toleradas por uma espécie e que definem, por natureza, os locais onde ela ocorre (ou
295 seu habitat). Passados 10 anos, Elton (1927) definiu o nicho ecológico como o papel funcional que
296 uma espécie desempenha dentro de uma comunidade e como ela se inter-relaciona com outras
297 espécies através da predação, competição, mutualismo etc. (ou componentes bionômicos) ao longo
298 da teia trófica. Posteriormente, Hutchinson (1957) conceitualizou o nicho ecológico como um
299 espaço n-dimensional em que cada dimensão delimita as condições adequadas à sobrevivência da
300 espécie. Segundo esse autor, os componentes abióticos determinam o nicho fundamental da espécie,
301 que é limitado pelas interações bióticas, delimitando o espaço do nicho realizado.

302 O conceito de nicho ecológico mais aceito pela comunidade científica é basicamente a ideia
303 formulada por Hutchinson (1957). Entretanto, há dificuldades em combinar um método quantitativo
304 e robusto em termos estatísticos que avalie, ao mesmo tempo, tanto fatores bióticos quanto abióticos
305 do ambiente. Dessa forma, os ENMs são ferramentas amplamente utilizadas para prever a

306 distribuição das espécies sendo calculado por meio de uma análise do nicho grinnelliano (Soberón,
307 2007).

308 Baseado e ocorrências das espécies e dados bioclimáticos e/ou topográficas (de altitude e de
309 relevo), os ENMs são modelos correlativos (Peterson *et al.*, 2011) que empregam diferentes
310 métodos estatísticos e matemáticos buscando prever potenciais espécies exóticas (Peterson &
311 Vieglais, 2001), bem como suas distribuições (Gama *et al.*, 2017; Lopes *et al.*, 2017; Cassemiro *et*
312 *al.*, 2018), prognóstico de riqueza de espécies nativas diante dos impactos de mudanças climáticas
313 (Mann, 2000; Vasconcelos *et al.*, 2018; Oliveira *et al.*, 2019) e também determinar áreas
314 prioritárias para a conservação (Urbina-Cardona; Flores-Villela, 2010; Vasconcelos *et al.*, 2018;
315 Lourenço-de-Moraes *et al.*, 2019). Entretanto, é importante ressaltar que previsões baseadas em
316 diferentes ENMs geram incerteza sobre qual modelo é mais adequado para representar a
317 distribuição geográfica das espécies (Diniz-Filho *et al.*, 2009, 2010; Wiens *et al.*, 2009). Nesse
318 sentido, recomenda-se a utilização da abordagem consenso, visto que os erros que afetam cada
319 ENM de maneira diferente tendem a se anular, resultando em uma solução confiável e moderada
320 (Diniz Filho *et al.*, 2009; 2010; Terribile; Diniz-Filho, 2010).

321 Embora estudos sobre modelagem de nicho ecológico sejam recorrentes a vertebrados e plantas,
322 a abordagem permanece pouco explorada para os grupos de invertebrados (Diniz-Filho *et al.*, 2010),
323 especialmente os de água doce. Dentre as comunidades aquáticas, a zooplancônica (rotíferos,
324 cladóceros e copépodes) pode responder rapidamente a pequenas alterações ambientais (Benedetti
325 *et al.*, 2018). Esses organismos desempenham um importante papel na dinâmica e funcionamento
326 desses ecossistemas, pois consomem pequenas algas e, quando predados, transferem essa energia
327 aos níveis tróficos superiores (Lemke; Benke, 2009). Entretanto, estudos que avaliam a distribuição
328 potencial de espécies nativas ou exóticas no cenário atual ou perante os de mudanças climáticas
329 sobre esses organismos ainda são escassos (Benedetti *et al.*, 2018; Sousa *et al.*, 2017).

330 Neste contexto, foi estruturada em três estudos independentes nos quais foram avaliados, por
331 meio da técnica de modelagem de distribuição de espécies, prever a distribuição potencial de

332 espécies nativas e exóticas zooplanctônicas perante o cenário atual e sobre os efeitos das mudanças
333 climáticas. De forma específica, o primeiro capítulo teve como objetivo identificar as áreas
334 potenciais ou ambientalmente apropriadas para a ocorrência do rotífero *Kellicottia bostoniensis*
335 (Rousselet, 1908) nas regiões não nativas, através de modelos bioclimáticos. No segundo capítulo
336 buscou-se predizer os impactos das mudanças climáticas sobre o potencial invasor do cladócero
337 *Daphnia lumholtzi* (Sars, 1885) identificando a susceptibilidade das bacias hidrográficas em receber
338 a espécie, considerando os efeitos do clima e dos reservatórios como agentes potencializadores de
339 invasão. Por fim, no terceiro capítulo objetivou-se investigar se haverá mudanças na diversidade
340 alfa (riqueza de espécies) frente aos períodos futuros de mudanças climáticas (2050 e 2080) e
341 prever as principais regiões de refúgio do clima para ocorrência das espécies de copépodes.

342

343 REFERÊNCIAS

344

345 AUSTIN, M. P. Spatial prediction of species distribution: an interface between ecological theory
346 and statistical modelling. **Ecological Modelling**, v.157, p.101-118, 2002.

347

348 BENEDETTI, F.; GUILHAUMON, F.; AYATA, F.; et al. Investigating uncertainties in zooplankton
349 composition shifts under climate change scenarios in the Mediterranean Sea. **Ecography**, v.41,
350 p.345–360, 2018.

351

352 CASSEMIRO, F. A. S.; BAILLY, D.; GRAÇA, W. J.; et al. The invasive potential of tilapias
353 (Osteichthyes, Cichlidae) in the Americas. **Hydrobiologia**, v.817, p. 133-154, 2018.

354

355 DINIZ-FILHO, J. A. F.; BINI, L. M.; RANGEL, T. F; et al. Partitioning and mapping uncertainties
356 in ensembles of forecasts of species turnover under climate change. **Ecography**, v.32, p.897–906,
357 2009.

358

359 DINIZ-FILHO, J. A. F.; NABOUT, J. C.; BINI, L. M.; et al. Ensemble forecasting shifts in
360 climatically suitable areas for *Tropidacris cristata* (Orthoptera: Acridoidea: Romaleidae). **Insect
361 Conservation and Diversity**, v.3, p213–221, 2010.

362

363 ELTON, C. S. Animal ecology. Sidgwick and Jackson, London, 1927.

364

365 GAMA, M.; CRESPO, D.; DOLBETH, M.; et al. Ensemble forecasting of *Corbicula fluminea*
366 worldwide distribution: Projections of the impact of climate change. **Aquatic Conservation
367 Marine Freshwater Ecosystem**, v.27, p. 675-684, 2017.

- 368
369 GRINNELL, J. The niche-relationships of the California thrasher. **Auk**, v. 34, p. 427–433, 1917.
370
- 371 HUTCHINSON, G. E. **Concluding remarks**. Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative
372 Biology
373 22:415–427, 1957.
374
- 375 LEMKE, A. M.; BENKE, A. C. Spatial and temporal patterns of microcrustacean assemblage
376 structure and secondary production in a wetland ecosystem. **Freshwater Biology**, v. 54, p.1406-
377 1426, 2009.
378
- 379 LOPES, T. M.; BAILLY, D.; ALMEIDA, B. A.; et al. Two sides of a coin: Effects of climate
380 change on the native and non-native distribution of *Colossoma macropomum* in South America.
381 **PLoS One**, v. 12, p. e0179684, 2017.
382
- 383 LOURENÇO-DE-MORAES, R.; TOHA, F. L.; SCHWIND, L. T. F.; et al. Climate change will
384 decrease the range size of snake species under negligible protection in the Brazilian Atlantic Forest
385 hotspot. **Scientific Reports**, v. 9, p. 8523, 2019.
386
- 387 MANN, K. H. **Ecology of Coastal Waters: with implications for management**. Malden,
388 Blackwell Science, p.406, 2000.
389
- 390 OLIVEIRA, A. G.; BAILLY, D.; CASSEMIRO, F. S.; et al. Coupling environment and physiology
391 to predict effects of climate change on the taxonomic and functional diversity of fish assemblages in
392 the Murray-Darling Basin, Australia. **PlosOne**, 2019.
393
- 394 PARMESAN, C.; DUARTE, C.; POLOCZANSKA, E.; et al. Overstretching attribution. **Nature**
395 **Climate Change**, v.1, p. 2–4, 2011.
396
- 397 PARREIRA, M. R.; NABOUT, J. C.; TESSAROLO, G.; et al. Disentangling uncertainties from
398 niche modeling in freshwater ecosystems. **Ecological Modelling**, v.391, p.1–8, 2019.
399
- 400 PEREIRA, H. M.; LEADLEY, P. W.; PROENÇA, V.; et al. Scenarios for global biodiversity in the
401 21st century. **Science**, v.330, p.1496–1501, 2010.
- 402 PRIETO-TORRES, D. A.; NORI J.; ROJAS-SOTO, O. Identifying priority conservation areas for
403 birds associated to endangered Neotropical dry forests. **Biological Conservation**, v.228, p.205–
404 214, 2018.

405

406 PETERSON, A. T.; SOBERÓN, J.; PEARSON, R. G.; et al. **Ecological niches and geographic**
407 **distributions (MPB-49)**. Princeton University Press, Princeton, v. 56, 2011.

408

409 PETERSON A.T.; VIEGLAIS D. A. Predicting species invasions using ecological niche modeling:
410 new approaches from bioinformatics attack a pressing problem, **Bioscience**, v.51, p. 363-371, 2001.

411

412 RUARO, R.; CONCEICAO, E.O.; SILVA, J.C.; et al. Climate change will decrease the range of a
413 keystone fish species in La Plata river basin, South America. **Hydrobiologia**, v.836, p.1–19, 2019.

414

415 SOBERÓN, J. Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. **Ecology**
416 **Letters**, v.10, p.1115-1123, 2007.

417

418 SOBERÓN, J.; NAKAMURA, M. Niches and distributional areas: concepts, methods, and
419 assumptions. **Proceedings of the Notional Academy of Sciences USA**, v.106, p.19644-19650,
420 2009.

421

422 SOUSA, P. M.; TRIGO, R. M.; BARRIOPEDRO, D.; et al. Responses of European precipitation
423 distributions and regimes to different blocking locations. **Climate Dynamics**, v.48, p.1141–1160,
424 2017.

425

426 TERRIBILE, L. C.; DINIZ-FILHO, J. A. F. How many studies are necessary to compare niche-
427 based models for geographic distributions? Inductive reasoning may fail at the end. **Brazilian**
428 **Journal of Biology**, v.70, p.263-269, 2010.

429

430 URBINA □ CARDONA, J. N.; FLORES □ VILLELA. Ecological □ Niche Modeling and
431 Prioritization of Conservation □ Area Networks for Mexican Herpetofauna. **Conservation Biology**,
432 v.24, p.1031-1041.

433

434 VASCONCELOS, T. S.; NASCIMENTO, B. T. M.; PRADO, V. H. M. Expected impacts of
435 climate change threaten the anuran diversity in the Brazilian hotspots. **Ecology and Evolution**, v.8,
436 p.7894-7906, 2018.

437

438 THUILLER, W.; LAVOREL, S.; ARAUJO, M.B. Niche properties and geographical extent as
439 predictors of species sensitivity to climate change. **Global Ecology and Biogeography**, v.14,
440 p.347-357, 2005.

441 WIENS J. J.; SUKUMARAN J.; PYRON R. A.; et al. Evolutionary and biogeographic origins of
442 high tropical diversity in Old World frogs (Ranidae). **Evolution**, v.63, p.1217–1231, 2009.

443

444 ZIMMERMANN, N.E.; EDWARDS-JR, T.C.; GRAHAM, C.H.; et al. New trends in species
445 distribution modelling. **Ecography**, v.33, p.985-989, 2010.

446

447

448

449

450

451

452

453

454

455

456

457

458

459

460

461

462

463

464

465

466 **2 ATENÇÃO: MODELOS DE NICHOS ECOLÓGICOS PREDIZEM UM ALTO**
467 **POTENCIAL DE INVASÃO DO ROTÍFERO EXÓTICO *Kellicottia***
468 ***bostoniensis* (Rousselet, 1908)**

469
470

RESUMO

471 A invasão biológica é uma das maiores ameaças à biodiversidade e a previsão da dinâmica
472 espacial das invasões, por meio de modelos de nicho ecológico (ENMs), tem se mostrado uma
473 ferramenta importante para a conservação e o gerenciamento de ecossistemas aquáticos. Investigou-
474 se quais são as principais variáveis climáticas e ambientais responsáveis pela distribuição potencial
475 de *Kellicottia bostoniensis* e áreas ambientalmente adequadas para a ocorrência dessa espécie em
476 regiões não nativas. Foram utilizados diferentes modelos estatísticos de nichos dentro da abordagem
477 de previsão de conjuntos (consenso) para estimar a adequação ambiental e a área de distribuição
478 potencial de *K. bostoniensis* na região não nativa. A precipitação do mês mais seco e a temperatura
479 do mês mais frio foram as variáveis mais importantes para prever a distribuição da espécie. As
480 previsões indicaram que os países Argentina e Brasil (América do Sul), Croácia, França e
481 Alemanha (Europa) apresentaram alto potencial de invasão. Esse estudo revelou, também, que
482 muitas áreas com alto potencial invasivo de *K. bostoniensis* ainda não possuem registros de
483 ocorrência. Isso é importante pois existe uma lacuna no potencial invasivo de espécies planctônicas.
484 Em vista disso, espera-se que os resultados possam contribuir para a adoção de medidas de manejo
485 contra a invasão de *K. bostoniensis* em áreas onde a espécie não foi registrada e para formular
486 estratégias destinadas a contenção da espécie nas regiões onde se encontram presentes.

487 **Palavras-chave:** Invasões biológicas. Macroecologia. Modelos de distribuição de espécies.
488 Espécies invasivas.

489

490

491

492

493 **2 ATTENTION: ECOLOGICAL NICHO MODELS PREDICT A HIGH**
494 **POTENTIAL FOR INVASION OF THE EXOTIC ROTIFER *KELLICOTTIA***
495 ***BOSTONIENSIS* (ROUSSELET, 1908).**
496

497

ABSTRACT

498 Biological invasion is one of the biggest threats to biodiversity and predict the spatial dynamics
499 of invasions, through niche-based models (NBM), has been shown an important tool for
500 conservation and management of aquatic ecosystems. We investigated the main climatic-
501 environmental variables responsible for the potential distribution of *Kellicottia bostoniensis* and
502 environmentally suitable areas for the occurrence of this species in non-native regions. We used
503 different statistical niche models within the ensemble forecast approach to estimate the
504 environmental suitability and the potential distribution area of *K. bostoniensis* in the world.
505 Precipitation of the driest month and temperature of the coldest month were the most important
506 variables to predict the distribution of the species. Our predictions indicated that in the non-native
507 region, countries with high invasive potential like Argentina and Brazil (South America), Croatia,
508 France and Germany. Our study also revealed that many areas with high invasive potential of *K.*
509 *bostoniensis* do not yet have records of occurrence. This is important because there is a gap about
510 the invasive potential of planktonic species. In view of this, it is hoped that the results may
511 contribute to the adoption of management measures against the invasion of *K. bostoniensis* in areas
512 where the species has not been registered and to formulate strategies aimed at containing the species
513 in the regions where they are present.

514 ***Keywords:*** Biological invasions. Macroecology. Species Distribution Models. Invasive species.
515
516
517
518
519
520

521 **2.1 Introdução**

522 Os ecossistemas aquáticos continentais são considerados como as áreas de maior biodiversidade
523 do planeta (Strayer, 2010; Padial et al., 2017; Vitule et al., 2017). Entretanto, ações antrópicas como
524 urbanização, poluição e modificação do fluxo da água, fragmentação de habitats, sobre exploração
525 de recursos e invasões de espécies exóticas, têm alterado as paisagens, hidrologia e qualidade da
526 água, afetando a estrutura e funcionamento dos ecossistemas aquáticos (Perrings et al., 2005;
527 Dudgeon et al., 2006; Lima et al., 2017). Dentre essas ações, as invasões biológicas são
528 consideradas como uma das maiores ameaças para a biodiversidade aquática (Kipp et al., 2010,
529 2010; Little & Altermatt, 2019), uma vez que mais de 50% das extinções recentes das espécies
530 nativas em todo o mundo estão associadas a proliferação das espécies invasoras (Bellard et al.,
531 2016). Isso ocorre pois, além de as espécies introduzidas competirem com as nativas por recursos,
532 elas podem criar um novo espaço de nicho, facilitando o estabelecimento de predadores que antes
533 não estavam estabelecidos naquele local (Sinclair et al., 2015).

534 O processo de invasão biológica geralmente é dividido em três etapas: entrada, estabelecimento e
535 propagação da espécie (Richardson et al., 2011). As invasões de espécies iniciam quando os
536 organismos são transportados de maneira intencional ou acidental (Colautti & McIsaac, 2004;
537 Henderson et al., 2006), dos seus habitats nativos para novos ambientes. Uma variedade de fatores é
538 determinante para o estabelecimento dessas espécies (Havel et al., 2005; Lockwood et al., 2009;
539 Gama et al. 2016, 2017), as quais precisam transpor os filtros ambientais e bióticos impostos pelo
540 novo ambiente. Muitas vezes as espécies não conseguem se estabelecer nas regiões onde foram
541 introduzidas devido a limitação de transpor esses filtros ambientais (Mack et al., 2000). Entretanto,
542 ao se estabelecer (manter populações auto-sustentáveis no novo ambiente) podem atuar como
543 competidoras, predadoras ou parasitas, gerando inúmeros impactos ecológicos sobre a comunidade
544 nativa (Lockwood et al., 2013; Simberloff et al., 2013).

545 A dispersão, chegada e/ou estabelecimento de espécies exóticas de águas continentais é bem
546 documentada em inúmeras regiões do mundo (Bollens et al., 2002; Zhdanova & Dobrynin, 2011;

547 Simões et al., 2009; Mantovano et al., 2018). Entretanto, há poucas informações a respeito das
548 espécies exóticas zooplanctônicas, abordando sua ecologia e as principais consequências sobre as
549 comunidades nativas (Oliveira et al., 2019). Dentre as espécies exóticas zooplanctônicas, destaca-se
550 a de rotíferos, *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908), nativa da América do Norte (Edmondson,
551 1959). O primeiro registro de ocorrência dessa espécie fora de sua área nativa foi em um lago na
552 Suécia documentado por Carlin em 1943, e desde então tem sido encontrada em vários outros países
553 e continentes (Leentvaar, 1961; Eloranta, 1988; Balvay, 1994; Zhdanova & Dobrynin, 2011). Essa
554 espécie possui comportamento oportunista e produz ovos de resistência e uma das explicações para
555 sua ampla disseminação está relacionada a dispersão desses ovos por aves migratórias (Lopes et al.,
556 1997). A descarga de água de lastro das embarcações mercantis em atividades pesqueiras também
557 tem facilitado sua dispersão (Arnemo et al., 1968; Strayer, 2010).

558 Para avaliar os riscos e formular estratégias de manejo para conservação dos ecossistemas é
559 necessário identificar as possíveis regiões suscetíveis a invasão de uma espécie exótica (Bellard et
560 al., 2018). Modelos de nicho ecológico (ENMs) têm sido bem aplicados com essa finalidade (Chen
561 et al., 2007; Gama et al., 2017; Lopes et al., 2017; Sousa et al., 2017; Cassemiro et al., 2018;
562 Mothes et al., 2019). Essa abordagem inclui modelos, com métodos estatísticos e matemáticos
563 distintos, que se baseiam em dados de ocorrência de espécies e climáticos e ambientais para calibrar
564 suas funções, baseando-se na premissa de que a similaridade entre as áreas nativas e não nativas é
565 uma condição fundamental para o estabelecimento de uma espécie exótica (Jiménez-Valverde et al.
566 2011).

567 Diante do aumento progressivo de invasões biológicas, da escassez de informações sobre
568 espécies exóticas zooplanctônicas e dos resultados promissores obtidos pelos ENMs esse estudo
569 objetivou (i) identificar as áreas potenciais ou climaticamente suscetíveis para a ocorrência de *K.*
570 *bostoniensis* não nativa, através de modelos bioclimáticos, (ii) mapear as regiões que podem ser
571 consideradas com alta incidência, e (iii) identificar as principais variáveis climáticas-ambientais
572 responsáveis pela distribuição atual da espécie. Em escalas espaciais macro e micro, há uma lacuna

573 sobre o potencial invasivo de espécies planctônicas. Espera-se que os resultados possam contribuir
574 para que sejam adotadas medidas de gerenciamento contra invasão de *K. bostoniensis* que auxiliem
575 órgãos tomadores de decisão.

576

577 **2.2 Material e métodos**

578 2.2.1 Ocorrência da espécie

579 Os registros de ocorrência de *K. bostoniensis* foram obtidos por meio das bases de dados: Global
580 Biodiversity Information Facility (GBIF -www.gbif.org), Biodiversity Information Serving Our
581 Nation (BISON-www.bison.usgs.gov) e specieslink (sblink.cria.org.br). Devido ao pequeno número
582 de registros nessas bases foram acrescentados dados de ocorrência da espécie fornecidos por
583 amostragens de campo realizadas pelo Núcleo de Pesquisas em Limnologia, Ictiologia e
584 Aquicultura – Nupélia dentro do projeto PELD “A planície de inundação do Alto rio Paraná” e
585 também por uma extensa revisão no Google Scholar ([http://www.google.com/](http://www.google.com)) e na base de
586 dados do *Thompson Institute for Scientific* (ISI; www.isiknowledge.com) através das palavras-
587 chave “*Kellicottia bostoniensis*” or “*K. bostoniensis*”. Foram excluídos registros com informações
588 duvidosas relacionadas a problemas taxonômicos e sem coordenadas geográficas.

589 As ocorrências da espécie foram mapeadas sobre uma malha geográfica regular de 22.722
590 células com resolução 80 Km de longitude por 80 Km de latitude, compreendendo todo território
591 mundial (data WSG84: EPSG 6933 metros). Uma vez que o estudo investigou a distribuição
592 geográfica de uma espécie aquática continental, foram excluídas das análises as células de regiões
593 insulares menores que três células, correspondente a 225 Km². Foi construída uma matriz binária de
594 presença (1) e pseudo-ausência (0) a partir dos dados de ocorrência da espécie na malha geográfica.
595 A pseudo-ausência refere-se as células em que a espécie não foi registrada e não a célula na qual a
596 espécie necessariamente está ausente. Essa matriz foi utilizada juntamente com os dados climáticos
597 ambientais como insumos no processo de modelagem de nicho ecológico.

598

599 2.2.2 Variáveis bioclimáticas

600 Quatro variáveis bioclimáticas, relacionadas ao regime de tolerância ambiental das espécies
601 foram selecionadas, como preditores da distribuição atual global: a média da temperatura máxima
602 do mês mais quente (°C, TMAX), temperatura mínima do mês mais frio (°C, TMIN), precipitação
603 do mês mais chuvoso (mm, PMAX), e precipitação do mês mais seco (mm, PMIN). Esses dados
604 foram obtidos no WorldClim (<http://www.worldclim.org/>), versão 2, com resolução de 5 Arcmin.
605 Essas variáveis foram selecionadas visto que são consideradas como os principais parâmetros
606 climáticos que determinam a distribuição das espécies (Petitpierre et al., 2017). A temperatura, por
607 exemplo, determina a distribuição e sobrevivência das espécies devido aos seus efeitos na fisiologia
608 (Brown et al., 2004). A precipitação está relacionada ao nível da água nos ecossistemas de água
609 doce, visto que influencia as estratégias de sobrevivência da fauna aquática e regula o ciclo de vida
610 dos organismos (Thomaz et al., 2007). Essas variáveis têm sido utilizadas em outros trabalhos que
611 têm como objetivo mapear a distribuição das espécies de acordo com as condições ambientais
612 (Lopes et al., 2017; Cassemiro et al., 2018; Ruaro et al., 2019; Conceição et al., 2019).
613 Adicionalmente foi selecionado o valor médio de elevação do nó de origem do segmento de
614 corrente (m; FRMDN). A elevação (altitude) é importante devido à influência e restrição impostas à
615 distribuição de espécie. Todas as variáveis (bioclimáticas e altitude) foram re-escaladas de acordo
616 com o grid de 80 km de resolução para a construção dos layers climático-ambientais e extraídas do
617 banco de dados geográfico HYDRO1K (<https://lta.cr.usgs.gov/HYDRO1K>).

618

619 2.2.3 Modelos de nicho ecológico

620 Considerando que na natureza a ocorrência de espécies é determinada em amplas escalas
621 espaciais segundo suas respostas a um conjunto de condições ambientais (refletindo o componente
622 Grinnellian do nicho ecológico, sensu Soberón, 2007), foram utilizados seis modelos de nicho
623 ecológico (ENMs), conceitualmente e estatisticamente diferentes, para prever a distribuição área de
624 *K. bostoniensis*. Foram utilizados os ENMs de presença única: Bioclim (BIOC, Busby, 1991), com

625 base na lógica de envelope bioclimático; Distância Euclidiana (EUCDIST - Carpenter et al., 1993) e
626 Distância Gower (GOWD, Gower, 1971), com base na abordagem de distância ambiental, Análise
627 Ecológica de Fatores de Nicho (ENFA, Hirzel et al., 2002), com base em análises multivariadas, e
628 MAXENT (Maximum Entropy, Phillips et al., 2006) e Algoritmo Genético para Produção de
629 Conjunto de Regras (GARP - Stockwell, 1999), com base na técnica de aprendizado de máquina.
630 Os diferentes modelos utilizados fornecem previsões distintas da área de distribuição da espécie
631 gerando estimativas de incerteza sobre qual é o mais adequado para representar a distribuição
632 geográfica da espécie em questão (Diniz-Filho et al., 2009). Uma abordagem de previsão conjunta
633 (consenso), que fornece um consenso entre os diferentes ENMs, foi empregada para contornar essa
634 incerteza e minimizar os erros (Araújo & New, 2007). Através do consenso, os erros que afetam de
635 maneira distinta cada ENM tendem a anular-se mutuamente, resultando em uma solução confiável e
636 moderada (Terribile & Diniz-Filho, 2010; Grenouillet et al., 2011).

637 Para gerar as previsões da distribuição da espécie, para cada ENM 75% dos dados de ocorrência,
638 foram utilizados 75% dos dados para calibração (dados de treinamento) e 25% para avaliação
639 (dados de teste). Este processo foi repetido 100 vezes pela validação cruzada. Para cada ENM as
640 previsões contínuas de adequação foram convertidas em um vetor binário de 1/0 (presença e
641 ausência em cada célula), utilizando o limiar que maximiza os valores de sensibilidade e
642 especificidade na característica operacional do receptor na curva ROC (característica operacional do
643 receptor). A curva ROC é criada plotando a proporção de positivos verdadeiros (equivalente à
644 sensibilidade ou ausência de erro de omissão) e a proporção de falsos positivos (equivalente a 1 -
645 especificidade ou erro de comissão), exibindo assim o quão bem um algoritmo responde a
646 mudanças de limiar (Peterson et al, 2008). Como resultado do protocolo analítico, 600 modelos
647 diferentes (6 ENMs x 100 randomizações) foram calibrados para a espécie. Esse procedimento
648 permitiu gerar uma frequência de projeções no conjunto, que foram ponderadas pelo *True Skill*
649 *Statistics* (TSS - Allouche et al., 2006). O método TSS emprega uma matriz de confusão
650 comparativa sobre o número de previsões corretas, excluindo as resultantes de deduções aleatórias

651 de um conjunto hipotético de previsões perfeitas (Allouche et al., 2006). Nesse sentido, o TSS é
652 definido como Sensibilidade + Especificidade - 1, quando a sensibilidade é a proporção de positivos
653 verdadeiros e a especificidade é a proporção de negativos verdadeiros. Os valores próximos a 1,
654 obtidos pela escala, representam uma previsão ideal e aqueles menores que zero uma previsão que
655 não é melhor que aleatória (Allouche et al., 2006). Baseado nos resultados gerados pelos ENM, foi
656 realizada a análise de componentes principais (PCA) (Legendre & Legendre, 2012) para comparar a
657 adequabilidade climática para a ocorrência de *K. bostoniensis* resutante dos dos diferentes ENM e
658 seu consenso. Essa análise permitiu: i) avaliar como os ENM convergem na estimativa da
659 adequabilidade climática da espécie, e ii) determinar qual modelo reflete a direção principal de
660 variação entre os mapas de adequabilidade (Diniz-Filho et al., 2010), uma informação útil quando
661 múltiplos modelos são empregados (Diniz-Filho et al., 2009; Diniz-Filho et al., 2010).

662 A modelagem do nicho ecológico foi realizada utilizando o software BioEnsembles (Diniz-Filho et
663 al., 2009) e o software SAM 4.0 (Rangel, Diniz-Filho, & Bini, 2010). O Qgis foi utilizado para a
664 construção do mapa.

665

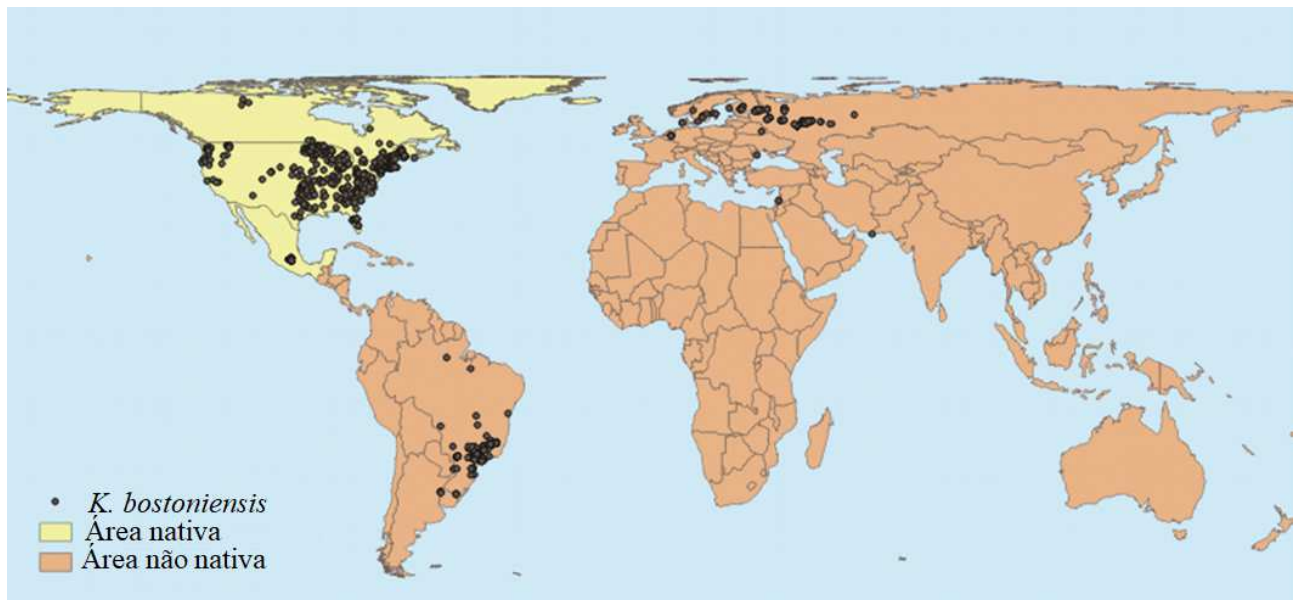
666 2.2.4 Importância relativa das variáveis climáticas e ambientais

667 Estimou-se a importância relativa das variáveis ambientais para o desempenho do modelo
668 removendo individualmente cada variável. Utilizou-se o coeficiente de correlação de Pearson para
669 contrastar a previsão do modelo com o conjunto completo de variáveis e a previsão dos modelos
670 com cada variável removida (Gama et al., 2017). Assim, a importância relativa de uma variável
671 pode ser estimada pela magnitude do impacto nos padrões previstos pelo modelo em que a variável
672 estava ausente. Se a remoção de uma variável não afetar substancialmente a previsão do modelo
673 (alta correlação de Pearson), a variável não será muito importante. Por outro lado, se a remoção de
674 uma variável causar uma mudança drástica nas previsões do modelo (baixo coeficiente de
675 correlação de Pearson), a variável removida será crítica para o modelo (Gama et al., 2017).

676

677 **2.3 Resultados**

678 O levantamento das ocorrências de *K. bostoniensis* nas bases de dados, busca na literatura e
 679 amostragem em campo, em escala global, resultou em 802 células ocupadas. Dentre estas, 545
 680 pertenceram a região nativa (América do Norte) e 257 a não nativa (América do Sul, Europa, África
 681 and Ásia) (Fig. 1).



683 **Fig. 1.** Registros de *K. bostoniensis* utilizados na modelagem de distribuição obtidos no banco de dados: GBIF
 684 (www.gbif.org), specieslink (smlink.cria.org.br), BISON (<https://bison.usgs.gov>), literatura publicada e por meio de
 685 amostragens de campo.

686

687 Os dois primeiros eixos da PCA explicaram uma grande proporção de variação acumulada entre
 688 os mapas de adequação ambiental de *K. bostoniensis* no presente para a região não nativa (82,4%)
 689 (Tabela 1 e Fig. 2).

690

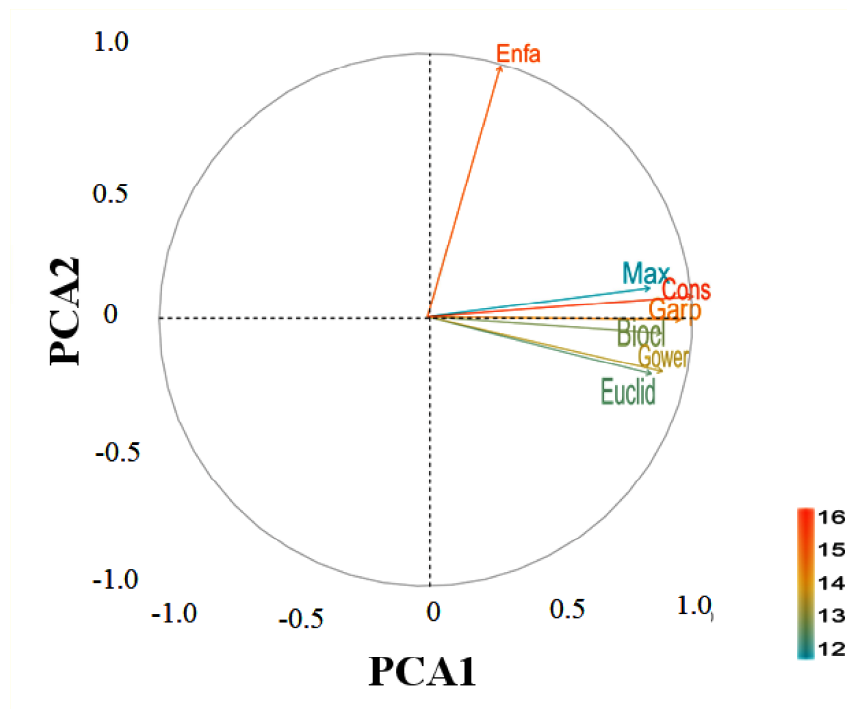
691

692

693 **Tabela 1** Loadings da PCA para os modelos de nicho ecológico e seu consenso diante do tempo atual na região não
 694 nativa. B = Bioclim, ED = Distância Euclidiana, G = Garp, GD = Distância de Gower, M = Maxent; E = Enfa e C =
 695 modelo de consenso. E.E = Explicação do eixo, E.A = Explicação acumulada.

Área não nativa		
	PCA1	PCA2
B	0.858	0.104
ED	0.85	-0.474
G	0.932	0.092
GD	0.932	-0.455
Enfa	0.816	0.72
M	0.771	0.338
C	0.996	0.038
E E (%)	69.9	15.5
E A (%)	82.4	

696

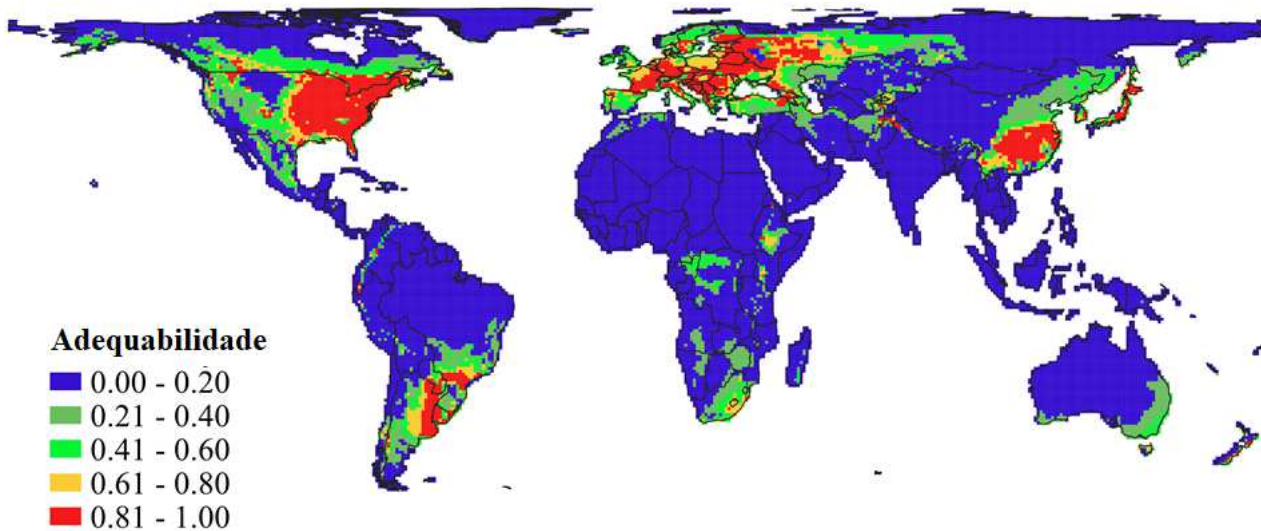


697

698 **Fig. 2** Loadings dos dois primeiros eixos da Análise de Componentes Principais (PCA), representando a adequação de
 699 *K. bostoniensis* na região não nativa. B = Bioclim, ED = Distância Euclidiana, G = Garp, GD = Distância de Gower, M
 700 = Maxent; E = Enfa e C = Modelo de consenso. E.E = Explicação do eixo, E.A = Explicação acumulada.

701 Os dados mostraram que *K. bostoniensis* ocorre em 545 células na região não nativa. Entretanto,
 702 os modelos predizem 3.342 células com elevada adequabilidade climática ambiental (acima de 0.8)

703 para a espécie nessa região, especialmente no Centro-Oeste da Europa (p. ex. Bélgica, Croácia,
 704 França, Alemanha, Sérvia, Eslováquia e Rússia), Sudeste da América do Sul (norte e nordeste da
 705 Argentina e sul do Brasil) e leste da Ásia (Leste da China e Japão) (Fig. 3).



706

707 **Fig 3.** Adequabilidade de *K. bostoniensis* de acordo com o modelo consenso em escala global no tempo atual. Os
 708 valores de adequação de 1 correspondem às condições ambientais ideais e os valores de 0 correspondem às condições
 709 ambientais abaixo do ideal.

710

711 A precipitação do mês mais seco (importância: 31%) e a temperatura do mês mais frio
 712 (importância: 25,9%) foram as variáveis que obtiveram maior contribuição na predição da
 713 distribuição de *K. bostoniensis*. A precipitação do mês mais seco variou de 0 a 412,8 mm, enquanto
 714 que a temperatura do mês mais frio de -51,5 a 23,8°C.

715

716 2.4 Discussão

717 As previsões mostraram que *K. bostoniensis* tem um elevado potencial de invasão na região não
 718 nativa. Os habitats apontados como climaticamente ideais para a ocorrência da espécie tendem a
 719 apresentar temperaturas mais amenas e com menores índices de precipitação. De acordo com os
 720 resultados encontrados foi observado que muitos dos ambientes não nativos (como o Sul da África e
 721 o Leste da Ásia, por exemplo), favoráveis para a ocorrência da espécie, ainda não estão colonizados

722 por esse invasor. A adequação ambiental de *K. bostoniensis* no Centro Oeste da Europa e Sul da
723 América do Sul é elevada, indicando maior probabilidade de invasão nesses continentes.

724 Considerando os resultados obtidos no estudo, *K. bostoniensis* pode ser considerada uma espécie
725 adaptada a temperaturas mais frias. De acordo Bomfim et al. (2016) regiões temperadas e
726 subtropicais são altamente suscetíveis ao estabelecimento de *K. bostoniensis*, visto que mais de 90%
727 dos registros de ocorrências foram encontrados para a região temperada, especialmente para a
728 América do Norte e Europa. Estudos indicam que seu ótimo térmico varia entre 5-20°C podendo
729 atingir elevada abundância nas temperaturas de 15 a 20 ° C (Zhdanova et al., 2016), o que é
730 concordante com os resultados. Organismos zooplancctônicos, como os rotíferos, são suscetíveis às
731 alterações térmicas, pois seus processos biológicos (como ciclo de vida, taxas de filtração e
732 ingestão, por exemplo) são fortemente relacionados a essa variável (Strecker et al., 2004; Preston &
733 Rusak, 2010). Segundo Wojtal-Frankiewicz (2012), a temperatura é uma variável que pode define
734 os intervalos de tolerância, contribui para a sobrevivência das espécies planctônicas, pode
735 influenciar a dinâmica populacional e, conseqüentemente, as interações predador-presa e a
736 eficiência do controle da biomassa de algas nos ecossistemas aquáticos, o que pode desestabilizar as
737 cadeias alimentares dos lagos, dissociando as interações tróficas.

738 A precipitação no mês mais seco foi outra variável ambiental importante para a distribuição de
739 *K. bostoniensis*, possivelmente devido ao incremento da heterogeneidade ambiental, característica
740 do período de secas, que possibilita uma maior quantidade e qualidade de recursos alimentares
741 (Thomaz et al., 2007). Uma reduzida precipitação tende a diminuir o volume nos ecossistemas
742 aquáticos deixando-os mais variáveis do que nos períodos de águas altas e, conseqüentemente,
743 alterando as espécies aquáticas presentes (Dodson, 1992; Simões et al., 2013). A própria relação
744 entre o volume de água e a disponibilidade de recursos também pode ser determinante na
745 distribuição dessas espécies. Em períodos com baixa precipitação, os recursos alimentares ficam
746 mais concentrados na coluna de água (Simões et al., 2012), favorecendo, assim, o estabelecimento
747 da comunidade e a possibilidade de investimento em tamanho corporal. Outra causa que pode

748 justificar a importância da precipitação no mês mais seco é a relação entre o tamanho corporal da
749 presa e o diâmetro da boca do predador (Freitas et al., 2007). Considerando que o zooplâncton
750 aumenta seu tamanho corporal, nos períodos de baixa precipitação, isso lhe possibilita escapar com
751 maior eficiência de invertebrados predadores (como larvas de Chaoboridae; Havens, 1990) ou
752 mesmo de pequenos vertebrados (como peixes planctívoros; Zhdanova & Dobrynin, 2011).

753 Na América do Norte, América do Sul e Europa *K. bostoniensis* tem sido encontrada
754 principalmente em ambientes lênticos, como lagos e reservatórios (Bezerra-Neto et al., 2004; Bini
755 et al., 2008; Albritton & White, 2004; Shurganova et al., 2019). Os organismos zooplânctônicos são
756 conhecidos por “viverem ao sabor das ondas” ou por não possuírem uma natação forte o suficiente
757 para vencer as correntes de água em ambientes lóticos. Por isso, nos ambientes lênticos, esses
758 invertebrados desenvolvem grandes populações (Takahashi et al., 2009). A ocorrência de *K.*
759 *bostoniensis* em reservatórios é comumente observada, uma vez que ambientes represados são
760 facilitadores da invasão biológica, promovendo o estabelecimento e disseminação das espécies
761 exóticas (Muirhead & MacIsaac, 2005). Esse cenário é preocupante, principalmente, devido ao
762 elevado número de reservatórios existentes, sem considerar os 3.700 que estão previstos para ser
763 construídos ou encontram-se em construção (Zarf et al., 2015). Segundo Richter et al. (2010),
764 atualmente existem cerca de 7.000 grandes barragens na Europa, desconsiderando os milhares
765 menores. Na América do Sul, o Brasil é o país com elevada quantidade de reservatórios e também é
766 considerado como um dos maiores construtores mundiais de reservatórios (Oliveira, 2018). Na Ásia
767 há previsão de serem construídos, aproximadamente, 1.361 reservatórios de pequeno e médio porte.

768 As predições de adequabilidade ambiental mostram que muitas áreas da região não nativa, como
769 o Oeste da Europa, Sul da América do Sul e Leste da Ásia, podem ter uma alta probabilidade de
770 estabelecimento, caso haja dispersão de *K. bostoniensis* para esses locais. Esse cenário é
771 preocupante, uma vez que a ocorrência dessa espécie vem sendo relatada na Europa por mais de 70
772 anos (Carlin, 1943). Após seu primeiro registro na Suécia, a espécie tem se disseminado por vários
773 países nesse continente como os países baixos (Leentvaar, 1961), Finlândia (Eloranta, 1988), França

774 (Balvay, 1994), República Tcheca (Devetter & Seda, 2006) e principalmente na Rússia
775 (Shurganova et al., 2019; Zhdanova & Dobrynin, 2011), onde foi registrado o maior número de
776 ocorrência dessa espécie de rotífero (Kraïnev et al., 2018; Zhdanova & Dobrynin, 2011; Zhdanova
777 et al., 2019). Na América do Sul, foram encontrados registros da espécie inicialmente no Brasil
778 (Lopes et al., 1997) e posteriormente pela Argentina (Paggi, 2002). No Brasil, a espécie se
779 disseminou entre ambientes da região Sul (Paraná-PR) e Sudeste (Minas Gerais-MG e São Paulo-
780 SP). No Estado do Paraná, o primeiro registro ocorreu no reservatório de Segredo (Lopes et
781 al., 1997), seguido por ambientes na planície de inundação do Alto rio Paraná (Mantovano et al.,
782 2015; Bomfim et al., 2016; Oliveira et al., 2019); em Minas Gerais, a ocorrência da espécie foi
783 observada em distintos tipos de ambientes, como rios, reservatórios (Landa et al., 2002; Souza,
784 2004; Bezerra-Neto et al., 2004; Valadares, 2007; Peixoto et al., 2010); e em São Paulo, em
785 ambientes na bacia hidrográfica do alto rio Tietê (Lucinda et al. 2004). Os resultados indicaram
786 ainda, que em algumas regiões do globo, como o leste da Ásia, consideradas como climaticamente
787 adequadas, não foram observados registros de *K. bostoniensis*. Esse resultado serve como um alerta
788 para que medidas de contenção da espécie sejam tomadas, pois, ao chegar a essa região da Ásia *K.*
789 *bostoniensis* pode colonizar com sucesso áreas com condições climáticas e ambientais semelhantes
790 à região nativa e tornar-se um invasor potencial.

791 Inúmeros fatores atribuem o sucesso na dispersão desse invertebrado nas regiões não nativas
792 (Lopes et al. 1997; Padilla & Williams, 2004; Strayer, 2010). Uma provável explicação pode estar
793 associada à co-introdução da espécie, concomitantemente a de peixes exóticos de grande interesse
794 comercial, como tilápia (*Oreochromis*) (Peixoto et al., 2010). As conexões fluviais entre os
795 reservatórios também apresentam papel importante nesse processo, pois servem como *stepping-*
796 *stones* para as espécies exóticas planctônicas (Magnuson et al., 1990; Amoros & Bornette, 2002;
797 Havel et al., 2005; Mantovano et al., 2018). A dispersão através de água de lastro e/ou vetores de
798 incrustações no casco de embarcações, devido à intensa atividade de transporte tem sido reportada
799 nos últimos tempos como uma potencial causa do espalhamento de espécies exóticas (Drake &

800 Lodge 2007; Bailey, 2015; Ruiz et al., 2015). Adicionalmente, a espécie tem a capacidade de
801 produzir estruturas de encistamento (diapausa) que contribuem para a distribuição espacial e
802 ocorrência ao longo do tempo nos ecossistemas aquáticos (Paggi, 2002), visto que essas estruturas
803 possuem uma alta viabilidade e capacidade de dispersão por meio de vetores (bióticos e abióticos).

804 Apesar de os impactos de *K. bostoniensis* sobre as comunidades nativas dos ecossistemas
805 aquáticos permanecerem pouco conhecidos (Paggi, 2002; Bayanov, 2014), prever quais regiões têm
806 maiores probabilidades de introdução da espécie é fundamental para o desenvolvimento de
807 estratégias eficazes de manejo designadas a controlar ou erradicar espécies exóticas. Essas
808 estratégias são importantes, pois uma vez que a espécie estabelecida é difícil controlar sua
809 erradicação e, em muitos casos, chega a ser impossível (Lockwood et al., 2007; Locke & Hanson,
810 2009). Entretanto, se as introduções não forem evitadas, métodos de contenção são indicados para
811 interromper ou retardar sua dispersão nos sistemas fluviais (Chen et al., 2007). Dentre esses,
812 destacam-se: o tratamento químico, que envolve a dosagem de substâncias tóxicas ou compostos
813 letais que prejudicam o estabelecimento (Sousa et al., 2014), filtragem de água bruta e tratamento
814 com luz UV (Sousa et al., 2014) e as tecnologias emergentes envolvendo os sofisticados fatores
815 genéticos CRISPR-Cas9 que têm potencial para suprimir populações de espécies exóticas em macro
816 escalas (Kopf et al., 2017; Harvey-Samuel et al., 2017).

817 De acordo com a distribuição de *K. bostonienses*, predita para o globo, esse trabalho mostrou que
818 a espécie possui um alto potencial invasor e elevadas chances de se estabelecer, especialmente na
819 porção sul da América do Sul, Centro Oeste da Europa e Leste da Ásia. Baseando-se nos inúmeros
820 prejuízos econômicos e ecológicos que os estabelecimentos de espécies exóticas causam aos
821 ecossistemas esse estudo sugere que sejam realizadas mais pesquisas com ênfase na biologia e nos
822 possíveis impactos que *K. bostoniensis*, ainda desconhecidos, possam causar nos ambientes nos
823 quais a espécie já é considerada como invasora.

824

825

826

827 **REFERÊNCIAS**

828

829 Albritton, C. J & D. S. White, 2004. Hatching of rotifer eggs from reservoir sediment. Southeastern
830 Naturalist 3: 359-370.

831 Allouche, O., A. Tsoar & R. Kadmon, 2006. Assessing the accuracy of species distribution models:
832 prevalence, kappa and the true skill statistic (TSS). Journal of Applied Ecology 43: 1223–1232.

833 Amoros, C. & G. Bornette, 2002. Connectivity and biocomplexity in waterbodies of riverine
834 floodplains. Freshwater Biology 47: 761-776.

835 Araújo, M. B & New M. Ensemble forecasting of species distributions. Trends in Ecology and
836 Evolution 22:42–47.

837 Arnemo, R., B. Berzins, B. Grönberg, I. Mellgren & B. Gronberg, 1968. The Dispersal in Swedish
838 Waters of *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet) (Rotatoria). Oikos 19: 351-358.

839 Bailey, S. A., 2015. An overview of thirty years of research on ballast water as a vector for aquatic
840 invasive species to freshwater and marine environments. Aquatic Ecosystem Health & Management
841 18: 1–3.

842 Balvay, G., 1994. First record of the rotifer *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) in France.
843 Journal of Plankton Research 16:1071–1074.

844 Bayanov, N. G., 2014. Occurrence and abundance level of *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet,
845 1908) in lakes of the Nizhniy Novgorod region. Russian Journal of Biological Invasions 5: 111-114.

846 Bellard, C., P. Cassey & T. M. Blackburn, 2016. Alien species as a driver of recent extinctions.
847 Biology Letters 12: 20150623.

848 Bellard, C., J. M. Jeschke, B. Leroy & G. M. Mace, 2018. Insights from modeling studies on how
849 climate change affects invasive alien species geography. Ecology and Evolution 8: 5688–5700.

850 Bezerra-Neto, J. F., L. A. Aguila, G. G. Landa & R. M. Pinto-Coelho, 2004. The exotic rotifers
851 *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) (Rotifera: Brachionidae) in the zooplankton community in
852 the tropical reservoir. Lundiana 5: 151-153.

853 Bini, L. M., L. C. F. Silva, L. F. M. Velho, C. C. Bonecker & F. A. Lansac-Tôha, 2008.
854 Zooplankton assemblage concordance patterns in Brazilian reservoirs. Hydrobiologia 598: 247–
855 255.

856 Bollens, S. M., J. R. Cordell, S. Avent & R. Hooff, 2002. Zooplankton invasions: a brief reviews,
857 plus two case studies from the northeast Pacific Ocean. Hydrobiologia 480: 87-100.

858 Bomfim F. F., T. Mantovano, L. T. F. Schwind, F. Palazzo, C. C. Bonecker & F. A. Lansac-Tôha,
859 2016. Geographical spread of the invasive species *Kellicottia longispina* (Kellicott, 1879) and *K.*
860 *bostoniensis* (Rousselet, 1908): A scientometric approach. Acta Scientiarum. Biological Sciences
861 38: 29-36.

- 862 Busby, J., 1991. BIOCLIM-a bioclimate analysis and prediction system. *Plant Protection Quarterly*
863 61: 8-9.
- 864 Carlin, B., 1943. Die Planktonrotatorien des Motalaström zur Taxonomie und Ökologie der
865 Planktonrotatorien. *Meddelanden Lunds Universitets Limnologiska Institution* 5: 1-256.
- 866 Carpenter, G., A. N. Gillison & J. Winter, 1993. Domain: a flexible modeling procedure for
867 mapping potential distributions of plants and animals. *Biodiversity Conservation* 2: 667-680.
- 868 Cassemiro, F. A. S., D. Bailly, W. J. Graça & A. A. Agostinho, 2018. The invasive potential of
869 tilapias (Osteichthyes, Cichlidae) in the Americas. *Hydrobiologia* 817: 133–154.
- 870 Chen, P., E. O. Wiley & K. M. Mcnyset, 2007. Ecological niche modeling as a predictive tool:
871 silver and bighead carps in North America. *Biological Invasions* 9: 43-51.
- 872 Colautti, R. I. & H. J. MacIsaac, 2004. A neutral terminology to define 'invasive' species. *Diversity*
873 *and Distributions* 10:135-141.
- 874 Conceição, E. O., T. Mantovano, R. De Campos, T. F. Rangel, K. Martens, D. Bailly & J. Higuti,
875 2019. Mapping the observed and modelled intracontinental distribution of non-marine ostracods
876 from South America. *Hydrobiologia* 1-25.
- 877 Devetter, M. & J. Seda, 2006. Regulation of rotifer community by predation of *Cyclops vicinus*
878 (Copepoda) in the Římov Reservoir in spring. *International Review of Hydrobiology* 91: 101-112.
- 879 Diniz-Filho, J. A. F., J. C. Nabout, L. M. Bini, R. D. Loyola, T. F. Rangel, D. Nogue's-Bravo & M.
880 B. Araújo, 2010. Ensemble forecasting shifts in climatically suitable areas for *Tropidacris cristata*
881 (Orthoptera: Acridoidea: Romaleidae). *Insect Conservation and Diversity* 3: 213–221.
- 882 Diniz-Filho, J. A. F., L. M. Bini, T. F. Rangel, R. D. Loyola, C. Hof, D. Nogue's-Bravo & M. B.
883 Araujo, 2009. Partitioning and mapping uncertainties in ensembles of forecasts of species turnover
884 under climate change. *Ecography*, 32: 897–906.
- 885 Dodson, S., 1992. Predicting crustacean zooplankton species richness. *Limnology and*
886 *Oceanography* 37: 848–856.
- 887 Drake, J. M. & D. M. Lodge, 2004. Global hot spots of biological invasions: evaluating options for
888 ballast-water management. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Science* 271: 575-580.
- 889 Dudgeon, D., A. H. Arthington, M. O. Gessner, Z. Kawabata, D. J. Knowler, C. Le've'que, R. J.
890 Naiman, A. Prieur-Richard, D. Soto, M. L. J. Stiassny & C. A. Sullivan, 2006. Freshwater
891 biodiversity: Importance, threats, status and conservation challenges. *Biological Reviews* 81: 163-
892 182.
- 893 Edmondson, W. T., 1959. Rotifera. *Freshwater Biology* 2: 420-494.
- 894 Eloranta, P., 1988. *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet), a planktonic rotifer species new to Finland.
895 *Annales Zoologici Fennici* 25:249–252.

- 896 Freitas, G. T. P., M. C. Crispim & M. I. M. Hernández, 2007. Changes in life history parameters of
897 cladocerans *Ceriodaphnia cornuta* (Sars, 1886) in the presence of *Chaoborus* larvae. *Acta*
898 *Limnologica Brasiliensia* 19: 295-303.
- 899 Gama, M., D. Crespo, M. Dolbeth & P. M. Anastácio, 2016. Predicting global habitat suitability for
900 *Corbicula fluminea* using species distribution models: The importance of different environmental
901 datasets. *Ecological Modelling* 319, 163–169.
- 902 Gama, M., D. Crespo, M. Dolbeth & P. M. Anastácio, 2017. Ensemble forecasting of *Corbicula*
903 *fluminea* worldwide distribution: Projections of the impact of climate change. *Aquatic*
904 *Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*: 27: 675–684.
- 905 Gower, J. C., 1971. A general coefficient of similarity and some of its properties. *Biometrics* 27:
906 857–871.
- 907 Grenouillet, G., L. Buisson, N. Casajus & S. Lek, 2011. Ensemble modelling of species
908 distribution: the effects of geographical and environmental ranges. *Ecography* 34: 9–17.
- 909 Harvey-Samuel, T., Ant, T. and Alphey, L, 2017. Towards the genetic control of invasive species'.
910 *Biological Invasions* 19: 1683–1703.
- 911 Havel, J. E., C. E. Lee & Z. M. J. Vander, 2005. Do reservoirs facilitate invasions into landscapes?
912 *BioScience* 55: 518-525.
- 913 Havens, K. E., 1990. *Chaoborus* predation and zooplankton community structure in a rotifer-
914 dominated lake. *Hydrobiologia* 198: 215-226.
- 915 Henderson, L., J.M. Goodall & H. Klein, 2006. *Pompom* weed - an invader of grasslands that
916 threatens conservation and agriculture in South Africa. Agricultural Research Council-Plant
917 Research Institute, pamphlet.
- 918 Hirzel, A. H., J. Hausser, D. Chessel & N. Perrin, 2002. Ecological-niche factor analysis: how to
919 compute habitat suitability maps without absence data? *Ecology* 83: 2027–2036.
- 920 Jiménez-Valverde, A., A. T. Peterson, J. Soberón, J. M. Overton, P. Aragón & J. M. Lobo, 2011.
921 Use of niche models in invasive species risk assessments. *Biological Invasions* 13: 2785-2797.
- 922 Kopf, R. K., D. G. Nimmod, P. Humphries, L. J. Baumgartner, M. B. Bode, N. R. Bond, A. E.
923 Byrom, L. C. Cucherousset, R. P. Keller, A. J. King, H. M. McGinness, P. B. Moyle & J. D. Olden,
924 2017. Confronting the risks of large-scale invasive species control. *Nature Ecology & Evolution* 1:
925 172-175.
- 926 Krainev, E. Y., E. M. Tselishcheva & V. I. Lazareva, 2018. American rotifer *Kellicottia*
927 *bostoniensis* (Rousselet, 1908) (Rotifera: Brachionidae) in the Kama Reservoir (Kama River,
928 Russia). *Inland Water Biology* 11: 42-45.
- 929 Landa, G. G., L. R. Aguila & R. M. Pinto-Coelho, 2002. Spatial and temporal distribution of
930 *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) (Rotifera) in a large tropical reservoir (Furnas Reservoir),
931 state of Minas Gerais, Brazil. *Acta Scientiarum* 24: 313-319.

- 932 Leentvaar, P., 1961. Quelques rotateurs rares observés en Hollande. *Hydrobiologia* 18: 245–251.
- 933 Legendre, P. & L. Legendre, 2012. Numerical ecology. Elsevier Science BV, Amsterdam.
- 934 Lima, S. M. Q., T. P. A. Ramos, M. J. Silva & R. S. Rosa, 2017. Diversity, distribution and
935 conservation of the Caatinga fishes: Advances and challenges. In Silva, J. M. C., I. R. Leal & M.
936 Tabarelli (eds.), Caatinga. Basel, Switzerland: Springer International Publishing.
- 937 Little, C. J., E. A. Fronhofer & F. Altermatt, 2018. Nonlinear effects of intraspecific competition
938 alter landscape-wide upscaling of ecosystem function. *BioRxiv* 470591.
- 939 Locke, A., & Hanson, J. M. (2009). Rapid response to nonindigenous species. 3. A proposed
940 framework. *Aquatic Invasions* 4: 259-273.
- 941 Lockwood, J. L., M. F. Hoopes & M. P. Marchetti, 2007. Invasion ecology. Blackwell Publishing,
942 Oxford.
- 943 Lockwood, J. L., M. F. Hoopes & M. P. Marchetti, 2013. Invasion Ecology. Blackwell Publishing,
944 Oxford.
- 945 Lockwood, J. L., P. Cassey & T. Blackburn, 2009. The more you introduce the more you get: the
946 role of colonization pressure and propagule pressure in invasion ecology. *Diversity and*
947 *Distributions* 15: 904-910.
- 948 Lopes, R. M., F. A. Lansac-Tôha, R. Vale & M. Serafim Jr, 1997. Comunidade zooplanctônica do
949 reservatório de segredo. In Agostinho, A. A. & L. C. Gomes (eds), Reservatório de Segredo: Bases
950 ecológicas para o manejo. Eduem, Maringá 39–54.
- 951 Lopes, T. M., D. Bailly, B. A. Almeida, N. C. L. Santos, B. C. G. Gimenez, G. O. Landgraf, P. C.
952 L. Sales, M. S. Lima-Ribeiro, F. A. S. Casseiro, T. F. Rangel, J. A. F. Diniz-Filho, A. A.
953 Agostinho & L. C. Gomes, 2017. Two sides of a coin: Effects of climate change on the native and
954 non-native distribution of *Colossoma macropomum* in South America. *Plos One* 12: e0179684.
- 955 Lucinda, I., I. H. Moreno, M. G. G. Melão & T. Matsumura-Tundisi, 2004. Rotifers in freshwater
956 habitats in the upper Tietê River Basin, São Paulo State, Brazil. *Acta Limnologica Brasiliensia* 16:
957 203-224.
- 958 Mack, R. N., D. Simberloff, W. Mark Lonsdale, H. Evans, M. Clout & F. A. Bazzaz, 2000. Biotic
959 invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological Applications* 10:
960 689-710.
- 961 Magnuson, J. J., B. J. Benson & T. K. Kratz, 1990. Temporal coherence in the limnology of a suite
962 of lakes in Wisconsin, U.S.A. *Freshwater Biology* 23: 145–159.
- 963 Mantovano, T., R. L. Arrieira, L. T. F. Schwind, C. C. Bonecker & F. A. Lansac-Tôha, 2015
964 Rotifer community structure along a stretch under the influence of dams in the Upper Paraná River
965 floodplain. *Acta Scientiarum. Biological Sciences* 37: 281-289.

- 966 Mantovano, T., L. T. F. Schwind, L. S. M. Braghin, R. L. Arrieira, V. G. Tiburcio, K. C.
967 Nascimento, C. C. Bonecker & F. A. Lansac-Toha, 2018. An analysis of publications on *Daphnia*
968 *lumholtzi* in freshwater ecosystems. *Limnetica* 37: 199–208.
- 969 Mothes, C. C., J. T. Stroud, S. L. Clements & C. A. Searcy, 2019. Evaluating ecological niche
970 model accuracy in predicting biotic invasions using South Florida's exotic lizard community.
971 *Journal of Biogeography* 46: 432-441.
- 972 Muirhead, J. R., & H. J. MacIsaac, 2005. Development of inland lakes as hubs in an invasion
973 network. *Journal of Applied Ecology* 42: 80-90.
- 974 Oliveira, F. R., F. M. Lansac-Tôha, B. R. Meira, B. T. Segovia, C. Cochak & L. F. M. Velho, 2019.
975 Effects of the exotic rotifer *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) on the microbial food web
976 components. *Aquatic Ecology*, 53: 581-594.
- 977 Oliveira, N. C. C. D., 2018. A grande aceleração e a construção de barragens hidrelétricas no Brasil.
978 *Varia Historia* 34: 315-346.
- 979 Padial, A. A., A. A. Agostinho, V. M. Azevedo-Santos, F. A. Frehse, D.P. Lima-Junior, A. L.
980 Magalhães, R. P. Mormul, F. M. Pelicice, L. A. V. Bezerra, M. L. Orsi, M. Petrere-Junior & J. R. S.
981 Vitule, 2017. The “Tilapia Law” encouraging non-native fish threatens Amazonian River basins.
982 *Biodiversity and Conservation* 26: 243-246.
- 983 Padilla, D.K. & S. L. Williams, 2004. Beyond ballast water: aquarium and ornamental trades as
984 sources of invasive species in aquatic ecosystems *Frontiers in Ecology and the Environment* 2: 131-
985 138.
- 986 Paggi, S. J., 2002. New data on the distribution of *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908)
987 (Rotifera: Monogononta: Brachionidae): its presence in Argentina. *Zoologischer Anzeiger* 241:
988 363-368.
- 989 Peixoto, R. S., L. P. M. Brandão, C. D. F. Valadares & P. M. M. Barbosa, 2010. Occurrence of
990 *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) and *Mesocyclops ogunnus* (Onabamiro, 1957) in lakes of
991 the Middle River Doce, MG, Brazil. *Acta Limnologica Brasiliensia* 22:356–360.
- 992 Perrings, C., K. Dehnen-Schmutz, J. Touza & M. Williamson, 2005. How to manage biological
993 invasions under globalization. *Trends in Ecology and Evolution* 20: 212–215.
- 994 Peterson, T. C., W. M. Connolley & J. Fleck, 2008. The myth of the 1970s global cooling scientific
995 consensus. *Bulletin of the American Meteorological Society* 89: 1325–1337.
- 996 Petitpierre, B., O. Broennimann, C. Kueffer, C. Daehler & A. Guisan, 2017. Selecting predictors to
997 maximize the transferability of species distribution models: Lessons from cross-continental plant
998 invasions. *Global Ecology and Biogeography* 26: 275-287.
- 999 Phillips, S. J., R. P. Anderson & R. E. Schapire, 2006. Maximum entropy modeling of species
1000 geographic distributions. *Ecological modelling* 190: 231-259.

- 1001 Preston, N. D., & J. A. Rusak, 2010. Homage to Hutchinson: does inter-annual climate variability
1002 affect zooplankton density and diversity? *Hydrobiologia* 653: 165–177.
- 1003 Richardson, D. M., P. Pyšek & J. T. Carlton, 2011. A compendium of essential concepts and
1004 terminology in invasion ecology. In Richardson, D. M., (eds), *Fifty years of invasion ecology: the*
1005 *legacy of Charles Elton*. Wiley-Blackwell, Oxford, UK 409-420.
- 1006 Richter, B. D., S. Postel, C. Revenga, T. Scudder, B. Lehner, A. Churchill & M. Chow, 2010. Lost
1007 in development's shadow: The downstream human consequences of dams. *Water Alternatives* 3:
1008 14-42.
- 1009 Ruaro, R., E. O. Conceição, J. C. Silva, E. G. Cafofo, M. A. Angulo-Valencia, T. Mantovano, A.
1010 Pineda, A. C. M. De Paula, B. F. Zanco, E. M. Capparros, G. A. Moresco, I. J. Oliveira, J. L.
1011 Antiqueira, J. Ernandes-Silva, J. V. F. Silva, J. R. P. Adelino, J. A. Santos, M. J. Ganassin, M. S.
1012 Iquematsu, G. O. Landgraf, P. Lemes, F. A. S. Casseiro, V. F. Batista-Silva, J. A. F. Diniz-Filho,
1013 T. F. Rangel, A. A. Agostinho & D. Baily, 2019. Climate change will decrease the range of a
1014 keystone fish species in La Plata River Basin, South America. *Hydrobiologia* 836: 1-19.
- 1015 Ruiz, G. M., P. W. Fofonoff, B. P. Steves & J. T. Carlton, 2015. Invasion history and vector
1016 dynamics in coastal marine ecosystems: a North American perspective. *Aquatic Ecosystem Health*
1017 *Management* 18: 299-311.
- 1018 Shurganova, G. V., V. S. Zhikharev, D. E. Gavrilko, T. V. Zolotareva & D. S. Ruchkin, 2019. New
1019 Information on the Findings of Alien Rotifer *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) (Rotifera:
1020 Monogononta: Brachionidae) in Nizhny Novgorod Oblast. *Russian Journal of Biological Invasions*
1021 10: 282–288.
- 1022 Simberloff, D., J. L. Martin, P. Genovesi, V. Maris, D. A. Wardle, J. Aronson, F. Courchamp, B.
1023 Galil, E. Garcia-Berthou, M. Pascal, P. Pysek, P. R. Sousa, E. Tabacchi & M. Vilà, 2013. Impacts
1024 of biological invasions - what's what and the way forward. *Trends in Ecology and Evolution* 28:
1025 58-66.
- 1026 Simões, N. R., B. A. Robertson, F. A. Lansac-Tôha, E. M. Takahashi, C. C. Bonecker, L. F. M.
1027 Velho & C. Y. Joko, 2009. Exotic species of zooplankton in the Upper Paraná River floodplain,
1028 *Daphnia lumholtzi* Sars, 1885 (Crustacea: Branchiopoda). *Brazilian Journal of Biology* 69: 551-
1029 558.
- 1030 Simões, N. R., F. A. Lansac-Tôha, L. F. M. Velho & C. C. Bonecker, 2012. Intra and inter-annual
1031 structure of zooplankton communities in floodplain lakes: a long-term ecological research study.
1032 *Revista de Biologia Tropical* 60: 1819-1836.

- 1033 Simões, N. R., M. A. M. Colares, F. A. Lansac-Tôha & C. C. Bonecker, 2013. Zooplankton species
1034 richness-productivity relationship: Confronting monotonic positive and hump-shaped models from
1035 a local perspective. *Austral Ecology* 38: 952-958.
- 1036 Sinclair, R. R., M. Sliter, C. D. Mohr, L. E. Sears, M. N. Deese, R. R. Wright, D. Cadiz & L.
1037 Jacobs, 2015. Bad versus good, what matters more on the treatment floor? Relationships of positive
1038 and negative events with nurses' burnout and engagement. *Research in Nursing & Health* 38: 475-
1039 491.
- 1040 Soberón, J., 2007. Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecology*
1041 *Letters* 10: 1115-1123.
- 1042 Sousa, F. D. R., A. V. Palaoro, L. M. A. Elmoor-Loureiro & A. A. Kotovo, 2017. Predicting the
1043 invasive potential of the cladoceran *Daphnia lumholtzi* Sars, 1885 (Crustacea: Cladocera:
1044 Daphniidae) in the Neotropics: are generalists threatened and relicts protected by their life-history
1045 traits? *Journal of Limnology* 76: 272-280.
- 1046 Sousa, T., A. Novais, R. Costa, & D. L. Strayer, 2014. Invasive bivalves in fresh waters: impacts
1047 from individuals to ecosystems and possible control strategies. *Hydrobiologia* 735: 233–251.
- 1048 Souza, M. B. G., 2004. Qualidade das águas e a comunidade do zooplâncton: bacia do rio Araguari.
1049 Belo Horizonte: Escola de Engenharia, Universidade Federal de Minas Gerais.
- 1050 Stockwell, D., 1999. The GARP modelling system: problems and solutions to automated spatial
1051 prediction. *International Journal of Geographical Information Science* 13: 143-158.
- 1052 Strayer, D. L., 2010. Alien species in fresh waters: ecological effects, interactions with other
1053 stressors, and prospects for the future. *Freshwater Biology* 55: 152–174.
- 1054 Strecker, A. L., T. P. Cobb & R. D. Vinebrooke, 2004: Effects of experimental greenhouse warming
1055 on phytoplankton and zooplankton communities in fishless alpine ponds. *Limnology and*
1056 *Oceanography* 49: 1182–1190.
- 1057 Takahashi, E. M., F. A. Lansac-Tôha, J. D. Dias, C. C. Bonecker & L. F. M. Velho, 2009. Spatial
1058 variations in the zooplankton community from the Corumbá Reservoir, Goiás State, in distinct
1059 hydrological periods. *Acta Scientiarum. Biological Sciences* 31: 227-234.
- 1060 Terribile, L. C., & J. A. F. Diniz-Filho, 2010. How many studies are necessary to compare niche-
1061 based models for geographic distributions? Inductive reasoning may fail at the end. *Brazilian*
1062 *Journal of Biology* 70: 263-269.
- 1063 Thomaz, S. M., L. M. Bini & R. L. Bozelli, 2007. Floods increase similarity among aquatic habitats
1064 in river-floodplain systems. *Hydrobiologia* 579: 1-13.

- 1065 Valadares, C. F., 2007. Alterações nas características limnológicas e na comunidade zooplanctônica
1066 do rio Araguari (MG) em função das obras hidráulicas de Capim Branco I. Universidade Federal de
1067 Minas Gerais - UFMG. [Dissertação de mestrado].
- 1068 Vezhnavets, S. M., & A. E. Dobrynin, 2011. *Kellicotia bostoniensis* (Rousselet, 1908) (Rotifera:
1069 Brachionidae) in Waterbodies of European Russia. *Inland Water Biology* 4: 39-46. Vitule, J. R. S.,
1070 A. A. Agostinho, V. M. Azevedo-Santos, V. S. Daga, W. R. T. Darwall, D. B. Fitzgerald; F. A.
1071 Frehse, D. J. Hoeninghaus, D. P. Lima-Junior, P. Dilermando, A. L. B. Magalhães, M. L. Orsi, A. A.
1072 Padial, F. M. Pelicice, M. Petrere, P. S. Pompeu & K. O. Winemiller, 2017. We need better
1073 understanding about functional diversity and vulnerability of tropical freshwater fishes. *Biodiversity*
1074 *and Conservation* 26: 757-762.
- 1075 Wojtal-Frankiewicz, A., 2012. The effects of global warming on *Daphnia* spp. population
1076 dynamics: A review. *Aquatic Ecology* 46:37–53.
- 1077 Zarfl, C., A. E. Lumsdon, J. Berlekamp, L. Tydecks & K. Tockner, 2015. A global boom in
1078 hydropower dam construction. *Aquatic Sciences* 77: 161-170.
- 1079 Zhdanova, S. M., & A. E. Dobrynin, 2011. *Kellicotia bostoniensis* (Rousselet, 1908) (Rotifera:
1080 Brachionidae) in Waterbodies of European Russia. *Inland Water Biology* 4: 39-46.
- 1081 Zhdanova, S. M., V. I. Lazareva, N. G. Bayanov, E. V. Lobunicheva, N. V. Rodionova, G. V.
1082 Shurganova, D. V. Kulakov & M. Y. Il'in, 2016. Distribution and ways of dispersion of american
1083 rotifer *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) (Rotifera: Brachionidae) in waterbodies of
1084 European Russia. *Russian Journal of Biological Invasions* 7: 308-320.
- 1085 Zhdanova, S. M., V. I. Lazareva, N. G. Bayanov, E. V. Lobunicheva, N. V. Rodionova, G. V.
1086 Shurganova, T. V. Zolotareva & M. Y. Il'in, 2019. Morphological Variability of *Kellicottia*
1087 *bostoniensis* (Rousselet, 1908) (Rotifera: Brachionidae) in Waterbodies of European Russia. *Inland*
1088 *Water Biology* 12: 140-149.
- 1089
- 1090

1091 **3 MUDANÇAS CLIMÁTICAS E RESERVATÓRIOS AUMENTAM A**
1092 **SUSCETIBILIDADE DE BACIAS HIDROGRÁFICAS À INVASÃO DE UM**
1093 **CLADÓCERO DE ÁGUA DOCE (*Daphnia lumholtzi*)**

1094

1095

RESUMO

1096 Mudanças climáticas e invasões de espécies são processos que apresentam sérias ameaças à
1097 biodiversidade. *Daphnia lumholtzi* Sars, 1885, uma espécie de cladóceros nativa da África, Ásia e
1098 Oceania, invadiu com sucesso grandes porções da América do Norte e do Sul e há evidências de
1099 que o aumento da temperatura e a presença de reservatórios facilitaram esse processo. Nesse
1100 contexto, esse estudo avaliou os efeitos das mudanças climáticas no potencial invasivo de *D.*
1101 *lumholtzi*, identificando a suscetibilidade de bacias hidrográficas não nativas em todo o mundo à
1102 invasão dessa espécie. Utilizando modelagem ecológica de nicho, previram-se áreas de distribuição
1103 potencial de *D. lumholtzi* em continentes não nativos nos dias atuais, 2050 e 2080, considerando
1104 cenários pessimistas e moderados de emissão de gases de efeito estufa. Foram utilizados diferentes
1105 modelos estatísticos de nichos ecológicos dentro da abordagem de previsão consenso para estimar a
1106 adequação ambiental e a área de distribuição de *D. lumholtzi* nas bacias hidrográficas. Foi
1107 desenvolvido um índice, que levou em consideração a adequabilidade climática e ambiental de *D.*
1108 *lumholtzi* e os reservatórios, para avaliar a suscetibilidade das bacias à sua invasão. Os resultados
1109 mostraram que as mudanças climáticas futuras terão uma forte influência no potencial invasivo de
1110 *D. lumholtzi*, expandindo a sua distribuição no leste da América do Norte e impulsionando a
1111 invasão na Europa, especialmente no final do século. Os resultados aqui gerados serão úteis para o
1112 monitoramento e ações preventivas contra a disseminação dessa espécie, principalmente nos
1113 domínios das bacias hidrográficas altamente suscetíveis à invasão.

1114 **Palavras-chave:** modelagem de distribuição, espécies invasoras, espécies exóticas, invertebrados,
1115 mudança de nicho

1116

1117

1118 **3 CLIMATE CHANGE AND RESERVATORIES INCREASE**
1119 **SUSCETIBILITY OF RIVER BASINS TO INVASION OF A FRESHWATER**
1120 **ZOOPLANKTON (*Daphnia lumholtzi*)**

1121

1122

ABSTRACT

1123 Climate change and species invasions are processes that can lead to serious threats to biodiversity.

1124 *Daphnia lumholtzi* Sars, 1885, a cladoceran species native to Africa, Asia, and Oceania, has

1125 successfully invaded large sections of North and South America and there is evidence that the

1126 increase in temperature and the presence of reservoirs has facilitated this process. In this context,

1127 our study evaluated the effects of climate change on the invasive potential of *D. lumholtzi*,

1128 identifying the susceptibility of non-native river basins around the world to the invasion of this

1129 species. Using ecological niche modelling, we predicted potential distribution areas of *D. lumholtzi*

1130 in non-native continents at the current time, 2050 and 2080, considering pessimistic and moderate

1131 scenarios of greenhouse gases emission. We used different statistical niche models within the

1132 ensemble forecast approach to estimate the environmental suitability and the distribution area of *D.*

1133 *lumholtzi* in river basins. Furthermore, we developed an susceptibility index, which took into

1134 account the *D. lumholtzi* suitability and the reservoirs, to evaluate the basins susceptibility to its

1135 invasion. The results showed that future climate change will have a strong influence on the invasive

1136 potential of *D. lumholtzi*, expanding distribution in Eastern North America and boosting invasion

1137 across Europe, especially at the end of the century. These results generated here will be useful for

1138 monitoring and preventive actions against this species dissemination, mainly in the domains of the

1139 river basins highly susceptible to invasion.

1140 **Keywords:** distribution modelling, invasive species, alien species, invertebrates, niche shift.

1141

1142

1143

1144

1145

1146 3.1 Introdução

1147 As mudanças climáticas e as invasões biológicas têm recebido cada vez mais atenção da
1148 comunidade científica, uma vez seus impactos estão aumentando de forma progressiva na natureza
1149 (Sala et al., 2000; Gallardo, Gil, Hagel, Tejeda, & Castro, 2013; Gama, Crespo, Dolbeth, &
1150 Anastácio, 2017). Embora sejam processos independentes, podem atuar de forma sinérgica
1151 atribuindo sérias ameaças a biodiversidade e estabilidade dos ecossistemas (Leadley et al., 2010;
1152 Seebens et al., 2015; Tricarico, Junqueira, & Dudgeon, 2016), especialmente nos de água doce
1153 (Dudgeon et al., 2006; Rahel & Olden, 2008; Woodward et al., 2010).

1154 Em condições climáticas variáveis as espécies precisam se adaptar ou mudar sua área de
1155 distribuição geográfica para acompanhar as mudanças climáticas (Walther et al., 2009; Izzo et al.,
1156 2017). Em relação às invasões biológicas, estudos indicaram que espécies não nativas podem
1157 expandir (Morrison & Porter, 2005; Bellard et al., 2013; Gama, Crespo, Dolbeth, & Anastácio,
1158 2017) ou contrair suas faixas (Gray, 2017; Lopes et al., 2017), respectivamente, em climas
1159 temperados e tropicais (Lopes et al., 2017).

1160 A distribuição potencial de espécies em regiões não nativas pode ser prevista através do
1161 mapeamento das condições climáticas consideradas ideais para sua sobrevivência (Peterson, 2003;
1162 Peterson et al., 2011). Nas últimas décadas, modelos de nicho ecológico (ENMs) têm sido
1163 amplamente empregados para esse propósito, tornando-se uma ferramenta útil para compreender a
1164 dinâmica espacial das invasões biológicas em pequenas e amplas escalas geográficas (Peterson &
1165 Soberon, 2012; Rangel & Loyola, 2012; Guisan et al., 2013). Os ENMs consideram os dados
1166 climáticos e de ocorrência das espécies para calibrar suas funções e, no contexto da invasão
1167 biológica, delimitam áreas adequadas para a ocorrência de espécies não nativas, definindo sua
1168 distribuição potencial em áreas não nativas nas condições climáticas atuais e futuras (Roura-Pascual
1169 et al., 2004; Egly, Annis, Chadderton, Peters, & Larson, 2019).

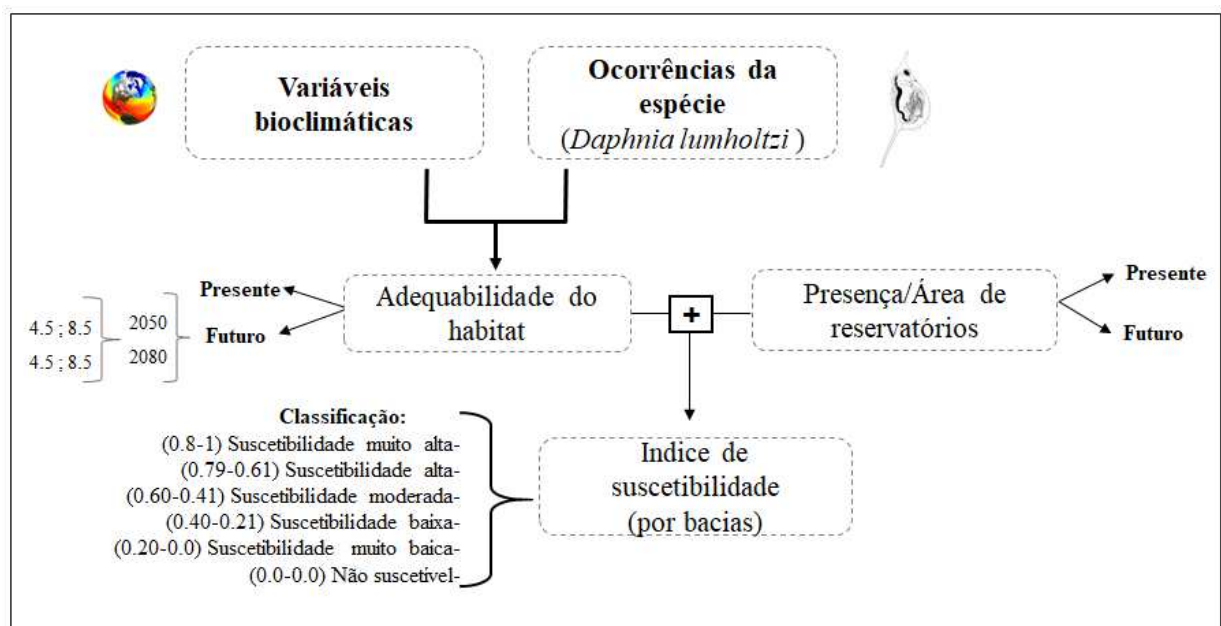
1170 Atualmente, existe uma lacuna no conhecimento sobre os efeitos dos componentes das mudanças
1171 climáticas em espécies zooplanctônicas não nativas (Mantovano et al., 2018). Sabe-se que espécies

1172 de zooplâncton, como os cladoceros, são extremamente suscetíveis às mudanças climáticas, como é
1173 o caso de *Daphnia lumholtzi* (Sars, 1885), uma espécie pré-adaptada a regiões quentes, nativa da
1174 África, Ásia e Austrália (Benzie, 1988; Kotov & Taylor, 2014). Desde sua invasão no sul dos
1175 Estados Unidos, espalhou-se por várias regiões desse país (Frisch, Havel, & Weider, 2013). Embora
1176 ainda não haja indícios de exclusão competitiva de espécies nativas (Havens et al., 2012), estudos
1177 mostraram que *D. lumholtzi* é capaz de tolerar uma ampla variação de temperatura (Brown, 1999;
1178 Fey & Cottingham, 2011; Johnson & Havel 2001), e que aumenta seu esforço reprodutivo na
1179 presença de predadores, tornando-se, portanto, um competidor superior em relação às espécies
1180 nativas (Dzialowski, Lennon, O'brien, & Smith, 2003).

1181 Ambientes antropizados favorecem as introduções de espécies (Havel et al., 2005; Noireau,
1182 Cortez, Monteiro, Jansen, & Torrico, 2005). Em ambientes aquáticos continentais, os reservatórios
1183 constituem-se em uma das principais fontes de impactos antrópicos que contribuem para a
1184 introdução de *D. lumholtzi* (Havel et al., 2005; Mantovano et al., 2018). Os reservatórios podem
1185 facilitar a introdução de espécies aquáticas não nativas, pois alteram o regime hidrológico, as
1186 condições limnológicas e a disponibilidade de recursos (alimentos, habitat, entre outros).
1187 (Agostinho, Gomes, & Pelicice, 2007; Pereira et al., 2018). Tais mudanças antropogênicas também
1188 podem influenciar os "regimes de seleção" e, conseqüentemente, determinar tanto a suscetibilidade
1189 de um ecossistema à invasão quanto sua adequabilidade ao estabelecimento das espécies (Byers,
1190 2002).

1191 Considerando o aumento progressivo dos impactos das mudanças climáticas e invasões
1192 biológicas (favorecidas pela construção de reservatórios) nas comunidades naturais, é necessário
1193 compreender a interação entre esses processos e prever áreas suscetíveis à invasão nos tempos
1194 atuais e futuros, para que medidas preventivas de manejo possam ser adequadamente propostas.
1195 Nesse contexto, esse estudo teve como objetivo prever a suscetibilidade das bacias hidrográficas em
1196 receber *D. lumholtzi* considerando os impactos das mudanças climáticas e reservatórios como
1197 agentes potencializadores a invasão. Primeiramente, estimou-se a expansão do *range* da espécie

1198 através de áreas climaticamente adequadas em regiões não nativas para a espécie no presente. Em
 1199 seguida, avaliaram-se os efeitos das mudanças climáticas sobre o potencial invasor da espécie para
 1200 os anos de 2050 e 2080, considerando cenários moderados e pessimistas de emissão de gases do
 1201 efeito estufa. Finalmente, com base nos resultados de adequabilidade climática e dados dos
 1202 reservatórios (considerando os reservatórios atualmente em operação e os projetados para serem
 1203 instalados no futuro), estabeleceu-se um índice que reflete a suscetibilidade das bacias hidrográficas
 1204 à invasão de *D. lumholtzi* nos tempos atuais e futuros (Figura 1).



1205
 1206 **Figura 1** Modelo conceitual do estudo (informações detalhadas nos métodos).

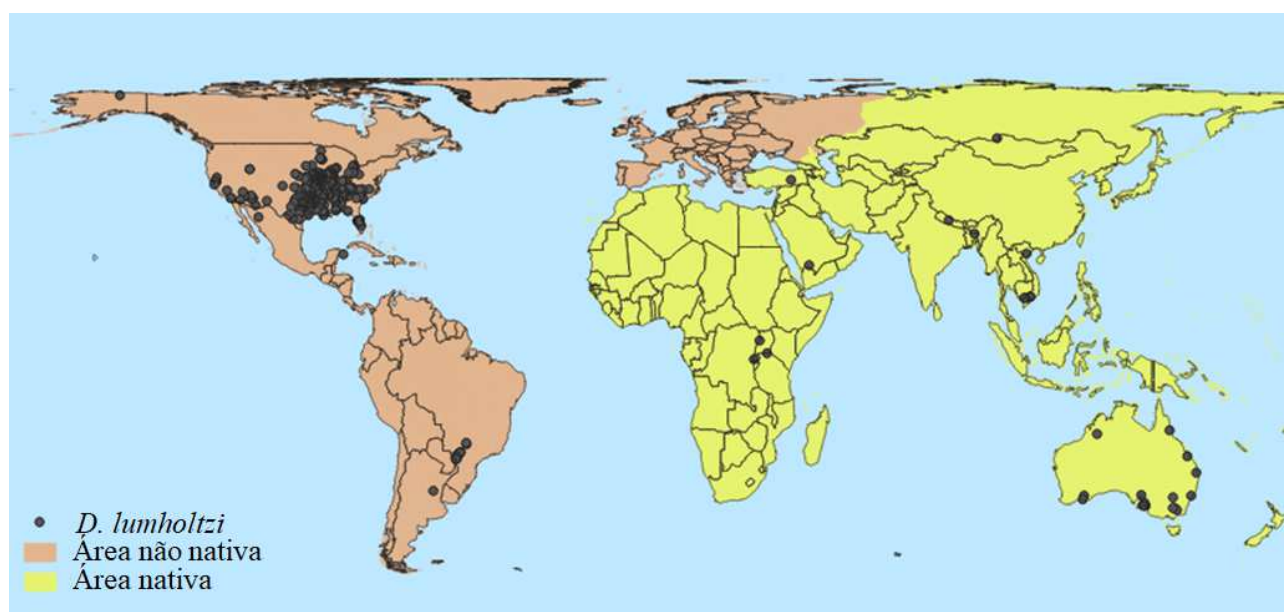
1207

1208 3.2 Material e métodos

1209 3.2.1 Ocorrência da espécie

1210 Os dados de ocorrência de *D. lumholtzi* foram obtidos de dois bancos de dados: Global Biodiversity
 1211 Information Facility (GBIF -www.gbif.org) e Biodiversity Information Serving Our Nation (BISON
 1212 -www.bison.usgs.gov). Também foram adicionados dados de ocorrência de amostras de campo
 1213 realizadas pelo Núcleo de Pesquisas em Limnologia, Ictiologia e Aquicultura (Nupélia) da
 1214 Universidade Estadual de Maringá e de uma extensão revisão de literatura, com pesquisas no Web
 1215 of Science (<http://www.isiknowledge.com/>) e no Google Scholar (<http://www.google.com/>).
 1216 No processo de revisão de literatura, *Daphnia lumholtzi* e *D. lumholtzi* foram utilizadas como

1217 termos de pesquisa. Os registros de ocorrência para os países que fazem fronteira com o Mar Cáspio
1218 (Azerbaijão, Cazaquistão, Irã, Rússia e Turquemenistão) não foram incluídos no presente estudo,
1219 pois representam uma espécie com morfologia e história de vida diferentes em relação a *D.*
1220 *lumholtzi* (Behning, 1941). Foram excluídos os registros de ocorrência de informações taxonômicas
1221 duvidosas (com as partículas cf. e aff) e sem coordenadas geográficas.
1222 Foram obtidos 381 registros de ocorrência de *D. lumholtzi* em todo o mundo, dos quais 357 estavam
1223 localizados nas regiões não nativas (nas Américas) e 24 em regiões nativas (doze na Oceania, seis
1224 na África e seis na Ásia) (Figura 2). Todo o continente que abrange a região nativa foi
1225 desconsiderado da interpretação, pois era impossível identificar translocações entre bacias do
1226 mesmo continente. Os registros de ocorrência foram mapeados em uma malha regular de 22.722
1227 células, com uma resolução de 80 km de longitude por 80 km de latitude, compreendendo o globo
1228 terrestre.



1230 **Figura 2** Registros de ocorrências de *Daphnia lumholtzi* ao longo do globo.

1231 A malha geográfica utilizada no estudo foi construída usando o EPSG 6933, um sistema de
1232 referência espacial equivalente que mantém a área constante. As áreas insulares inferiores a três
1233 células, correspondentes a 225 km², foram excluídas das análises, pois o estudo investigou a
1234 distribuição geográfica de uma espécie aquática continental. O mapeamento dos registros de

1235 ocorrência nas células da grade gerou uma matriz binária de presença (1) e pseudo-ausência (0), que
1236 foi utilizada como componente biótico no processo de modelagem.

1237

1238 3.2.2 Variáveis bioclimáticas

1239 Seis variáveis bioclimáticas de *D. lumholtzi* foram utilizadas como preditoras para a distribuição de
1240 *D. lumholtzi*: (1) Média da temperatura anual (°C; TMED), (2) temperatura máxima do mês mais
1241 quente (°C; TMAX), (3) temperatura mínima do mês mais frio (°C; TMIN), (4) precipitação anual
1242 (mm; PRAN); (5) precipitação do mês mais chuvoso (mm; PMAX), (6) precipitação do mês mais
1243 seco (mm; PMIN). Essas variáveis foram selecionadas pois são os principais parâmetros climáticos
1244 que determinam a estruturação das comunidades biológicas na Terra (Petitpierre, Broennimann,
1245 Kueffer, Daehler & Guisan, et al., 2017). Por exemplo, a temperatura determina a distribuição e
1246 sobrevivência das espécies devido aos seus efeitos na fisiologia. Por outro lado, a precipitação
1247 determina o nível da água nos ecossistemas de água doce, regulando o ciclo de vida das espécies e
1248 influenciando as estratégias de sobrevivência da fauna aquática (Thomaz, Bini, & Bozelli, 2007).
1249 Inúmeros estudos descreveram a influência da temperatura e precipitação sobre as espécies de
1250 zooplâncton (Beaugrand, Mackas, & Goberville, 2013; Benedetti, Vogt, Righetti, Guilhaumon, &
1251 Ayata, 2018; Labaj, Michelutti & Smol, 2018), como *D. lumholtzi* (Mantovano et al., 2018).
1252 Também foi utilizado o valor médio de elevação do nó de origem do segmento de fluxo (m;
1253 FRMDN) como variável hidrológica. Essa variável foi obtida no banco de dados geográfico
1254 HYDRO1K (<https://lta.cr.usgs.gov/HYDRO1K>).

1255 As previsões futuras para os anos de 2050 e 2080 das variáveis bioclimáticas foram extraídas a
1256 partir do modelo do Painel Intergovernamental sobre Mudanças Climáticas, 5º Relatório de
1257 Avaliação (IPCC-AR5) (<http://ccafs-climate.org>), para dois diferentes cenários de emissão de
1258 carbono (RCPs): moderado otimista (4.5 RPC) e pessimista (8.5 RPC). Foram utilizados, também,
1259 quatro Modelos Gerais de Circulação Atmosférica-Oceânico (AOGCMs): CSIRO (Australia's
1260 Common wealth Scientific and Industrial Research's General Organization), MIROC (Model for

1261 Interdisciplinary Research on Climate), MRI (Meteorological Research Institute) e NCAR (Climate
1262 models developed by the National Center for Atmospheric Research).

1263

1264 3.2.3 Modelos de nicho ecológico

1265 Considerando que a ocorrência das espécies é determinada em amplas escalas espaciais pelas
1266 respostas dos organismos às diferentes condições ambientais (que representam o componente de
1267 nicho ecológico Grinelliano; Soberón, 2007), foram empregados modelos de nicho ecológico
1268 (ENMs) para prever a área de distribuição de *D. lumholtzi* em todo o globo. Foram incluídos seis
1269 modelos de ENMs que diferem conceitualmente e estatisticamente: (1) Bioclim (BIOC - Busby,
1270 1991), (2) Distância Euclideana (EUCDIST – Carpenter et al., 1993), (3) Distância de Gower
1271 (GOWD - Gower, 1971), (4) Análise Fatorial de Nicho Ecológico (ENFA - Hirzel et al., 2002), (5)
1272 Máxima Entropia (MAXENT – Phillips et al., 2006) e (6) Algoritmo Genético para Produção de
1273 Regras (GARP – Stockwell, 1999).

1274 Os diferentes ENMs forneceram previsões distintas sobre as áreas de distribuição das espécies,
1275 gerando incertezas sobre qual é o mais adequado (Diniz-Filho et al., 2009). Para lidar com esse
1276 problema e minimizar erros, realizou-se a abordagem de previsão de conjuntos, que fornece um
1277 consenso entre os diferentes ENMs (Araújo & New, 2007). Uma vez obtido o modelo de consenso
1278 (CONS), os erros que afetavam distintamente cada ENM tendiam a se cancelar, resultando em uma
1279 solução confiável e moderada (Terribile & Diniz-Filho, 2010). Assim, apenas os resultados do
1280 modelo de consenso foram interpretados. No processo de modelagem, foram utilizadas ocorrências
1281 de faixas nativas (África, Ásia e Oceania) e não nativas (Américas) para obter previsões mais
1282 robustas da dinâmica espacial da invasão (Capinha & Anastacio, 2010; Lopes et al., 2017), mas
1283 apenas os resultados de áreas não nativas foram interpretados.

1284 A distribuição atual de *D. lumholtzi* para as áreas não nativas foi estimada a partir de 600
1285 previsões (6 ENMs x 100 randomizações). Para as condições climáticas futuras as distribuições
1286 climáticas e ambientais foram obtidas a partir de 4.800 previsões (6 ENMs × 100 randomizações ×

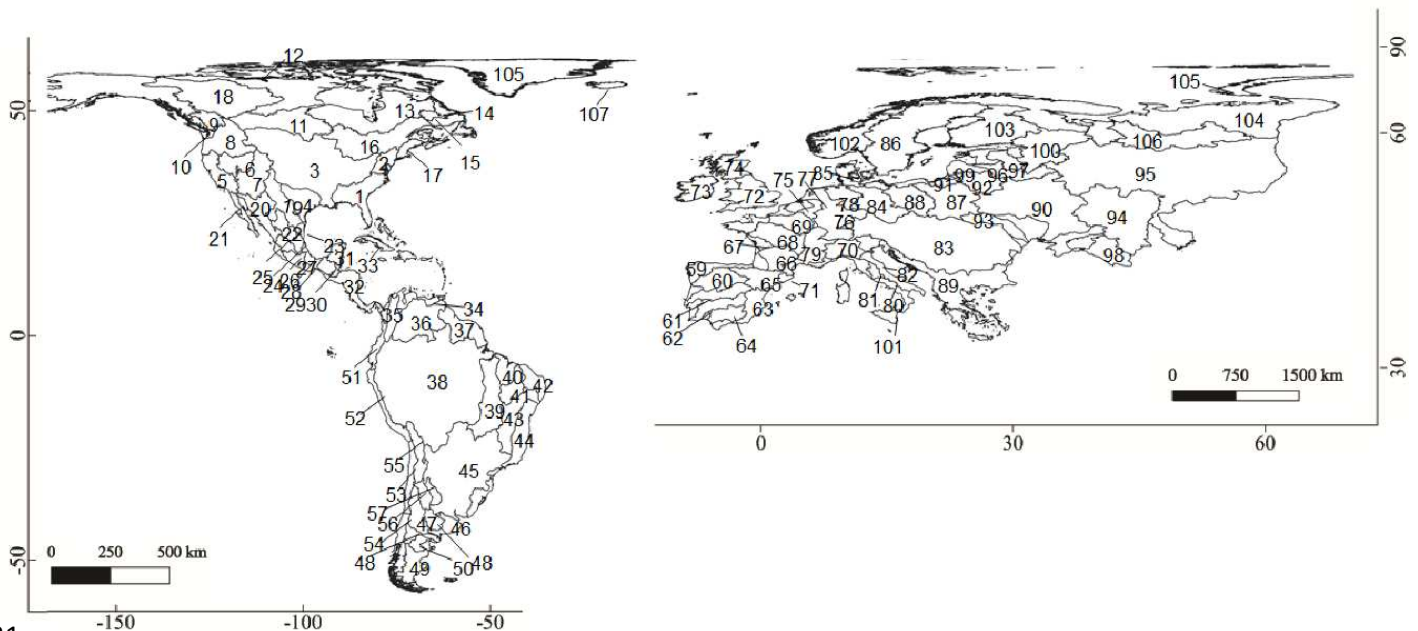
1287 4 AOGCMs \times 2 RCPs) para cada ano (2050 e 2080), totalizando 9.600 previsões futuras. Os
1288 resultados obtidos pela modelagem, gerados para cada previsão contínua de adequabilidade do
1289 ENM, foram convertidos nos vetores binários de presença e ausência em cada célula (0/1) usando o
1290 limiar que maximiza os valores de sensibilidade e especificidade na curva Característica
1291 Operacional do Receptor (curva ROC). A curva ROC foi criada pela plotagem da proporção de
1292 positivos verdadeiros (equivalente à sensibilidade ou ausência de erro de omissão) em relação à
1293 proporção de falsos positivos (equivalente a 1 - especificidade ou erro de comissão), mostrando,
1294 assim, como um algoritmo responde alterações de limiar (Peterson, Connolley & Fleck, 2008). Esse
1295 procedimento permitiu obter uma frequência de projeções no conjunto, que foram ponderadas pelo
1296 *True Skill Statistics* (TSS; Allouche et al. 2006), com melhores modelos tendo mais peso em
1297 projeções de consenso. O TSS, descrito como Sensibilidade + Especificidade - 1, apresenta variação
1298 de -1 (resultado do modelo não melhor que uma previsão aleatória) a +1 (previsão ideal). Os
1299 modelos CONS foram gerados usando a regra de consenso majoritário (Diniz-Filho et al., 2009),
1300 que considera a presença da espécie apenas nas células em que pelo menos 50% dos ENMs prevêm
1301 como presente. Quando vários modelos são aplicados, sugere-se determinar qual deles reflete a
1302 direção principal da variação entre os mapas adequabilidade (Diniz-Filho et al., 2010). Assim, uma
1303 Análise de Componentes Principais (PCA) (Legendre & Legendre, 2012), realizada na região não
1304 nativa, foi utilizada para comparar a adequabilidade de cada ENM e o modelo de consenso. Por fim,
1305 foi possível calcular qual modelo foi mais eficaz para mostrar a principal direção de variação entre
1306 os mapas de adequabilidade climática de *D. lumholtzi*.

1307 A modelagem do nicho ecológico foi realizada utilizando o software BioEnsembles (Diniz-Filho
1308 et al., 2009) e o software SAM 4.0 (Rangel, Diniz-Filho, & Bini, 2010). O Qgis foi o software
1309 utilizado para a construção dos mapas.

1310

1311 3.2.4 Índice de suscetibilidade

1312 Para determinar a suscetibilidade das bacias hidrográficas à *D. lumholtzi* nas regiões não
 1313 nativas, foi desenvolvido um índice considerando a adequabilidade das espécies e a presença /
 1314 área dos reservatórios no presente e no futuro. O índice leva em consideração esses fatores
 1315 (adequabilidade climática e presença / área de cada reservatório), uma vez que a espécie é pré-
 1316 adaptada às regiões quentes e os reservatórios são ambientes ideais para o seu desenvolvimento e
 1317 dispersão de espécies. As bacias hidrográficas de continentes não -nativos (Américas e Europa)
 1318 foram delimitadas de acordo com o banco de dados HydroSHEDS (Lehner & Grill, 2013). Um
 1319 total de 107 bacias está presente em continentes não-nativos, sendo 44 na Europa, 29 na América
 1320 do Norte, 9 na América Central e 25 na América do Sul (Figura 3).



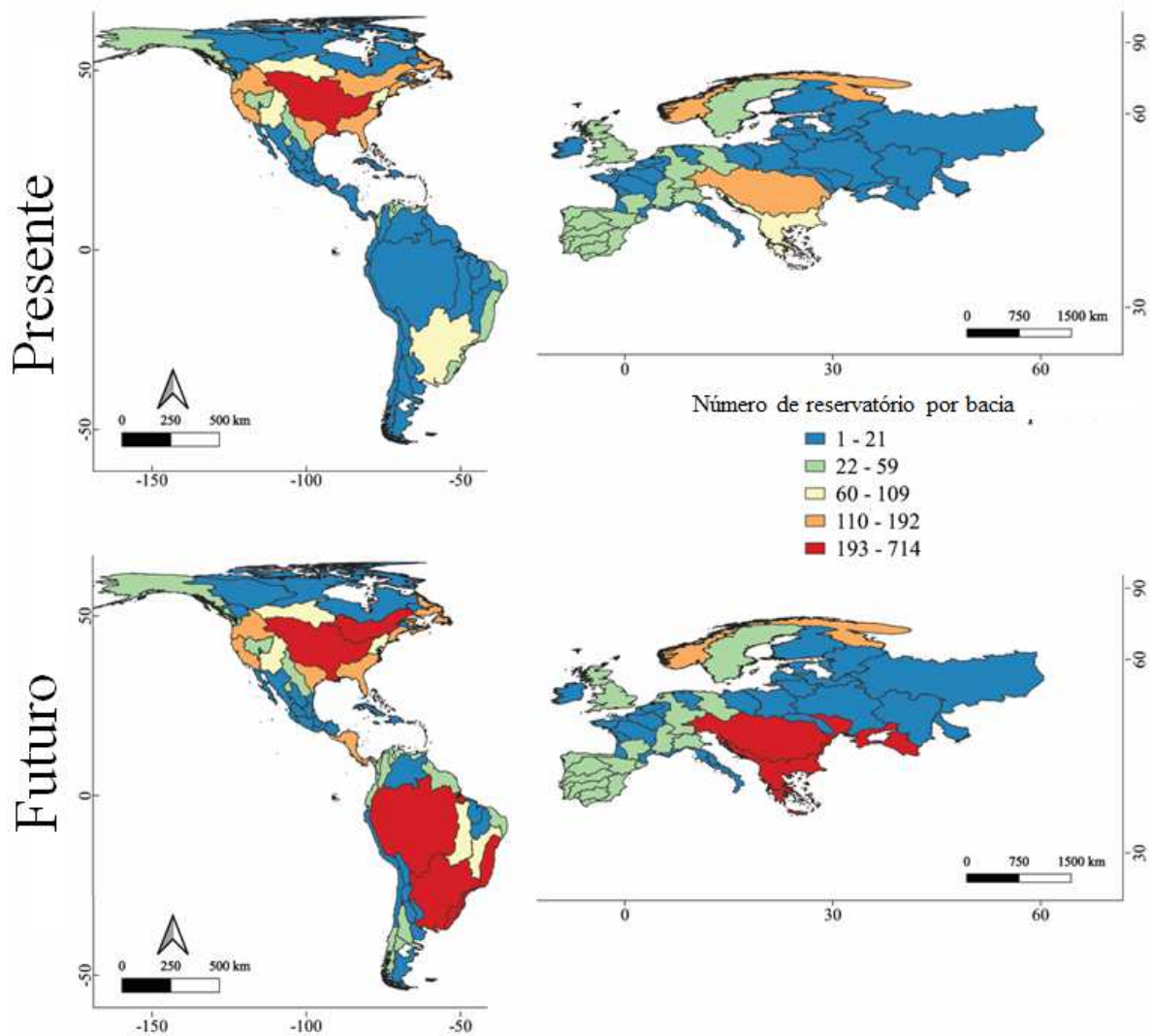
1321

1322 **Figura 3** Bacias hidrográficas localizadas na região não nativa (Américas e Europa) de *D. lumholtzi*. 1-Golfo do
 1323 México, Costa do Atlântico Norte, 2-Estados Unidos, Costa do Atlântico Norte, 3-Mississippi - Missouri, 4-Costa do
 1324 Golfo, 5-Califórnia, 6-Grande Bacia, 7-América do Norte, Colorado, 8-Columbia e Northwestern United States, 9-
 1325 Fraser, 10-Pacific and Arctic Coast, 11-Saskatchewan - Nelson, 12-Northwest Territories, 13-Hudson Bay Coast, 14-
 1326 Atlantic Ocean Seaboard, 15-Churchill, 16-St Lawrence, 17-St John, 18-Mackenzie, 19-Ro Grande - Bravo, 20-México,
 1327 Costa noroeste, 21-Baja California, 22-México, Interior, 23-Golfo do Norte, 24-Ro Verde, 25-Ro Lerma, 26-Pacífico
 1328 Central Costa, 27-Ro Balsas, 28-Papaloapan, 29-Istmo de Tehuantepec, 30-Grijalva - Usumacinta, Península de 31
 1329 Yucatn, 32-Sul da América Central, 33-Caribe, 34-Caribe, 34-Costa do Caribe, 35-Magdalena, 36-Orinoco , 37-
 1330 Nordeste da América do Sul, Costa do Atlântico Sul, 38-Amazônia, 39-Tocantins, 40-Norte do Brasil, Costa do
 1331 Atlântico Sul, 41-Parnaíba, 42-Leste do Brasil, Costa do Atlântico Sul, 43-São Francisco, 44-Uruguai - Brasil, Costa do
 1332 Atlântico Sul, 45 -La Plata, 46-Argentina do Norte, Costa do Atlântico Sul, 47-América do Sul, Colorado, 48-Negro,
 1333 49-Argentina do Sul, Costa do Atlântico Sul, 50-Terras Altas da Patagônia Central, 51-Colômbia - Equador, Costa do
 1334 Pacífico, 52- Peru, Costa do Pacífico, 53-Norte do Chile, Costa do Pacífico, 54-Sul do Chile, Costa do Pacífico, 55-La

1335 Puna Region, 56-Salinas Grandes, 57-Mar Chiquita, 58-Pampas Region, 59-Pampas Region, 59-Spain - Portugal,
1336 Atlantic Coast , 60-Douro, 61-Tejo, 62-Guadiana, 63-Espanha, costa sul e leste, 64-Guadalquivir, 65-Ebro, 66-Gironde,
1337 67-França, costa oeste, 68-Loire, 69-Sena, 70 -Rhne, 71-França, Costa Sul, 72-Inglaterra e País de Gales, 73-Irlanda,
1338 74-Escócia, 75-Scheldt, 76-Reno, 77-Maas, 78-Ems - Weser, 79-Po, 80-Itália, Costa Oeste, 81-Tibre, 82-Itália, Costa
1339 Leste, 83-Danúbio, 84-Elba, 85-Dinamarca - Costa da Alemanha, 86-Suécia, 87-Suécia, 87-Wisla, 88-Oder, 89-Mar
1340 Adriático - Grécia - Mar Negro Coast, 90-Dnieper, 91-Poland Coast, 92-Neman, 93-Dniester, 94-Don, 95-Volga, 96-
1341 Daugava, 97-Narva, 98-Mar Negro, Costa Norte, 99-Costa do Mar Báltico, 100-Neva, 101-Ilhas do Mar Mediterrâneo,
1342 102-Escandinávia, Costa Norte, 103-Finlândia, 104-Rússia, Costa do Mar de Barents, 105-Ilhas do Oceano Ártico, 106-
1343 Dvina do Norte, 107-Islândia.

1344

1345 A adequabilidade climática e ambiental correspondeu aos valores gerados pelo modelo de
1346 consenso para o presente, 2050 e 2080, utilizando os dois cenários de emissão de carbono (RCP 4.5
1347 e RCP 8.5). O número e a área (área inundada) de reservatórios no período presente foram obtidos
1348 no Centro de Dados e Aplicações Socioeconômicas (futuro SEDAC; Lehner et al., 2011). Projeções
1349 futuras de reservatórios (em construção e planejados) foram obtidas de Zarf, Lumsdon, Berlekamp,
1350 Tydecks e Tockne (2015) (Figura 4).



1351

1352 **Figura 4** Número de reservatórios por bacia hidrográfica não nativa de *D. lumholtzi* no presente e no futuro

1353

1354 Para cada período de tempo, o componente climático e ambiental foi representado pelos valores
 1355 de adequabilidade das células previstas para serem ocupadas pela espécie. Para melhor representar o
 1356 efeito da aptidão climática e ambiental na suscetibilidade das bacias hidrográficas, os valores de
 1357 aptidão superiores a 0,5 foram divididos em cinco classes (CL1, CL2, CL3, CL4, CL5) e
 1358 multiplicados por diferentes pesos, de modo que os maiores pesos multiplicam valores mais altos de
 1359 adequabilidade (Tabela 1). O resultado dessa multiplicação foi dividido pelo número total de células
 1360 (Total de células) das bacias hidrográficas. Com isso, foi obtido um valor médio da ocupação da
 1361 espécie ($Occupância_{sp}$) nas bacias hidrográficas (Equação 1). A ocupação da espécie nas bacias
 1362 hidrográficas foi obtida para cada período (atual, 2050 e 2080) e cenário de emissão (RCP 4.5 e
 1363 8.5).

1364 **Tabela 1** Classes de adequabilidade climática e ambiental (CL) e respectivos valores de peso.

Classe (CL)	Valor Mínimo	Valor Máximo	Peso
1	0,91	1	1
2	0,81	0,90	0,8
3	0,71	0,80	0,6
4	0,61	0,70	0,4
5	0,50	0,60	0,2

1365

1366 Equação 1:

1367
$$Ocupância_{sp} = \frac{(CL5 * 1) + (CL4 * 0,8) + (CL3 * 0,6) + (CL2 * 0,4) + (CL1 * 0,2)}{Totaldecél}$$

1368

1369 Para determinar a influência do componente do reservatório nas bacias hidrográficas, primeiro
 1370 foi obtida a área média ocupada por um reservatório ($Área_{1-res}$, Equação 2) no tempo presente, de
 1371 acordo com a Equação 2, na qual a $Área_{res}$ é igual à soma da área inundada por reservatórios (km^2),
 1372 a $Área_{BH}$ é igual à área total de uma dada bacia hidrográfica e o Num_{ResPre} é igual ao número de
 1373 reservatórios no momento presente. Assim, essa variável correspondia a um valor médio geral do
 1374 impacto atual (área represada) de um único reservatório em uma determinada bacia hidrográfica.

1375

1376 Equação 2:

1377
$$Área_{1-res} = \frac{\left(\frac{Área_{Res}}{Área_{BH}} \right)}{Num_{ResPre}}$$

1378 A partir desse valor, foi possível obter a ocupância dos reservatórios nas bacias hidrográficas no
 1379 período presente ($Ocupância_{Res-Pre}$, Equação 3) multiplicando a $Área_{1-res}$ pelo número atual de
 1380 reservatórios na bacia hidrográfica (Num_{ResPre}). Assumindo que uma nova barragem na mesma
 1381 bacia terá, em média, uma área represada semelhante ao valor médio geral obtido no período
 1382 presente, foi obtida a ocupação de reservatórios para o futuro ($Ocupância_{Res-fut}$, Equação 4)
 1383 multiplicando a $Área_{1-res}$ pelo número atual (Num_{ResPre}) e número futuro de reservatórios na bacia
 1384 hidrográfica ($Num_{Res-fut}$). Diante disso, foi obtido um método comparável para representar o

1385 impacto atual e futuro dos reservatórios nas bacias hidrográficas em face da ausência de dados da
 1386 área do reservatório para o futuro.

1387 Equação 3:

$$1388 \quad \text{Ocupância}_{Res-Pre} = \text{Area}_{1-res} * (\text{Num}_{ResPre})$$

1389 Equação 4:

$$1390 \quad \text{Ocupância}_{Res-Fut} = \text{Area}_{1-res} * (\text{Num}_{ResPre} + \text{Num}_{ResFut})$$

1391 Em seguida, foi criado um vetor de presença (1) e ausência (0) de reservatórios nas bacias
 1392 hidrográficas (A_{Pres}) para incluir no cálculo do índice apenas as bacias que apresentam
 1393 reservatórios. Por fim, o índice de suscetibilidade (I_{Sus}) foi calculado de acordo com a Equação 5,
 1394 para cada momento (período atual, 2050 e 2080) e cenário de emissão (4,5 e 8,5), que leva em
 1395 consideração a ocupação da espécie ($Ocupância_{sp}$) e a ocupância dos reservatórios ($ocupância_{Res}$).
 1396 Dado que existe uma projeção futura única para os reservatórios, para todos os tempos e cenários
 1397 futuros, o resultado da Ocupância foi mantido constante.

1398 Equação 5:

$$1399 \quad I_{Sus} = (Ocupância_{sp} * AP_{res}) + (Ocupância_{Res} * Ocupância_{sp})$$

1400 Finalmente, após o cálculo do índice, as bacias foram classificadas de acordo com a
 1401 suscetibilidade à invasão de *D. lumholtzi* (Tabela 2).

1402 **Table 2** Classificação da bacia hidrográfica para suscetibilidade à invasão de *D. lumholtzi*.
 1403

Valor do índice	Classificação
0,8-1	Suscetibilidade muito alta
0,79-0,61	Suscetibilidade alta
0,60-0,41	Suscetibilidade moderada
0,40-0,21	Suscetibilidade baixa
0,20-0,0	Suscetibilidade muito baixa
0.0	Não suscetível

1404

1405

1406

1407 **3.3 Resultados**

1408 Os resultados do PCA mostraram que os dois primeiros eixos apresentaram uma elevada
 1409 proporção de variação acumulada entre os mapas de adequabilidade ambiental para o período
 1410 presente (78,8%) e cenários futuros de 2050 (RCP 4,5: 84,9%, RCP 8,5: 84,7%) e 2080 (RCP 4,5:
 1411 84,1%, RCP 8,5: 84%) (Tabela 3).

1412

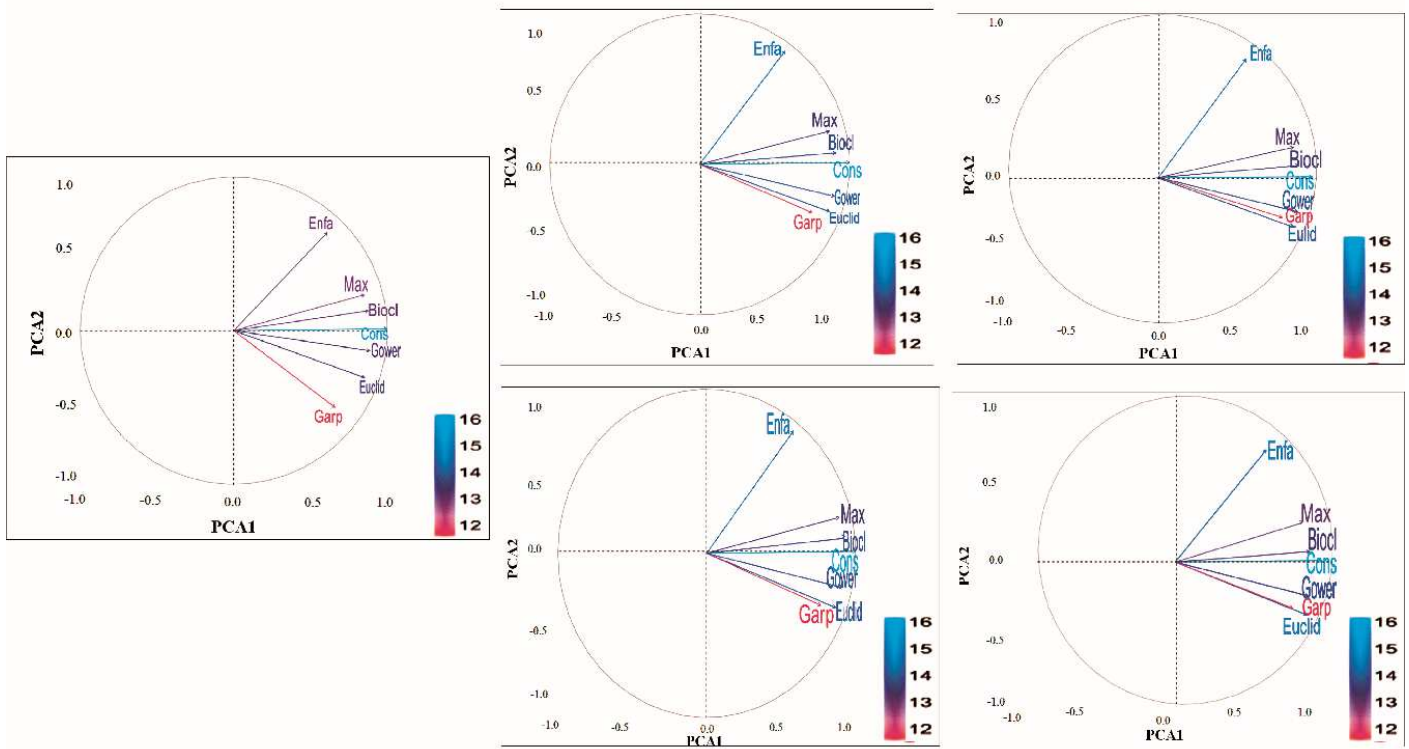
1413 **Tabela 3** Valores das cargas da PCA para os diferentes modelos de nicho ecológico, consenso e período atual e
 1414 futuros (2050 e 2080), considerando os diferentes cenários de emissão de carbono (4.5 e 8.5). Biocl = Bioclim, Euclides
 1415 = Distância Euclidiana, G = Garp, Gower = Distância de Gower, Max = Maxent; Enfa = Enfa e Contrás = Modelo de
 1416 Consenso. E.E = Explicação do Eixo; E.A = Explicação Acumulada.

	Presente		Futuro 2050 (4.5)		Futuro 2050 (8.5)		Futuro2080 (4.5)		Futuro 2080 (8.5)	
	PCA1	PCA2	PCA1	PCA2	PCA1	PCA2	PCA1	PCA2	PCA1	PCA2
Cons	0,99	0,012	0,999	0,011	0,999	0,078	0,999	0,025	0,998	0,049
Biocl	0,876	0,129	0,907	0,012	0,876	0,005	0,873	0,038	0,871	-0,06
Euclid	0,851	-0,30	0,866	-0,31	0,874	-0,31	0,866	-0,33	0,892	0,342
Garp	0,660	-0,50	0,749	-0,31	0,803	-0,26	0,767	-0,31	0,799	0,299
Gower	0,886	-0,13	0,898	0,902	0,941	-0,22	0,938	-0,20	0,904	0,220
Enfa	0,607	0,037	0,751	0,485	0,769	0,568	0,744	0,582	0,618	-0,79
Max	0,886	-0,13	0,864	-0,21	0,877	0,197	0,821	0,873	0,864	-0,25
E,E%	63	15,8	71,4	13,6	71	13,7	70,5	13,5	69	15
E,A%	78,8		84,9		84,7		84,10		84	

1417

1418 Para o período presente, Bioclim, Distância Euclidiana e Distância de Gower apresentaram
 1419 previsões semelhantes, enquanto a ENFA apresentou os resultados mais distintos. Da mesma forma,
 1420 o ENFA foi o modelo que apresentou os mais diferentes resultados para o futuro. Para todos os
 1421 períodos de tempo, o modelo CONS mostrou as maiores cargas para o primeiro eixo do PCA,
 1422 refletindo a direção principal da variação entre os mapas de adequabilidade de *D. lumholtzi* (Figura

1423 5).



1424

1425 **Figura 5.** Cargas dos dois primeiros eixos da Análise de Componentes Principais (PCA) representando a
 1426 adequabilidade de *D. lumholtzi* no tempo atual, RPC 4,5 de 2050, RCP 8,5 de 2050 RCP 4,5 de 2080, RCP 8,5 de 2080,
 1427 Biocl = Bioclim, Euclid = Distância Euclidiana, G = Garp, Gower = Distância de Gower, Max = Maxent; Enfa = Enfa e
 1428 Cond = Modelo de Consenso, E.E = Explicação do eixo, E.A = Explicação acumulada, A = Corrente, B = 2050-4.5, C =
 1429 2050-8.5, D = 2080-4.5, E = 2080-8.5.

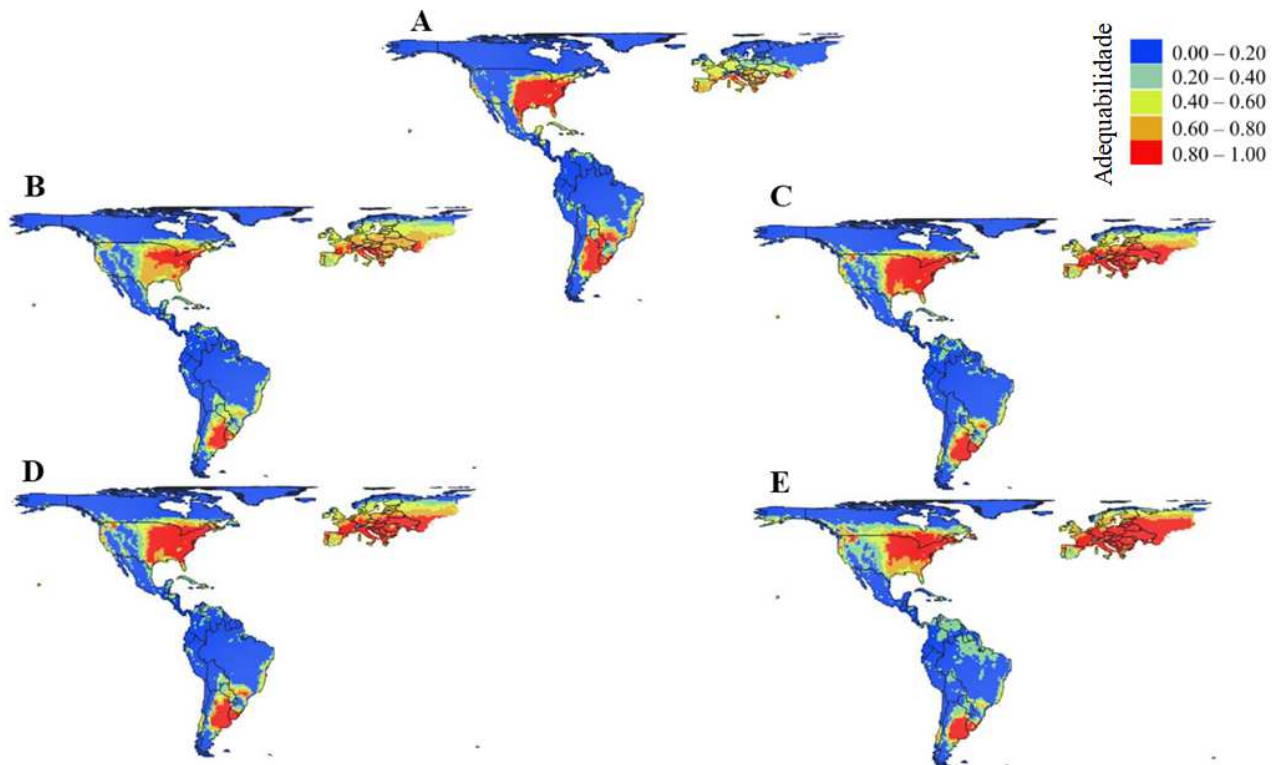
1430 Os resultados do consenso para o período presente mostraram que as regiões Centro-Sul e Leste
 1431 dos Estados Unidos (costa do Oceano Atlântico) e a parte Sudeste da América do Sul, mais
 1432 especificamente o extremo Sul do Brasil, Paraguai e Norte da Argentina, apresentaram alta
 1433 adequabilidade climática para *D. lumholtzi*. Por outro lado, latitudes mais baixas nas Américas e na
 1434 Europa mostraram ambientes inadequados para a ocorrência da espécie (Figura 6).

1435 Em geral, as previsões futuras (2050 e 2080) apontaram um leve deslocamento das áreas mais
 1436 adequadas para a espécie em direção a latitudes mais altas nas Américas (Fig. 6, a, b, c, d e e), com
 1437 essas áreas englobando a porção Leste dos Estados Unidos (América do Norte) e Sul do Brasil e
 1438 Argentina (América do Sul). Os resultados também revelaram um ganho acentuado de condições
 1439 ideais em toda a Europa no futuro a partir de meados do século, com o resultado mais alarmante em
 1440 2080, RCP 8.5 (Tabela 4).

1441 **Tabela 4** Número de células ocupadas por *D. lumholtzi* na região não nativa de acordo com as condições climáticas
 1442 e ambientais presente e futuras (2050 e 2080) de acordo com diferentes cenários de RCP (4.5 e 8.5).

	Cenário	Região não nativa			
		Range (cels)	% Ocupação	Ganho (Range)	Ganho (%)
Presente		1740	19,40	-	-
2050	4.5	2,133	23,78	393	22,58
	8.5	2,565	28,60	825	47,4
2080	4.5	2,513	28,02	773	44,4
	8.5	2,718	30,31	978	56,20

1443



1444

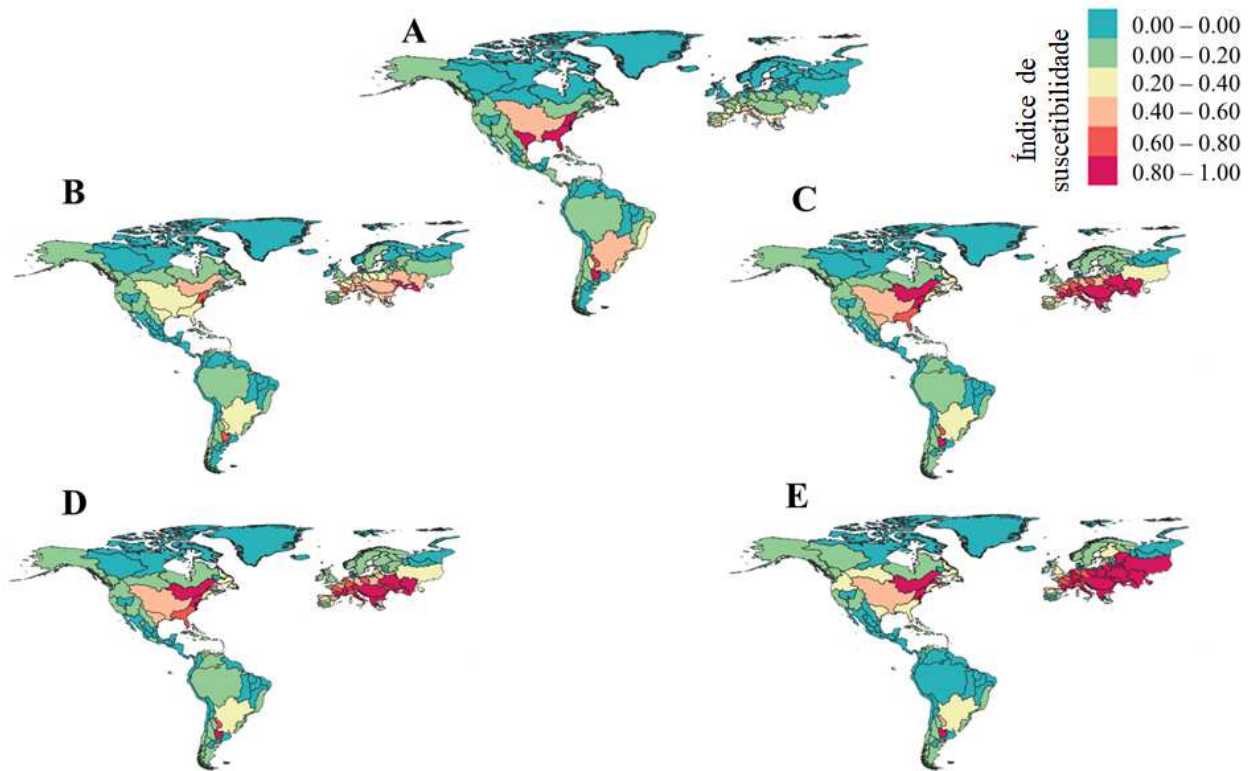
1445 **Figura 6** Adequabilidade de *D. lumholtzi* fornecida pelo modelo consenso para o período presente (A), 2050-4.5
 1446 (B), 2050-8.5 (C), 2080-4.5 (D) e 2080-8.5 (E) ao longo da escala global. Os valores de adequabilidade correspondente
 1447 a 1 representam as condições ambientais ideais e os valores de 0 as abaixo do ideal.

1448

1449 Os resultados do índice de suscetibilidade mostraram que as bacias hidrográficas da costa do
 1450 Golfo do México e da costa do Oceano Atlântico na América do Norte, e Pampa na América do Sul
 1451 apresentaram uma “suscetibilidade muito alta” (valores de índice variando entre 0,81 e 1,0) para a
 1452 invasão de *D. lumholtzi* no período presente, A bacia do mar de Chiquita (Argentina), na América
 1453 do Sul, foi considerada de “alta suscetibilidade” (valores de índice variando entre 0,61 e 0,79) (Fig,
 1454 7a).

1455 Para 2050, considerando o cenário moderadamente otimista (RCP 4.5), a bacia do Mar Negro na
1456 costa Norte da Europa mostrou "uma suscetibilidade muito alta" à invasão da espécie e quatro
1457 bacias hidrográficas, Seabord do Oceano Atlântico na América do Norte, Danúbio, Gironde e o
1458 Tibre na Europa, foram apontadas como altamente suscetíveis (Fig. 7b). O índice proposto
1459 apresentou resultados semelhantes para 2050 RCP 8.5 e 2080 RCP 4.5. Para esses tempos e
1460 cenários, 12 bacias hidrográficas (Oceano Atlântico, St Lawrence na América do Norte, Pampas na
1461 América do Sul e Mar Adriático - Grécia, Costa do Mar Negro, Mar Negro, Danúbio, Dnieper, Don,
1462 Gironde, Itália-Oeste Coast, Tiber e Rhine, no Centro-Oeste da Europa) apresentaram
1463 "suscetibilidade muito alta" e 11 (Costa do Atlântico Norte do Golfo do México e São João, na
1464 América do Norte, Mar Chiquita na América do Sul, Danúbio, Dniester, Dnieester, França-Costa
1465 Sul, costa leste da Itália, Loire, Po e Reno no centro-oeste da Europa) mostraram "alta
1466 suscetibilidade" à invasão de *D. lumholtzi* (Fig. 7c, apêndice 1).

1467 Para 2080, considerando o cenário moderado (4,5), 10 bacias (Costa do Oceano Atlântico e St
1468 Lawrence na América do Norte e Costa Norte do Mar Negro, Gironda, Itália, Costa Oeste da Itália,
1469 Centro-Oeste da Europa) apresentaram "suscetibilidade muito alta" e 10 bacias (por exemplo, a
1470 costa do Golfo do México, no leste dos Estados Unidos, e o Danúbio, Dnieper e Loire, no Centro-
1471 Oeste da Europa) mostraram "alta suscetibilidade" (Fig. 7d). Para o cenário pessimista de 2080, a
1472 costa do Oceano Atlântico, São Lourenço e Pampas permaneceram como as bacias hidrográficas
1473 mais suscetíveis das Américas à invasão de *D. lumholtzi*. Na Europa, as suscetibilidades das bacias
1474 hidrográficas tendem a aumentar expressivamente. No total, 23 e 6 bacias hidrográficas
1475 apresentaram "suscetibilidade muito alta" e "alta suscetibilidade", respectivamente, à invasão da
1476 espécie (Fig. 7e). Em geral, as bacias hidrográficas sob a condição de "suscetibilidade muito alta"
1477 estão concentradas, principalmente no Centro-Sul e nas porções orientais do continente e as bacias
1478 hidrográficas sob a condição de "alta suscetibilidade" estão localizadas na porção Oeste.



1479

1480 **Figure 7** Categorização das bacias hidrográficas de acordo com a susceptibilidade à invasão de *D. lumholtzi* de
 1481 acordo com a adequabilidade climática, presença e área de reservatórios (vermelho = susceptibilidade muito alta, laranja
 1482 escuro = susceptibilidade alta, laranja = susceptibilidade moderada; verde claro = susceptibilidade baixa, verde escuro =
 1483 susceptibilidade muito baixa, azul = não suscetível), (A) = Presente, (B) = 2050-4.5, (C) = 2050-8.5, (D) = 2080-4.5 e
 1484 (E) = 2080-8.5.

1485

1486 3.4 Discussão

1487 A relação entre as mudanças climáticas e invasões biológicas tem sido estudada com o objetivo
 1488 de prever mudanças na faixa geográfica de espécies não nativas e, assim, contribuir para a adoção
 1489 de ações de manejo preventivo (Lopes et al., 2017; Egly, Annis, Chadderton, Peters, & Larson,
 1490 2019). Nesse sentido, avaliaram-se os efeitos das mudanças climáticas na distribuição de *D.*
 1491 *lumholtzi* em áreas não nativas do globo, identificando regiões onde as condições climáticas são
 1492 favoráveis à invasão dessa espécie, bem como as bacias hidrográficas mais suscetíveis de abrigar
 1493 populações não nativas, considerando a sinergia entre as condições climáticas e ambientais e
 1494 reservatórios.

1495 De maneira geral, os resultados mostraram que as futuras mudanças climáticas terão forte
 1496 influência no potencial invasivo de *D. lumholtzi*, alterando a distribuição no Leste da América do

1497 Norte e impulsionando a invasão na Europa, especialmente frente ao cenário pessimista de emissão
1498 de carbono para o final do século.

1499 Os ENMs identificaram limites discretos da distribuição potencial atual de *D. lumholtzi* nos
1500 continentes não nativos em que a espécie é encontrada (América do Norte e do Sul). Na América do
1501 Norte, o primeiro registro de *D. lumholtzi* em dois reservatórios localizados no Centro-Oeste e Sul
1502 dos Estados Unidos ocorreu nos anos noventa (Sorensen & Sterner, 1992; Havel & Hebert, 1993).
1503 A espécie se espalhou com sucesso para vários corpos de água em todo o país (Havel & Shurin,
1504 2004). Menos de vinte anos após seu primeiro registro nos Estados Unidos, *D. lumholtzi* foi
1505 encontrada no México (Eliás-Gutiérrez, Martínez, Ivanova, Valdez & Hebert, 2008; Silva-Briano,
1506 Arroyo-Bustos, Beltrán-Álvarez, Adabache-Ortiz e Galván de la Rosa, 2010), Brasil (Zanata,
1507 Espíndola, Rocha & Pereira, 2003; Simões et al., 2009) e Argentina (Kotov & Taylor, 2014).

1508 Destaca-se, ainda, que as regiões não nativas (por exemplo, Europa Ocidental) com
1509 adequabilidade climática moderada e alta na Europa para o período presente, não apresentaram
1510 registros da espécie. Esse resultado serve como um alerta precoce, pois, ao chegar à Europa, a
1511 espécie pode colonizar com sucesso áreas com condições climáticas e ambientais semelhantes à
1512 região nativa e se tornar um invasor potencial.

1513 Projeções futuras para os diferentes cenários de emissão de carbono demonstraram uma
1514 tendência de expansão na faixa de distribuição de *D. lumholtzi*. Sabe-se que as espécies tendem a
1515 migrar para grandes altitudes em resposta às mudanças climáticas, na tentativa de manter suas
1516 populações térmicas ideais e, portanto, viáveis (Chessman, 2009; Cheung et al., 2009; Muhling et
1517 al., 2015). Essa mudança faixa de habitat (Tingley, Monahan, Beissinger & Moritz, 2009) leva a
1518 uma nova situação de equilíbrio, marcada pela expansão ou contração na área de distribuição
1519 (Thomas, 2010; Capinha & Anastacio, 2010; McDowell, Benson & Byers, 2014). Vale ressaltar que
1520 as espécies de águas interiores estão confinadas nos limites da bacia hidrográfica. Assim, para
1521 organismos de água doce, a migração através de grandes gradientes ambientais em busca de
1522 condições favoráveis é restrita à configuração espacial das bacias hidrográficas. No entanto, como

1523 *D. lumholtzi* transpõe barreiras geográficas devido à ação humana, é possível que essa espécie
1524 alcance bacias hidrográficas de altas latitudes e colonize com sucesso os ambientes com condições
1525 climáticas adequadas.

1526 A previsão de expansão de alcance no futuro está de acordo com a perspectiva de que o
1527 aquecimento global tende a exacerbar o impacto de espécies não nativas (Taylor, Kumar, Reid &
1528 Kriticos, 2012; Cuyckens, Christie, Domic, Malizia & Renison, 2016; Gama, Crespo, Dolbeth e
1529 Anastácio, 2017). A provável explicação pode estar relacionada ao fato de que espécies adaptadas a
1530 ambientes quentes (termofílicos) tendem a expandir seus intervalos perante a ação das mudanças
1531 climáticas (Sobrino et al. 2001). À medida que a temperatura aumenta, espécies não nativas
1532 adaptadas a climas quentes, como o *D. lumholtzi*, apresentam melhor desempenho do que as
1533 espécies nativas, podendo eliminá-las por meio da exclusão competitiva (Kriticos, Sutherst, Brown,
1534 Adkins & Maywald, 2003; Walther et al., 2003).

1535 Inúmeros são os fatores que influenciam o potencial invasivo e o sucesso da dispersão de *D.*
1536 *lumholtzi* (Havel et al., 2005; Havel & Medley, 2006; Frisch, Havel & Weider, 2013). Por exemplo,
1537 a produção de ovos dormentes, que são introduzidos simultaneamente com os peixes não nativos de
1538 interesse comercial em todo o mundo, como o quebra-boca de Moçambique (*Tilapia mossambica*) e
1539 e a perca Nilo (*Lates niloticus*) (Havel & Hebert, 1993; Mantovano et al., 2018), facilita
1540 exorbitantemente a disseminação de *D. lumholtzi*. Como a maioria dos invertebrados aquáticos, *D.*
1541 *lumholtzi* pode ser introduzida em vários ambientes por meio de água de lastro e / ou incrustações
1542 em cascos dos navios, devido à atividade de transporte (Drake & Lodge, 2007; Bailey, 2015; Ruiz,
1543 Fofonoff, Steves e Carlton, 2015). Por fim, devido às características morfológicas vantajosas (por
1544 exemplo, presença de espinhos na lateral da carapaça, na região superior da cabeça e na região
1545 posterior da carapaça), a espécie também tem a capacidade de manter populações persistentes e
1546 numerosas, impedindo a predação por peixes (Swaffar & O'Brien, 1996).

1547 Os resultados obtidos pelo índice de suscetibilidade mostraram que, no futuro, um grande
1548 número de bacias hidrográficas, atualmente vulneráveis à espécie, tendem a se tornar suscetíveis à

1549 invasão de *D. lumholtzi*. Essa descoberta deve-se ao efeito sinérgico das mudanças climáticas
1550 projetadas e à crescente instalação de reservatórios em ecossistemas lóticos em todo o mundo. A
1551 construção de reservatórios ao longo do canal principal dos rios aumenta a propagação de
1552 organismos de dispersão passiva, como *D. lumholtzi*, uma vez que esses empreendimentos servem
1553 como “stepping-stones” para espécies planctônicas (Magnuson, Benson e Kratz, 1990; Amoros &
1554 Bornette, 2002; Mantovano et al., 2018). Os reservatórios ainda podem fornecer novos habitats para
1555 a dispersão passiva de organismos que não podem persistir em fortes fluxos unidirecionais, como
1556 várias plantas aquáticas e espécies de zooplâncton, especialmente os invertebrados planctônicos
1557 (Johnson & Padilla, 1996; Allen & Ramcharan, 2001; Vitule, Freire, Vazquez, Nuñez e Simberloff,
1558 2012; Mantovano et al. 2018; Pereira et al., 2018). Assim, os efeitos das mudanças climáticas,
1559 associados ao número exorbitante de reservatórios, demonstram a necessidade de estudos que
1560 permitam uma melhor compreensão de seus impactos sinérgicos em espécies não nativas, pois esses
1561 fatores podem facilitar o processo de invasão de inúmeras espécies.

1562 Os dados demonstram que a Europa não está atualmente ocupada por essa espécie. No entanto,
1563 mais de 260 espécies de água doce não nativas, como *Barbus barbus* (Carosi, Ghetti, La Porta e
1564 Lorenzoni, 2017) na bacia do Tibre, *Neogobius kessleri* (Polačik et al., 2009) no Danúbio, e
1565 *Dreissena polymorpha* (Orlova, Therriault, Antonov e Shcherbina, 2005) no Dnieper são
1566 consideradas não nativos na Europa. Esse cenário pode estar relacionado ao fato de que o continente
1567 europeu abrange países que são potências econômicas mundiais, o que aumenta a dispersão
1568 involuntária de espécies não nativas nos ecossistemas aquáticos devido ao intenso tráfego de
1569 embarcações que transportam bens intercontinentais (Miller et al., 2011; Ruiz, Fofonoff, Ashton,
1570 Minton, & Miller, 2013). Dado que a Europa tem sido alvo constante da chegada de organismos de
1571 água doce, a ausência de *D. lumholtzi* em seu território parece estar mais relacionada à baixa
1572 adequabilidade climática e ambiental do continente do que à ineficiência dos vetores de introdução
1573 na dispersão da espécie. No entanto, os resultados desse estudo apontam um aumento acentuado de
1574 áreas climáticas adequadas para a ocorrência futura da espécie na Europa, o que associado ao

1575 crescente número de reservatórios, transforma um elevado número de bacias hidrográficas
1576 europeias suscetíveis à invasão de *D. lumholtzi*. Uma alternativa para evitar a propagação de
1577 espécies em ecossistemas de água doce, como *D. lumholtzi*, poderia ser a implementação de
1578 restrições sobre onde os navios podem navegar, ou mesmo a instalação de tecnologias destinadas ao
1579 tratamento de água de lastro (Keller, Drake, Drew, & Lodge, 2011).

1580 Ainda, como mencionado anteriormente, *D. lumholtzi* é considerada como fauna acompanhante
1581 das espécies de tilápias (espécies de peixes africanos dos gêneros *Coptodon*, *Oreochromis*,
1582 *Pelmatolapia* e *Sarotherodon*) e pode ser dispersa, de maneira secundária, por meio da água
1583 utilizada no transporte desses ciclídeos (Coelho & Henry, 2017). Como as tilápias são
1584 intensivamente utilizadas na aquicultura, várias espécies foram continuamente introduzidas em todo
1585 o mundo (Canónico, Arthington, McCrary & Thieme, 2005; Casal, 2006; Wang & Lu, 2015), como
1586 *D. lumholtzi* (Coelho & Henry, 2017), *Mesocyclops ogunnus* Onabamiro 1957 (Silva & Roche,
1587 2017), *Trichodina compact* Van As e Basson, 1989 (Zago et al., 2014), entre outras. Apesar da
1588 baixa incidência de espécies de tilápias nas bacias hidrográficas da Europa, possivelmente devido à
1589 legislação rigorosa para controlar essas espécies em águas públicas (Patoka et al., 2018), há indícios
1590 de criadouros em que o em que os escapes são frequentes. A ocorrência de populações estabelecidas
1591 de tilápia na drenagem do rio Rheine na Alemanha (Lukas et al., 2017) e no rio Bacchiglione na
1592 Itália (Bianco & Turin, 2009) é um exemplo disso. Assim, é possível que os propágulos de *D.*
1593 *lumholtzi* que cheguem continuamente com tilápias também possam gerar populações estabelecidas
1594 se condições climáticas e ambientais favoráveis tornarem-se realidade. É importante mencionar que
1595 o registro simples de uma espécie em uma determinada bacia pode ser considerado um fator
1596 preocupante, pois muitas invasões podem ocorrer até 50 anos após a chegada do primeiro propágulo
1597 (Daehler, 2009). Como projeções futuras indicam um aumento da adequabilidade climática e
1598 ambiental, *D. lumholtzi* pode se dispersar para inúmeras áreas da Europa e ser impulsionada pela
1599 ação de reservatórios, e poder invadir com sucesso muitas bacias hidrográficas desse continente.

1600 Em relação à previsão futura para a América do Norte, é possível observar que há uma mudança
1601 na distribuição de *D. lumholtzi*, principalmente no final do século. De acordo com as condições
1602 impostas pelas mudanças climáticas, a bacia St. Lawrence, localizada no extremo norte do
1603 continente, é considerada como habitat climático ideal para a espécie. Sabe-se que essa bacia possui
1604 atualmente mais de 180 espécies não nativas estabelecidas e é considerada um sistema de água doce
1605 com o maior número de espécies não nativas (Pagnucco et al., 2015). Isso é preocupante pois,
1606 quando várias espécies invadem um sistema, elas tendem a desestabilizar os filtros ambientais
1607 locais e, assim, permitem que outras espécies não nativas se estabeleçam (Simberloff & Von Holle,
1608 1999). Apesar de não haver registros de *D. lumholtzi* nessa bacia, a espécie foi encontrada em
1609 ambientes próximos, como o Lago Erie, nas regiões dos Grandes Lagos (Muzinic, 2000), o que
1610 aumenta a chance de se dispersar para este ambiente e se tornar um invasor potencial.

1611 Acredita-se que, assim como *D. lumholtzi*, outrass espécies aquáticas não nativas com requisitos
1612 ambientais semelhantes possam se beneficiar dos efeitos causados pelas mudanças climáticas e se
1613 tornarem uma ameaça potencial para bacias com alta suscetibilidade à invasão. Assim, prever quais
1614 áreas têm maior probabilidade de serem invadidas por espécies não nativas é essencial para o
1615 desenvolvimento de estratégias eficazes de manejo (de Rivera, Grosholz, & Ruiz, 2011; Ware et al.,
1616 2015). Esse tipo de avaliação pode fornecer informações valiosas sobre onde e como monitorar as
1617 espécies de interesse. Idealmente, o manejo em larga escala deve incluir uma etapa de planejamento
1618 pré-invasão para identificar bacias hidrográficas suscetíveis ainda não ocupadas pela espécie e, em
1619 seguida, estabelecer ações específicas para evitar invasões, visto que quando uma espécie não
1620 nativa é estabelecida, sua erradicação é muito difícil ou, em muitos casos, impossível (Locke e
1621 Hanson, 2009). No entanto, se as introduções não forem impedidas, os métodos de contenção são
1622 recomendados como uma tentativa de minimizar os impactos (Pelicice et al., 2017). Atualmente,
1623 estratégias para controlar ou erradicar espécies não nativas foram implementadas em várias escalas
1624 espaciais (Kopf et al., 2017). Por exemplo, as tecnologias emergentes que envolvem os sofisticados
1625 fatores genéticos do CRISPR-Cas9 têm o potencial de suprimir populações de espécies não nativas

1626 em macro escalas (Kopf et al., 2017; Harvey-Samuel, Ant & Alphey, 2017; Cassemiro, Bailly,
1627 Graça & Agostinho, 2017).

1628 Em conclusão, esse estudo mostrou que a modelagem ecológica de nicho fornece informações
1629 importantes sobre a antecipação de como as mudanças climáticas podem afetar a invasão de *D.*
1630 *lumholtzi*. Cenários futuros indicaram que essa espécie pode ser beneficiada pelas condições
1631 impostas pelas mudanças climáticas, aumentando seu potencial invasivo em quase toda a Europa e
1632 Nordeste da América do Norte. Assim, *D. lumholtzi* deve ser incluído na lista prioritária de espécies
1633 que requerem ações de monitoramento e prevenção contra sua disseminação, principalmente nos
1634 domínios das bacias hidrográficas altamente suscetíveis à invasão. Embora o crescimento da
1635 população humana global e o aumento da demanda por eletricidade levem inevitavelmente à
1636 construção de novos reservatórios em todo o mundo, também se argumenta que melhores avaliações
1637 de risco na instalação de hidrelétricas devem ser uma prioridade nos planos nacionais de
1638 desenvolvimento de energia.

1639

1640 REFERÊNCIAS

- 1641 Agostinho, A. A., Gomes, L. C., & Pelicice, F. M. (2007). Ecologia e manejo de recursos
1642 pesqueiros em reservatórios do Brasil. Maringá: Eduem. 501 p.
- 1643 Allen, Y. C., & Ramcharan, C. W. (2001). Dreissena distribution in commercial waterways of the
1644 US: using failed invasions to identify limiting factors. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic*
1645 *Sciences* , **58**, 898–907. <https://doi.org/10.1139/cjfas-58-5-898>.
- 1646 Allouche, O., Tsoar, A., & Kadmon, R. (2006). Assessing the accuracy of species distribution
1647 models: prevalence, kappa and the true skill statistic (TSS). *Journal of Applied Ecology*, **43**, 1223–
1648 1232. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2006.01214.x>.
- 1649 Amoros, C., & Bornette, G. (2002). Connectivity and biocomplexity in waterbodies of riverine
1650 floodplains. *Freshwater Biology*, **47**, 761–776. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2002.00905.x>
- 1651 Araújo, M. B., & New, M. (2007). Ensemble forecasting of species distributions. *Trends in Ecology*
1652 *and Evolution*, **22**, 43–47. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.09.010>.
- 1653 Bailey, S. A. (2015). An overview of thirty years of research on ballast water as a vector for aquatic
1654 invasive species to freshwater and marine environments. *Aquatic Ecosystem Health &*
1655 *Management*, **18**, 1–3. <https://doi.org/10.1080/14634988.2015.1027129>.

- 1656 Beaugrand, G., Mackas, D. & Goberville, E. (2013). Applying the concept of the ecological niche
1657 and a macroecological approach to understand how climate influences zooplankton: advantages,
1658 assumptions, limitations and requirements. *Progress in Oceanography*, **111**, 75–90.
1659 <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2012.11.002>.
- 1660 Bellard, C., Thuiller, W. B., Leroy, P. Genovesi, M. Bakkenes & Courchamp. F. (2013). Will
1661 climate change promote future invasions? *Global Change Biology*, **19**, 3740-3748.
1662 <https://doi.org/10.1111/gcb.12344>
- 1663 Behning, A. L. (2018). The Cladocerans of the Caucasus. Gruzmedgiz Publishing, 1941, Tbilisi:
1664 383 pp.
- 1665 Benedetti, F., Vogt, M., Righetti, D., Guilhaumon, F., & Ayata, S. D. (2018). Do functional groups
1666 of planktonic copepods differ in their ecological niches? *Journal of Biogeography*, **45**, 604- 616.
1667 <https://doi.org/10.1111/jbi.13166>.
- 1668 Benzie, J. A. H. (1998). The systematics of Australian Daphnia (Cladocera: Daphniidae): Species
1669 descriptions and keys. *Hydrobiologia*, **166**, 95-101. <https://doi.org/10.1007/BF00028632>.
- 1670 Bianco, P. G., & Turin, P. (2009) Record of two established populations of Nile tilapia,
1671 *Oreochromis niloticus*, in freshwaters of northern Italy. *Journal of Applied Ichthyology*, **26**, 140–
1672 142, <https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2009.01315.x>.
- 1673 Brown, R. S. (1999). Aspects of the biology of *Daphnia lumholtzi* (Sars) in Ft. Loudoun Reservoir,
1674 Tennessee. Ph.D. Thesis, University of Tennessee, Knoxville.
- 1675 Busby, J. R. (2001). Bioclim – A bioclimatic analysis and predictive system. In *Nature*
1676 *Conservation: Cost Effective Biological Surveys and Data Analysis* (Eds. C.R. Margules and M.P.
1677 Austin.). 64–68. CSIRO: Canberra.
- 1678 Byers, J. E. (2002). Impact of non-indigenous species on natives enhanced by anthropogenic
1679 alteration of selection regimes. *Oikos*, **97**, 449–458. [10.1034/j.1600-0706.2002.970316.x](https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2002.970316.x).
- 1680 Capinha, C., & Anastacio, P. (2010). Assessing the environmental requirements of invaders using
1681 ensembles of distribution models. *Diversity and Distributions*, **17**, 13–24.
1682 <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2010.00727.x>.
- 1683 Canonico, G. C., Arthington, A., McCrary, J. K., & Thieme, M. L. (2005). The effects of introduced
1684 tilapias on native biodiversity. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, **15**, 463-
1685 483. <https://doi.org/10.1002/aqc.699>.
- 1686 Carosi, A., Ghetti, L., La Porta, G., & Lorenzoni, M. (2012). Ecological effects of the European
1687 barbel *Barbus barbus* (L., 1758) (Cyprinidae) invasion on native barbel populations in the Tiber
1688 River basin (Italy). *The European Zoological Journal*, **84**: 420–435.
1689 <https://doi.org/10.1080/24750263.2017.1341959>.

- 1690 Carpenter, G., Gillison, A. N., & Winter, J. (1993). Domain: a flexible modeling procedure for
1691 mapping potential distributions of plants and animals. *Biodiversity Conservation*, **2**, 667-680.
1692 <https://doi.org/10.1007/BF00051966>.
- 1693 Casal, C. M. V. (2006). Global documentation of fish introductions: the growing crisis and
1694 recommendations for action. *Biological Invasions*, **8**: 3-11. <https://doi.org/10.1007/s10530-005-0231-3>.
- 1696 Cassemiro, F. A. S, Bailly, D., Graça, W. J., & Agostinho, A. A. (2018). The invasive potential of
1697 tilapias (Osteichthyes, Cichlidae) in the Americas. *Hydrobiologia*, **817**, 133–154.
1698 <https://doi.org/10.1007/s10750-017-3471-1>.
- 1699 Cheung, W. W. L, Close, C., Kearney, K., Lam, V., Sarmiento, J., Watson, R., & Pauly, D. (2009).
1700 Projections of global marine biodiversity impacts under climate change scenarios. *Fish and*
1701 *Fisheries*, **10**, 235–251. <https://doi.org/10.1111/j.1467-2979.2008.00315.x>.
- 1702 Chessman, B. C. (2009). Climatic changes and 13-year trends in stream macroinvertebrate
1703 assemblages in New South Wales, Australia. *Global Change Biology*, **15**, 2791–2802.
- 1704 Coelho, P. N., & Henry, R. (2017). The small foreigner: new 14 laws will promote the introduction
1705 of non-native zooplankton in Brazilian aquatic 15 environments. *Acta Limnologica Brasiliensia*, **29**,
1706 *19.e7*. <http://dx.doi.org/10.1590/s2179-975x0717>.
- 1707 Cuyckens, G. A. E, Christie, D. A., Domic, A. I., Malizia, L. R., & Renison D. (2016). Climate
1708 change and the distribution and conservation of the world’s highest elevation woodlands in the
1709 South American Altiplano. *Global and Planetary Change*, **13**, 79–87.
1710 <https://doi.org/10.1016/j.gloplacha.2015.12.010>.
- 1711 Daehler, S. (2009). Short Lag Times for Invasive Tropical Plants: Evidence from Experimental
1712 Plantings in Hawai’I. *PLoS ONE*, **4**, e4462. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0004462>.
- 1713 de Rivera, C. E., Grosholz, E. D., & Ruiz, G. M. (2011). Multiple and long-term effects of an
1714 introduced predatory crab. *Marine Ecology Progress Series*, **429**, 145-155.
1715 <https://doi.org/10.3354/meps09101>
- 1716 Diniz-Filho, J. A. F., Bini, L. M., Rangel, T. F, Loyola, R. D, Hof, C., Nogue’s-Bravo, D., &
1717 Araujo, M. B. (2009). Partitioning and mapping uncertainties in ensembles of forecasts of species
1718 turnover under climate change. *Ecography*, **32**, 897–906. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2009.06196.x>.
- 1720 Diniz-Filho, J. A. F, Nabout, J. C., Bini, L. M., Loyola, R. D., Rangel, T. F., Nogue’s-Bravo, D., &
1721 Araújo, M. B. (2010). Ensemble forecasting shifts in climatically suitable areas for *Tropidacris*
1722 *cristata* (Orthoptera: Acridoidea: Romaleidae). *Insect Conservation and Diversity*, **3**, 213–221.
1723 <https://doi.org/10.1111/j.1752-4598.2010.00090.x>.

- 1724 Drake, J. M., & Lodge, D. M. (2004). Global hot spots of biological invasions: evaluating options
1725 for ballast-water management. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Science*, **271**, 1539.
1726 <https://doi.org/575-80.0.1098/rspb.2003.2629>.
- 1727 Dudgeon, D., Arthington, A. H., Gessner, M. O., Kawabata, Z. I., Knowler, D. J., Lévêque, C., ... &
1728 Sullivan, C. A. (2006). Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation
1729 challenges. *Biological Reviews*, **81**, 163-182. <https://doi.org/10.1017/S1464793105006950>.
- 1730 Dzialowski, A. E. R., Lennon, J. T., O'Brien, W. J., & Smith, V. H. (2003). Predator-induced
1731 phenotypic plasticity in the exotic cladoceran *Daphnia lumholtzi*. *Freshwater Biology*, **48**, 1593-
1732 1602. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2003.01111.x>
- 1733 Egly, R. M., Annis, G.M., Chadderton, W. L., Peters, J. A., & Larson, E. R. (2019). Predicting the
1734 potential distribution of the non-native red swamp crayfish *Procambarus clarkii* in the Laurentian
1735 Great Lakes. *Journal of Great Lakes Research*, **45**, 150-159. <https://doi.org/10.1016/j.jglr.2018.11.007>.
- 1737 Elías-Gutiérrez, M., Martínez, J. F., Ivanova, N. V., Valdez, M. M., & Hebert, P. D. N. (2008).
1738 DNA barcodes for Cladocera and Copepoda from Mexico and Guatemala, highlights and new
1739 discoveries. *Zootaxa*, **1839**,1-42. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.1839.1.1>
- 1740 Fey, S. B., & Cottingham, K. L. (2011). Linking biotic interactions and climate change to the
1741 success of exotic *Daphnia lumholtzi*. *Freshwater Biology*, **56**, 2196-209,
1742 <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2011.02646.x>.
- 1743 Frisch, D., Havel, J., & Weider, L. J. (2013). The invasion history of the exotic freshwater
1744 zooplankter *Daphnia lumholtzi* (Cladocera, Crustacea) in North America – a genetic analysis
1745 *Biological Invasions*, **15**, 817-828. <https://doi.org/10.1007/s10530-012-0329-3>.
- 1746 Gallardo, C., Gil, V., Hagel, E., Tejada, C., & de Castro, M. (2013). Assessment of climate change
1747 in Europe from an ensemble of regional climate models by the use of Köppen–Trewartha
1748 classification. *International Journal of Climatology*, **33**, 2157-2166.
- 1749 Gama, M., Crespo, D., Dolbeth, M., & Anastácio, P. M. (2017). Ensemble forecasting of *Corbicula*
1750 *fluminea* worldwide distribution: Projections of the impact of climate change. *Aquatic*
1751 *Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, **27**, 675–684. <https://doi.org/10.1002/aqc.2767>
- 1752 Gower, J. C. (1971). A general coefficient of similarity and some of its properties. *Biometrics*,
1753 *27*(4), 857–871. Retrieved from <http://www.jstor.org/stable/2528823>
- 1754 Gray, D. R. (2017). Climate change can reduce the risk of biological invasion by reducing
1755 propagule size. *Biological Invasions*, **19**, 913–923. <https://doi.org/10.1007/s10530-016-1291-2>
- 1756 Guisan, A., Tingley, R., Baumgartner, J. B., Naujokaitis-Lewis, I., Sutcliffe, P. R., Tulloch, A. I. T.,
1757 Buckley, Y. M. (2013). Predicting species distributions for conservation decisions. *Ecology Letters*,
1758 *16*, 1424–1435. <https://doi.org/10.1111/ele.12189>.

- 1759 Harvey-Samuel, T., Ant, T., & Alphey, L. (2017). Towards the genetic control of invasive species.
1760 *Biological Invasions*, **19**, 1683–1703. <https://doi.org/10.1007/s10530-017-1384-6>
- 1761 Havel, J. E., & Hebert, P. D. N. (1993). *Daphnia lumholtzi* in North America: another exotic
1762 zooplankter. *Limnology and Oceanography*, **38**, 1823–1827. <https://doi.org/10.4319/lo.1993.38.8.1823>
- 1764 Havel, J. E., & Shurin, J. B. (2004). Mechanisms, effects, and scales of dispersal in freshwater
1765 zooplankton. *Limnology and Oceanography*, **49**, 1229–1238.
1766 https://doi.org/10.4319/lo.2004.49.4_part_2.1229
- 1767 Havel, J. E., Lee, C. E., & Vander Zanden, M. J. (2005). Do Reservoirs Facilitate Invasions into
1768 Landscapes? *BioScience*, **55**, 518. [https://doi.org/https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2005\)055\[0518:DRFIIJ\]2.0.CO;2](https://doi.org/https://doi.org/10.1641/0006-3568(2005)055[0518:DRFIIJ]2.0.CO;2)
- 1770 Havel, J. E., & Medley, K. A. (2006). Biological Invasions Across Spatial Scales: Intercontinental,
1771 Regional, and Local Dispersal of Cladoceran Zooplankton. *Biological Invasions*, **8**, 459–473.
1772 <https://doi.org/10.1007/s10530-005-6410-4>
- 1773 Havens, K. E., Beaver, J. R., East, T. L., Work, K., Philips, E. J., Cichra, M. F., Rosati, T. C. (2012).
1774 The outcome of the invasion of Florida lakes by *Daphnia lumholtzi*. *Freshwater Biology*, **57**, 552–
1775 562. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2011.02723.x>
- 1776 Hirzel, A. H., Hausser, J., Chessel, D., & Perrin, N. (2002). Ecological-niche factor analysis: how to
1777 compute habitatsuitability maps without absence data? *Ecology*, **83**, 2027–2036.
- 1778 Izzo, C., Doubleday, Z. A., Grammer, G. L., Barnes, T. C., Delean, S., Ferguson, G. J., Gillanders,
1779 B. M. (2016). Multi-species response to rapid environmental change in a large estuary system: A
1780 biochronological approach. *Ecological Indicators*, **69**, 739–748.
1781 <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2016.05.019>
- 1782 Johnson, J. L., & Havel, J. E. (2001). Competition between native and exotic *Daphnia*: In situ
1783 experiments. *Journal of Plankton Research*, **23**, 373–387. <https://doi.org/10.1093/plankt/23.4.373>
- 1784 Johnson, L. E., & Padilla, D. K. (1996). Geographic spread of exotic species: ecological lessons and
1785 opportunities from the invasion of the zebra mussel *Dreissena polymorpha*. *Biological
1786 Conservation*, **78**, 23–33. [https://doi.org/10.1016/0006-3207\(96\)00015-8](https://doi.org/10.1016/0006-3207(96)00015-8)
- 1787 Keller, R., Drake, J., Drew, M., & Lodge, D. (2011). Linking environmental conditions and ship
1788 movements to estimate invasive species transport across the global shipping network. *Diversity and
1789 Distributions*, **17**, 93–102, <http://dx.doi.org/10.1111/j.1472-4642.2010.00696.x>.
- 1790 Kipp, R., Bailey, S. A., & MacIsaac H, Ricciardi A. (2010). Transoceanic ships as vectors for
1791 nonindigenous freshwater bryozoans. *Diversity Distribution* **16**, 77–83.
1792 <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2009.00629.x>

- 1793 Kriticos, D. J., Sutherst, R. W., Brown, J. R., Adkins, S. W., & Maywald, G. F. (2003). Climate
1794 change and the potential distribution of an invasive alien plant: *Acacia nilotica* ssp. *indica* in
1795 Australia. *Journal of Applied Ecology*, **40**, 111–124. [https://doi.org/10.1046/j.1365-](https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.2003.00777.x)
1796 [2664.2003.00777.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.2003.00777.x)
- 1797 Kopf, R. K., Nimmo, D. G., Humphries, P., Baumgartner, L. J., Bode, M., Bond, N. R., ... &
1798 McGinness, H. M. (2017). Confronting the risks of large-scale invasive species control. *Nature*
1799 *Ecology & Evolution*, **1**, 172–75. <https://doi.org/10.1038/s41559-017-0172>.
- 1800 Kotov, A. A., & Taylor, D. J. (2014). *Daphnia lumholtzi* Sars, 1885 (Cladocera: Daphniidae)
1801 invades Argentina. *Journal of Limnology*, **73**. <https://doi.org/10.4081/jlimnol.2014.920>.
- 1802 Labaj, A. L., Michelutti, N., & Smol, J. P. (2018). Cladocera in shallow lakes from the Ecuadorian
1803 Andes show little response to recent climate change. *Hydrobiologia*, **822**, 203–216.
1804 <https://doi.org/10.1007/s10750-018-3681->
- 1805 Leadley, P., Pereira, H. M., Alkemade, R., Fernandez-Manjarrés, J. F., Proença, V., Scharlemann, J.
1806 P. W., & Walpole, M. J. (2010). *Biodiversity scenarios: projections of 21st century change in*
1807 *biodiversity, and associated ecosystem services: a technical report for the global biodiversity*
1808 *outlook 3* (No. 50). UNEP/Earthprint.
- 1809 Lehner, B., Liermann, C. R., Revenga, C., Vörösmarty, C., Fekete, B., Döll, P., ... Wissler, D.
1810 (2011). High-resolution mapping of the world's reservoirs and dams for sustainable river-flow
1811 management. *Frontiers in Ecology and the Environment*, **9**, 494–502.
1812 <https://doi.org/10.1890/100125>
- 1813 Lehner, B., & Grill, G. (2013). Global river hydrography and network routing: Baseline data and
1814 new approaches to study the world's large river systems. *Hydrological Processes*, **27**, 2171–2186.
1815 <https://doi.org/10.1002/hyp.9740>
- 1816 Legendre, P., & Legendre, L. F. (2012). *Numerical ecology* (Vol. 24). Elsevier
- 1817 Locke, A., & Hanson, J. M. (2009). Rapid response to nonindigenous species. 3. A proposed
1818 framework. *Aquatic Invasions*, **4**, 259–273. <https://doi.org/10.3391/ai.2009.4.1.26>
- 1819 Lopes, T. M., Bailly, D., Almeida, B. A., Santos, N. C. L., Gimenez, B. C. G., Landgraf, G. O., ...
1820 Gomes, L. C. (2017). Two sides of a coin: Effects of climate change on the native and non-native
1821 distribution of *Colossoma macropomum* in South America. *PloS One*, **12**, e0179684.
1822 <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0179684>
- 1823 Lukas, J. A. Y., Jourdan, J., Kalinkat, G., Emde, S., Miesen, F. W., Jüngling, H., ... Bierbach, D.
1824 (2017). On the occurrence of three non-native cichlid species including the first record of a feral
1825 population of *Pelmatolapia (Tilapia) mariae* (Boulenger, 1899) in Europe. *Royal Society Open*
1826 *Science*, **4**, 170160. <https://doi.org/10.1098/rsos.170160>

- 1827 Magnuson J.J., Benson B.J., & Kratz T.K. (1990). Temporal coherence in the limnology of a suite
1828 of lakes in Wisconsin, U.S.A. *Freshwater Biology*, **23**, 145–159. <https://doi.org/10.1111/j.1365->
1829 [2427.1990.tb00259.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1990.tb00259.x)
- 1830 Mantovano, T., Schwind, L. T. F., Braghin, L. de S. M., Arrieira, R. L., Tiburcio, V. G.,
1831 Nascimento, K. C., ... Lansac-Toha, F. A. (2018). An analysis of publications on *Daphnia*
1832 *lumholtzi* in freshwater ecosystems. *Limnetica*, **37**, 199–208. <https://doi.org/10.23818/limn.37.17>
- 1833 McDowell, W. G., Benson, A. J., & Byers, J. E. (2014). Climate controls the distribution of a
1834 widespread invasive species: Implications for future range expansion. *Freshwater Biology*, **59**, 847–
1835 857. <https://doi.org/10.1111/fwb.12308>
- 1836 Miller, R. F., Knick, S. T., Pyke, D. A., Meinke, C. W., Hanser, S. E., Wisdom, M. J., & Hild, A. L.
1837 (2011). Characteristics of sagebrush habitats and limitations to long-term conservation. *Greater*
1838 *sage-grouse: ecology and conservation of a landscape species and its habitats. Studies in Avian*
1839 *Biology*, **38**, 145-184.
- 1840 Morrison, L. W., & Porter, S. D. (2005). Phenology and parasitism rates in introduced populations
1841 of *Pseudacteon tricuspis*, a parasitoid of *Solenopsis invicta*. *BioControl*, **50**, 127-141.
1842 <https://doi.org/10.1007/s10526-004-0551-8>
- 1843 Muzinic, C. J. (2000). First record of *Daphnia lumholtzi* Sars in the Great Lakes. *Journal of Great*
1844 *Lakes Research*, **26**, 352-354. [https://doi.org/10.1016/S0380-1330\(00\)70698-8](https://doi.org/10.1016/S0380-1330(00)70698-8)
- 1845 Muhling, B. A., Liu, Y., Lee, S. K., Lamkin, J. T., Roffer, M. A., Muller-Karger, F., & Walter III, J.
1846 F. (2015). Potential impact of climate change on the Intra-Americas Sea: Part 2. Implications for
1847 Atlantic bluefin tuna and skipjack tuna adult and larval habitats. *Journal of Marine Systems*, **148**, 1-
1848 13. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2015.01.010>.
- 1849 Noireau, F., Cortez, M. G. R., Monteiro, F. A., Jansen, A. M., & Torrico, F. (2005). Can wild
1850 *Triatoma infestans* foci in Bolivia jeopardize Chagas disease control efforts?. *Trends in*
1851 *Parasitology*, **21**, 7-10. <https://doi.org/10.1016/j.pt.2004.10.007>.
- 1852 Orlova, M. I., Therriault, T. W., Antonov, P. I., & Shcherbina, G. K. (2005). Invasion ecology of
1853 quagga mussels (*Dreissena rostriformis bugensis*): a review of evolutionary and phylogenetic
1854 impacts. *Aquatic Ecology*, **39**, 401-418. <https://doi.org/10.1007/s10452-005-9010-6>.
- 1855 Pagnucco, K. S., Maynard, G. A., Fera, S. A., Yan, N. D., Nalepa, T. F., & Ricciardi, A. (2015).
1856 The future of species invasions in the Great Lakes-St. Lawrence River basin. *Journal of Great*
1857 *Lakes Research*, **41**, 96-107. <https://doi.org/10.1016/j.jglr.2014.11.004>
- 1858 Patoka, J., Magalhães, A. L. B., Kouba, A., Faulkes, Z., Jerikho, R., & Vitule, J. R. S. (2018).
1859 Invasive aquatic pets: Failed policies increase risks of harmful invasions. *Biodiversity and*
1860 *Conservation*, **27**, 3037–3046. <https://doi.org/10.1007/s10531-018-1581-3>

- 1861 Peterson, A.T. (2003). Predicting the geography of species' invasions via ecological niche
1862 modeling. *The Quarterly Review of Biology*, **78**, 419–433. <https://doi.org/10.1073/pnas.0703993104>
- 1863 Peterson, A. T., & Soberón, J. (2012). Species distribution modeling and ecological niche
1864 modeling: Getting the Concepts Right. *Natureza & Conservação*, **10**, 102–107.
1865 <https://doi.org/10.4322/natcon.2012.019>
- 1866 Peterson, A. T., Soberón, J., Pearson, R. G., Anderson, R. P., Martínez-Meyer, E., Nakamura, M. &
1867 Araújo, M. B. (2011). *Ecological niches and geographic distributions (MPB-49)* Princeton
1868 University Press, Princeton
- 1869 Peterson, T. C., Connolley, W. M., & Fleck, J. (2008). The myth of the 1970s global cooling
1870 scientific consensus. *Bulletin of the American Meteorological Society*, **89**, 1325–1337.
1871 <https://doi.org/10.1175/2008BAMS2370.1>
- 1872 Pelicice, F. M., Azevedo Santos, V. M., Vitule, J. R., Orsi, M. L., Lima Junior, D. P., Magalhães,
1873 A. L., ... & Agostinho, A. A. (2017). Neotropical freshwater fishes imperilled by unsustainable
1874 policies. *Fish and fisheries*, **18**, 1119-1133. <https://doi.org/10.1111/faf.12228>
- 1875 Pereira, L. S., Neves, R. D. A. F., Miyahira, I. C., Kozłowsky-Suzuki, B., Branco, C. W. C., de
1876 Paula, J. C., & dos Santos, L. N. (2018). Non-native species in reservoirs: how are we doing in
1877 Brazil? *Hydrobiologia*, **817**, 71-84. <https://doi.org/10.1007/s10750-017-3446-2>
- 1878 Petitpierre, B., Broennimann, O., Kueffer, C., Daehler, C., & Guisan, A. (2017). Selecting
1879 predictors to maximize the transferability of species distribution models: Lessons from
1880 cross-continental plant invasions. *Global Ecology and Biogeography*, **26**, 275-287.
1881 <https://doi.org/10.1111/geb.12530>
- 1882 Phillips, S. J., Anderson, R. P., & Schapire, R. E. (2006). Maximum entropy modeling of species
1883 geographic distributions. *Ecological Modelling*, **190**, 231-259.
1884 <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026>
- 1885 Polačik, M., Janáč, M., Jurajda, P., Adámek, Z., Ondračková, M., Trichkova, T., & Vassilev, M.
1886 (2009). Invasive gobies in the Danube: invasion success facilitated by availability and selection of
1887 superior food resources. *Ecology of Freshwater Fish*, **18**, 640-649. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.2009.00383.x>
- 1888
- 1889 Rahel, F. J., & Olden, J. D. (2008). Assessing the effects of climate change on aquatic invasive
1890 species. *Conservation biology*, **22**, 521-533. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2008.00950.x>
- 1891 Rangel, T. F., Diniz-Filho, J. A. F., & Bini, L. M. (2010). SAM: a comprehensive application for
1892 spatial analysis in macroecology. *Ecography*, **33**, 46-50. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2009.06299.x>
- 1893
- 1894 Rangel, T. F., & Loyola, R. D. (2012). Labeling ecological niche models. *Natureza &*
1895 *Conservação*, **10**, 119- 126. <https://doi.org/10.4322/natcon.2012.030>

- 1896 Roura-Pascual, N., Suarez, A. V., Gómez, C., Pons, P., Touyama, Y., Wild, A. L., & Peterson, A.
1897 T. (2004). Geographical potential of Argentine ants (*Linepithema humile* Mayr) in the face of
1898 global climate change. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological*
1899 *Sciences*, **271**, 2527-2535. <https://doi.org/10.1098/rspb.2004.2898>
- 1900 Ruiz, G. M., Fofonoff, P. W., Ashton, G., Minton, M. S., & Miller, A. W. (2013). Geographic
1901 variation in marine invasions among large estuaries: effects of ships and time. *Ecological*
1902 *Applications*, **23**, 311-320. <https://doi.org/10.2307/23440996>
- 1903 Ruiz, G. M., Fofonoff, P. W., Steves, B. P., & Carlton, J. T. (2015). Invasion history and vector
1904 dynamics in coastal marine ecosystems: a North American perspective. *Aquatic Ecosystem Health*
1905 *& Management*, **18**, 299-311. <https://doi.org/10.1080/14634988.2015.1027534>.
- 1906 Sala, O. E., Chapin, F. S., Armesto, J. J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., & Leemans, R.
1907 (2000). Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science*, **287**, 1770-1774.
1908 <https://doi.org/10.1126/science.287.5459.1770>
- 1909 Seebens, H., Essl, F., Dawson, W., Fuentes, N., Moser, D., Pergl, J., ... & Blasius, B. (2015). Global
1910 trade will accelerate plant invasions in emerging economies under climate change. *Global Change*
1911 *Biology*, **21**, 4128-4140. <https://doi.org/10.1111/gcb.13021>
- 1912 Silva, W. M., & Roche, K. F. (2017). Occurrence of the AFRO-Asian species *Mesocyclops ogunnus*
1913 *onabamiro*, 1957 (Crustacea: Copepoda) in the Amazon river basin. *Brazilian Journal of*
1914 *Biology*, **77**, 209-211. <https://doi.org/10.1590/1519-6984.14515>
- 1915 Silva-Briano, M., Arroyo-Bustos, G., Beltrán-Álvarez, R., Adabache-Ortiz, A., & Galván de la
1916 Rosa, R. (2010). *Daphnia Ctenodaphnia lumholtzi* GO Sars, 1885 (Crustacea: Cladocera); un
1917 cladóceros exótico en México. *Hidrobiológica*, **20**(3), 275-280.
- 1918 Simberloff, D., & Von Holle, B. (1999). Positive interactions of non-indigenous species: invasive
1919 collapse? *Biological Invasion*, **1**, 21 – 32.
- 1920 Simões, N. R., Robertson, B. A., Lansac-Tôha, F. A., Takahashi, E. M., Bonecker, C. C., Velho, L.
1921 F. M., & Joko, C. Y. (2009). Exotic species of zooplankton in the upper Paraná River floodplain,
1922 *Daphnia lumholtzi* Sars, 1885 (Crustacea: Branchiopoda). *Brazilian Journal of Biology*, **69**, 551-
1923 558. <http://dx.doi.org/10.1590/S1519-69842009000300010>.
- 1924 Soberón, J. (2007). Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of
1925 species. *Ecology Letters*, **10**, 1115-1123. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01107.x>
- 1926 Sobrino, E., Moreno, A. G., Sánchez, E.D., Mata, D. S., Gavilán, R. 2000. The expansion of
1927 thermophilic plants in the Iberian Peninsula as a sign of climatic change. Pp. 163–184. In
1928 Fingerprints” of climate change: adapted behaviour and shifting species ranges (eds Walther, G. R.,
1929 Burga, C. A. & Edwards, P. J.) (Kluwer Academic/Plenum Publishers).

- 1930 Sorensen, K. H., & Sterner, R. W. (1992). Extreme cyclomorphosis in *Daphnia lumholtzi*.
1931 *Freshwater Biology*, **28**, 257-262. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1992.tb00582.x>.
- 1932 Stockwell, D. (1999). The GARP modelling system: problems and solutions to automated spatial
1933 prediction. *International Journal of Geographical Information Science*, *13*(2), 143-158.
- 1934 Swaffar, S. M., & O'Brien, W. J. (1996). Spines of *Daphnia lumholtzi* create feeding difficulties for
1935 juvenile bluegill sunfish (*Lepomis macrochirus*). *Journal of Plankton Research*, **18**, 1055-1061.
1936 <https://doi.org/10.1093/plankt/18.6.1055>
- 1937 Taylor, S., Kumar, L., Reid, N., & Kriticos, D. J. (2012). Climate change and the potential
1938 distribution of an invasive shrub, *Lantana camara* L. *PloS One*, **7**, e35565.
1939 <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0035565>
- 1940 Terribile, L. C., & Diniz-Filho, J. A. F. (2010). How many studies are necessary to compare niche-
1941 based models for geographic distributions? Inductive reasoning may fail at the end. *Brazilian*
1942 *Journal of Biology*, **70**, 263-269. <http://dx.doi.org/10.1590/S1519-69842010000200005>.
1943 PMID:20549059
- 1944 Thomas, C. D. (2010). Climate, climate change and range boundaries. *Diversity and*
1945 *Distributions*, **16**, 488-495. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2010.00642.x>.
- 1946 Thomaz, S. M., Bini, L. M., & Bozelli, R. L. (2007). Floods increase similarity among aquatic
1947 habitats in river-floodplain systems. *Hydrobiologia*, **579**, 1-13. [https://doi.org/10.1007/s10750-006-](https://doi.org/10.1007/s10750-006-0285-y)
1948 [0285-y](https://doi.org/10.1007/s10750-006-0285-y)
- 1949 Tingley, M. W., Monahan, W. B., Beissinger, S. R., & Moritz, C. (2009). Birds track their
1950 Grinnellian niche through a century of climate change. *Proceedings of the National Academy of*
1951 *Sciences*, **106**, 19637-19643. <https://doi.org/10.1073/pnas.0901562106>
- 1952 Tricarico, E., Junqueira, A. O., & Dudgeon, D. (2016). Alien species in aquatic environments: a
1953 selective comparison of coastal and inland waters in tropical and temperate latitudes. *Aquatic*
1954 *Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, **26**, 872-891. <https://doi.org/10.1002/aqc.2711>
- 1955 Walther, G. R., Roques, A., Hulme, P. E., Sykes, M. T., Pyšek, P., Kühn, I., & Czucz, B. (2009).
1956 Alien species in a warmer world: risks and opportunities. *Trends in Ecology & Evolution*, **24**, 686-
1957 693. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.06.008>
- 1958 Vitule, J. R. S., Freire, C. A., Vazquez, D. P., Nuñez, M. A., & Simberloff, D. (2012). Revisiting
1959 the potential conservation value of non-native species. *Conservation biology*, **26**, 1153-1155.
1960 <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2012.01950.x>.
- 1961 Ware, C., Berge, J., Jelmert, A., Olsen, S. M., Pellissier, L., Wisz, M., & Alsos, I. G. (2016).
1962 Biological introduction risks from shipping in a warming Arctic. *Journal of Applied Ecology*, **53**,
1963 340-349. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12566>.

- 1964 Wang, M., & Lu, M. (2016). Tilapia polyculture: a global review. *Aquaculture research*, **47**, 2363-
1965 2374. <http://dx.doi.org/10.1111/are.12708>.
- 1966 Woodward, G., Benstead, J. P., Beveridge, O. S., Blanchard, J., Brey, T., Brown, L. E., & Jennings,
1967 S. (2010). Ecological networks in a changing climate. In *Advances in ecological research*. **42**, p.
1968 71-138 Academic Press
- 1969 Zago, A. C., Franceschini, L., Garcia, F., Schalch, S. H. C., Gozi, K. S., & Silva, R. J. D. (2014).
1970 Ectoparasites of Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) in cage farming in a hydroelectric reservoir in
1971 Brazil. *Revista Brasileira de Parasitologia Veterinária*, **23**(2), 171-178.
1972 <http://dx.doi.org/10.1590/S1984-29612014041>
- 1973 Zanata, L. H., Espíndola, E. L. G., Rocha, O., & Pereira, R. H. G. (2003). First record of *Daphnia*
1974 *lumholtzi* (Sars, 1885), exotic cladoceran, in São Paulo state (Brazil). *Brazilian Journal of*
1975 *Biology*, **63**, 717-720. <https://doi.org/10.1590/S1519-69842003000400019>.
- 1976 Zarfl, C., Lumsdon, A. E., Berlekamp, J., Tydecks, L., & Tockner, K. (2015). A global boom in
1977 hydropower dam construction. *Aquatic Sciences*, **77**, 161-170. [https://doi.org/10.1007/s00027-014-](https://doi.org/10.1007/s00027-014-0377-0)
1978 [0377-0](https://doi.org/10.1007/s00027-014-0377-0)
- 1979
- 1980
- 1981
- 1982
- 1983
- 1984
- 1985
- 1986
- 1987
- 1988
- 1989
- 1990
- 1991
- 1992

1993 APÊNDICE 1. Lista de bacias hidrográficas classificadas como suscetibilidade muito alta e alta suscetibilidade de
1994 acordo com o índice de invasividade nos períodos atual e futuro.

	Presente	2050 (4.5)	2050 (8.5)	2080 (4.5)	2080 (8.5)
Suscetibilidade muito alta (0.81-1)	Gulf Coast, Pampas Region, United States, North Atlantic Coast,	Black Sea, North Coast	United States, North Atlantic Coast, Tiber, Black Sea, North Coast, Pampas Region, Gironde, Don, St Lawrence, Rhne, Adriatic Sea - Greece - Black Sea Coast, Italy, West Coast, Dnieper, Danube.	United States, North Atlantic Coast, Tiber, Black Sea, North Coast, Pampas Region, Gironde, Rhne, Don, St Lawrence, Adriatic Sea - Greece - Black Sea Coast, Italy, West Coast.	United States, North Atlantic Coast, Tiber, Black Sea, North Coast, Don, Tiber, Dniester, St John, Gironde, Rhne, Neva, Pampas Region, Danube, United States, North Atlantic Coast, Wisla, Italy, West Coast, Neman, Rhine, France, South Coast, Volga, Adriatic Sea - Greece - Black Sea Coast, Oder, Daugava,
Suscetibilidade alta (0.61-0.80)	Mar Chiquita	Tiber, United States, North Atlantic Coast, Gironde	Italy, East Coast, France, South Coast, Gulf of Mexico, North Atlantic Coast, Po, Rhine, Loire, Dniester, Mar Chiquita, St John	Danube, France, South Coast, Dnieper, Gulf of Mexico, North Atlantic Coast, Italy, East Coast, Mar Chiquita, Po, Dniester, Rhine, Loire	Maas, Loire, Ems – Weser, Italy, East Coast, Po, Elbe, Seine.
Suscetibilidade moderada (0.60-0.41)	China Coast, Tiber, Murray – Darling, Australia, East Coast, Mississippi – Missouri, Po, North Gulf, Italy, West Coast, La Plata	Pampas Region, Rhne, Adriatic Sea - Greece - Black Sea Coast, Po, Italy, West Coast, Don, Danube, St Lawrence, Dniester, Italy, East Coast, France, South Coast, Dnieper	Wisla, China Coast, Maas, Mississippi – Missouri, Seine, Murray – Darling, Ebro, Elbe, Neman, Ems – Weser, France, West Coast, Australia, East Coast, Gulf Coast	Wisla, Mississippi – Missouri, Maas, St John, Oder, Ebro ,Murray – Darling, Seine, China Coast, France, West Coast, Gulf Coast, Australia, East Coast, Ems - Weser ,Spain - Portugal, Atlantic Coast, Elbe	France, West Coast, Ural, Baltic Sea Coast, Scheldt, Ebro, Mississippi – Missouri, Mar Chiquita, China Coast Black Sea, South Coast, Spain - Portugal, Atlantic Coast
Suscetibilidade baixa (0.40-0.21)	Adriatic Sea - Greece - Black Sea Coast, Yangtze	Rhine, Mar Chiquita, Gulf of Mexico, North Atlantic Coast,	Spain - Portugal, Atlantic Coast, Yangtze, Black Sea, South	Neman, La Plata, Black Sea- South Coast, Yangtze, Volga, Scheldt ,	Murray – Darling, Gulf of Mexico, North Atlantic Coast,

**Suscetibilidade
muito baixa
(0.20-0.0)**

Guadiana, Italy, East Coast, Guadalquivir, Black Sea, North Coast, Gironde, France, South Coast, Mediterranean Sea Islands, Ziya He, Interior, Tagus, South Africa South Coast, Rhne Salinas Grandes, Uruguay - Brazil, South Atlantic Coast, Japan, Spain, South and East Coast	Loire, Maas, Wisla, Murray - Darling, China Coast, Mississippi - Missouri, France, West Coast, Oder, Seine, Ebro, Ems - Weser, Australia, East Coast, Elbe, Spain - Portugal, Atlantic Coast, Gulf Coast, Yangtze	Coast, Scheldt Volga, Daugava,, La Plata, Mediterranean Sea, East Coast, Ziya He Interior, Atlantic Ocean Seaboard, Spain, South and East Coast, Caspian Sea- South West Coast, Douro, Mediterranean Sea Islands, Caspian Sea Coast, Japan, Tagus	Daugava, Mediterranean Sea, East Coast, Tagus, Douro Spain, South and East Coast .Mediterranean Sea Coast. Atlantic Ocean Seaboard. Caspian Sea, South West Coast, North and South Korea ,Ural	Australia, East Coast, Atlantic Ocean Seaboard, Finland, Ziya He, Interior, Caspian Sea Coast, Yangtze, Japan, Saskatchewan - Nelson, Bo Hai - Korean Bay, North Coast, Caspian Sea, South West Coast, Gulf Coast, Columbia and Northwestern United States, Douro
Danube, St Lawrence, Mediterranean Sea Islands, Sweden, Huang He, Mediterranean Sea, East Coast, Africa, Indian Ocean Coast, Xun Jiang ,Douro, Grande - Bravo, West Coast, Spain - Portugal, Atlantic Coast, Don, Caspian Sea, South West Coast, Ro Verde, He, America, Colorado Mediterranean	, Neman St John Scheldt Black Sea, South Coast Mediterranean Sea, East Coast Douro Volga Caspian Sea, South West Coast Ziya He, Interior North and South Korea Spain, South and East Coast Mediterranean Sea Islands Daugava Atlantic Ocean Seaboard Tagus Caspian Sea Japan South America, Colorado Huang He	Neva Ural Huang He South America, Colorado South Africa, South Coast Salinas Grandes England and Wales Columbia and Northwestern United States North and South Korea Uruguay - Brazil, South Atlantic Coast Guadalquivir New Zealand Tasmania Negro Lake Balkash Bo Hai - Korean Bay, North Coast Xun Jiang Ireland	Ural Japan Ziya He, Interior South America, Colorado Baltic Sea Coast Salinas Grandes Neva Huang He Guadiana South Africa, South Coast England and Wales Columbia and Northwestern United States Guadiana Uruguay - Brazil, South Atlantic Coast New Zealand Negro Bo Hai - Korean Bay, North Coast Tasmania California Lake Balkash Ireland	Mediterranean Sea Islands Sweden Huang He Mediterranean Sea, East Coast North and South Korea Fraser South America, Colorado Ob Hudson Bay Coast Russia, South East Coast Salinas Grandes Negro Spain, South and East Coast Tasmania Lake Balkash New Zealand Tagus South Africa, South Coast Ireland Uruguay - Brazil,

South Coast, Seine ,California, Gulf of Mexico, North Atlantic Coast, Australia, West Coast , Atlantic Ocean Seaboard ,Rhine ,Scheldt, Black Sea, South Coast ,Caribbean ,Maas, Tigris – Euphrates, Limpopo Caspian Sea Coast ,Australia, South Coast, Indus, Tasmania ,Dniester Madagascar ,South China Sea Coast, South Chile, Pacific Coast, Rift Valley, Caribbean Coast South ,Africa, West Coast, East Brazil, South Atlantic Coast North , America, Colorado Negro Papaloapan ,Dnieper, Syr Darya, Mexico, Northwest Coast , Australia, Interior, Ro Balsas, Amu Darya, New Zealand, Sao	South Africa, South Coast Uruguay - Brazil, South Atlantic Coast Salinas Grandes Guadalquivir Baltic Sea Coast Columbia and Northwestern United States California New Zealand Ural Guadiana England and Wales Neva Australia, West Coast Lake Balkash Xun Jiang Tasmania Mediterranean South Coast Negro Australia, South Coast Syr Darya Bo Hai - Korean Bay, North Coast South Chile, Pacific Coast Tigris - Euphrates Sweden Indus Saskatchewan - Nelson North America, Colorado South Africa, West Coast Hudson Bay Coast Ro Grande - Bravo Fraser Caspian Sea, East Coast Limpopo Caribbean Coast Brazil, South Atlantic Coast Northwest Coast , Australia, Interior, Ro Balsas, Amu Darya, New Zealand, Sao	Sweden California Saskatchewan - Nelson Mediterranean South Coast Australia, West Coast Australia, South Coast Guadiana Syr Darya Hudson Bay Coast Finland South Chile, Pacific Coast Indus Fraser Scotland South Africa, West Coast Tigris - Euphrates North America, Colorado Caribbean Caspian Sea, East Coast Limpopo South China Sea Coast Ob Caribbean Coast Ro Grande - Bravo Amu Darya Scandinavia, North Coast Russia, South East Coast Madagascar Ro Balsas Pacific and Arctic Coast Africa, North West Coast Orinoco South Argentina, South Atlantic Coast	Xun Jiang Sweden Mediterranean South Coast Australia, West Coast South Chile, Pacific Coast Syr Darya Australia, South Coast Finland Hudson Bay Coast Saskatchewan - Nelson Caribbean Scotland Indus South Africa, West Coast Tigris - Euphrates Fraser North America, Colorado Ro Grande - Bravo Caspian Sea, East Coast Limpopo South China Sea Coast Africa, Indian Ocean Coast Scandinavia, North Coast Amu Darya Ob Caribbean Coast Africa, North West Coast Pacific and Arctic Coast Madagascar Southern Central America South Argentina, South Atlantic Coast Orinoco Gobi Interior Africa, East Central Coast Nile	South Atlantic Coast Scotland South Chile, Pacific Coast Australia, West Coast Australia, South Coast Syr Darya Scandinavia, North Coast California Mediterranean South Coast Amur Xun Jiang Indus North America, Colorado South Africa, West Coast Caribbean Amu Darya Yenisey Pacific and Arctic Coast Caspian Sea, East Coast Tigris - Euphrates Gobi Interior Caribbean Coast South Argentina, South Atlantic Coast Mackenzie Siberia, West Coast Madagascar Africa, North West Coast
--	--	--	---	---

**Não suscetível
(0.0-0.0)**

Francisco ,Southern Central America ,Africa, East Central Coast, Amazon ,Africa, North West Coast ,Caspian Sea, East Coast Oder, Australia, North Coast, Elbe, Bo Hai - Korean Bay, North Coast ,Zambezi, Wisla ,North Chile, Pacific Coast, Africa, Red Sea - Gulf of Aden Coast, Columbia and Northwestern United States ,Nile, Lake Balkash ,Africa, North Interior, Pacific and Arctic Coast ,Congo	Madagascar Amu Darya Africa, North West Coast Ob Amazon Pacific and Arctic Coast Africa, East Central Coast	Africa, East Central Coast Gobi Interior Amazon Nile	Amazon		
Great Basin Fraser Saskatchewan - Nelson Northwest Territories Hudson Bay Coast Churchill St John Mackenzie Pacific Ocean - Noth Baja California Mexico, Interior Ro Lerma Pacific Central Coast Isthmus of			Great Basin Northwest Territories Churchill Mackenzie Pacific Ocean - Noth Mexico, Northwest Coast Baja California Mexico, Interior North Gulf Ro Verde Ro Lerma Pacific Central Coast Papaloapan Isthmus of Tehuantepec	Great Basin Northwest Territories Churchill Mackenzie Pacific Ocean - Noth Mexico, Northwest Coast Baja California Mexico, Interior North Gulf Ro Verde Ro Lerma Pacific Central Coast Ro Balsas Papaloapan Isthmus of	Great Basin Northwest Territories Churchill Pacific Ocean - Noth Ro Grande - Bravo Mexico, Northwest Coast Baja California Mexico, Interior North Gulf Ro Verde Ro Lerma Pacific Central Coast Ro Balsas Papaloapan

Tehuantepec	Grijalva	-	Tehuantepec	Isthmus	of
Grijalva	Usumacinta	-	Grijalva	Tehuantepec	
Usumacinta	Yucatn		Usumacinta	Grijalva	-
Yucatn	Peninsula		Yucatn Peninsula	Usumacinta	
Peninsula	Southern		Magdalena	Yucatn Peninsula	
Magdalena	Central America		Northeast	South	Southern Central
Orinoco	Magdalena		America, South	America	
Northeast	Northeast South		Atlantic Coast	Magdalena	
South	America, South		Tocantins	Orinoco	
America,	Atlantic Coast		North Brazil, South	Northeast	South
South Atlantic	Tocantins		Atlantic Coast	America, South	
Coast	North Brazil,		Parnaiba	Atlantic Coast	
Tocantins	South Atlantic		East Brazil, South	Amazon	
North Brazil,	Coast		Atlantic Coast	Tocantins	
South Atlantic	Parnaiba		Sao Francisco	North Brazil,	
Coast Parnaiba	East Brazil,		North Argentina,	South Atlantic	
North	South Atlantic		South Atlantic	Coast	
Argentina,	Coast		Coast	Parnaiba	
South Atlantic	Sao Francisco		Central Patagonia	East Brazil, South	
Coast South	North		Highlands	Atlantic Coast	
Argentina,	Argentina,		Colombia	-	Sao Francisco
South Atlantic	South Atlantic		Ecuador, Pacific	North Argentina,	
Coast Central	Coast		Coast	South Atlantic	
Patagonia	Central		Peru, Pacific Coast	Coast	
Highlands	Patagonia		North Chile,	Central Patagonia	
Colombia	Highlands		Pacific Coast	Highlands	
-	Colombia		-	Colombia	-
Ecuador,	Ecuador, Pacific		Denmark	-	Ecuador, Pacific
Pacific Coast	Coast		Germany Coast	Coast	
Peru, Pacific	Peru, Pacific		Poland Coast	Peru, Pacific	
Coast La Puna	Coast		Narva	Coast	
Region	North Chile,		Russia, Barents Sea	North Chile,	
England and	Pacific Coast		Coast	Pacific Coast	
Wales Ireland	La Puna Region		Arctic Ocean	La Puna Region	
Scotland Ems -	Denmark		-	Guadiana	
Weser	Germany Coast		Northern Dvina	Guadalquivir	
Denmark	Poland Coast		Iceland	Denmark	-
-	Narva		Amur	Germany Coast	
Germany	Russia, Barents		Russia, South East	Poland Coast	
Coast Sweden	Sea Coast		Coast	Narva	
Poland Coast	Arctic Ocean		Tarim Interior	Russia, Barents	
Neman Volga	Islands		Plateau of Tibet	Sea Coast	
Ural Daugava	Northern Dvina		Interior	Arctic Ocean	
Narva Baltic	Iceland		Hong (Red River)	Islands	
Sea Coast	Amur		Viet Nam, Coast	Northern Dvina	
Neva	Tarim Interior		Mekong	Iceland	
Scandinavia,	Plateau of Tibet		Gulf of Thailand	Tarim Interior	
North Coast	Interior		Coast	Plateau of Tibet	
Finland	Hong (Red		Chao Phraya	Interior	
Russia,	River)		Peninsula Malaysia	South China Sea	
Barents Sea	Viet Nam, Coast		Salween	Coast	
Coast Arctic	Mekong		Sittang	Hong (Red River)	
Ocean Islands					
Northern					

Dvina	Iceland	Gulf of Thailand	Irrawaddy	Viet Nam, Coast
Amur	Russia,	Coast	Bay of Bengal,	Mekong
South	East	Chao Phraya	North East Coast	Gulf of Thailand
Coast	Gobi	Peninsula	Hainan	Coast
Interior	Tarim	Malaysia	Sumatra	Chao Phraya
Interior		Salween	Java - Timor	Peninsula
Plateau	of	Sittang	Irian Jaya Coast	Malaysia
Tibet	Interior	Irrawaddy	Taiwan	Salween
North	and	Bay of Bengal,	Sulawesi	Sittang
South	Korea	North East	Kalimantan	Irrawaddy
Hong	(Red	Coast	North Borneo	Bay of Bengal,
River)	Viet	Hainan	Coast	North East Coast
Nam,	Coast	Sumatra	Philippines	Hainan
Mekong	Gulf	Java - Timor	Ganges -	Sumatra
of	Thailand	Irian Jaya Coast	Bramaputra	Java - Timor
Coast	Chao	Taiwan	Yasai	Irian Jaya Coast
Phraya		Sulawesi	Brahamani	Taiwan
Peninsula		Kalimantan	Mahandi	Sulawesi
Malaysia		North Borneo	India North East	Kalimantan
Salween		Coast	Coast	North Borneo
Sittang		Philippines	Godavari	Coast
Irrawaddy	Bay	Ganges -	Krishna	Philippines
of	Bengal,	Bramaputra	Pennar	Ganges -
North	East	Yasai	India East Coast	Bramaputra
Coast	Hainan	Brahamani	Cauvery	Yasai
Sumatra	Java -	Mahandi	India South Coast	Brahamani
Timor	Irian	India North East	India West Coast	Mahandi
Jaya	Coast	Coast	Tapti	India North East
Taiwan		Godavari	Narmada	Coast
Sulawesi		Krishna	Mahi	Godavari
Kalimantan		Pennar	Sabarmati	Krishna
North Borneo		India East Coast	Sri Lanka	Pennar
Coast		Cauvery	Fly	India East Coast
Philippines		India South	Papua New Guinea	Cauvery
Ganges -		Coast	Coast	India South Coast
Bramaputra		India West	Palau and East	India West Coast
Yasai		Coast	Indonesia	Tapti
Brahamani		Tapti	Sepik	Narmada
Mahandi	India	Narmada	Solomon Islands	Mahi
North	East	Mahi	Lena	Sabarmati
Coast		Sabarmati	Siberia, North	Sri Lanka
Godavari		Sri Lanka	Coast	Fly
Krishna		Fly	Yenisey	Papua New
Pennar	India	Papua New	Kara Sea Coast	Guinea Coast
East	Coast	Guinea Coast	Siberia, West Coast	Palau and East
Cauvery	India	Palau and East	Eastern Jordan -	Indonesia
South	Coast	Indonesia	Syria	Sepik
India	West	Sepik	Dead Sea	Solomon Islands
Coast	Tapti	Solomon Islands	Sinai Peninsula	Lena
Narmada	Mahi	Lena	Red Sea, East	Siberia, North
Sabarmati	Sri	Siberia, North	Coast	Coast
Lanka	Fly	Coast	Arabian Peninsula	Kara Sea Coast

Papua New Guinea Coast	Yenisey Kara Sea Coast	Persian Gulf Coast	Eastern Jordan - Syria
Palau and East Indonesia	Siberia, West Coast	Central Iran	Syria
Sepik Solomon Islands	Eastern Jordan - Syria	Arabian Sea Coast	Dead Sea
Lena Siberia, North Coast	Dead Sea	Hamun-i-Mashkel	Sinai Peninsula
Yenisey Kara Sea Coast	Sinai Peninsula	Helmand	Red Sea, East Coast
Ob Siberia, West Coast	Red Sea, East Coast	Farahrud	Arabian Peninsula
Eastern Jordan - Syria	Arabian Peninsula	Senegal	Persian Gulf Coast
Dead Sea	Persian Gulf Coast	Niger	Central Iran
Sinai Peninsula	Central Iran	Shebelli - Juba	Arabian Sea Coast
Red Sea, East Coast	Arabian Sea Coast	Congo	Central Iran
Arabian Peninsula	Hamun-i-Mashkel	Zambezi	Arabian Sea Coast
Persian Gulf Coast	Helmand	Orange	Coast
Central Iran	Farahrud	Lake Chad	Hamun-i-Mashkel
Arabian Sea Coast	Senegal	Rift Valley	Helmand
Hamun-i-Mashkel	Niger	Africa, South Interior	Farahrud
Helmand	Shebelli - Juba	Africa, North Interior	Senegal
Farahrud	Congo	Africa, Red Sea - Gulf of Aden Coast	Niger
Senegal	Zambezi	Africa, West Coast	Nile
Niger	Orange	Gulf of Guinea	Shebelli - Juba
Shebelli - Juba	Lake Chad	Angola, Coast	Congo
Orange	Rift Valley	Namibia, Coast	Zambezi
Lake Chad	Africa, South Interior	Volta	Limpopo
Rift Valley	Africa, North Interior	Australia, North Coast	Orange
Africa, South Interior	Africa, Indian Ocean Coast	Australia, Interior	Lake Chad
Africa, North Interior	Africa, Red Sea - Gulf of Aden Coast	South Pacific Islands	Rift Valley
Africa, Indian Ocean Coast	Africa, West Coast		Africa, South Interior
Africa, Red Sea - Gulf of Aden Coast	Gulf of Guinea		Africa, North Interior
Africa, West Coast	Angola, Coast		Africa, North Interior
Gulf of Guinea	Namibia, Coast		Africa, Indian Ocean Coast
Angola, Coast	Volta		Africa, East Coast
Namibia, Coast	Australia, North Coast		Central Coast
Volta	Australia, Interior		Africa, Red Sea - Gulf of Aden Coast
Australia, North Coast	South Pacific Islands		Coast
Australia, Interior			Africa, West Coast
South Pacific Islands			Gulf of Guinea
			Angola, Coast
			Namibia, Coast
			Volta
			Australia, North Coast
			Australia, Interior
			South Pacific Islands

1996 **4 MUDANÇAS CLIMÁTICAS REDUZEM A RIQUEZA DE COPÉPODES**
1997 **EM UMA BACIA NEOTROPICAL**
1998

1999

Resumo

2000

2001

2002

2003

2004

2005

2006

2007

2008

2009

2010

2011

2012

2013

2014

2015

2016

2017

2018

2019

2020

A mudança climática é uma ameaça eminente à biodiversidade global. As mudanças potenciais nos processos fisiológicos e ecológicos promovidas pelas mudanças climáticas podem afetar a distribuição e a persistência de espécies em um ambiente. Nesse sentido, o estudo teve como objetivo prever por meio da técnica de modelagem de nicho ecológico os efeitos das mudanças climáticas sobre a diversidade α de copépodes na bacia Paraná-Paraguai e identificando áreas de refúgio de interesse para a conservação. Também foi quantificada a incerteza preditiva entre modelos de nicho e modelos de circulação geral atmosfera-oceano. Foram utilizadas variáveis climáticas e ambientais de temperatura, precipitação e disponibilidade hídrica para modelar a distribuição geográfica de 43 espécies de copépodes que seguiram os critérios pré-estabelecidos pela modelagem. A abordagem de projeção combinada para obtenção do modelo consenso foi utilizada para interpretação dos resultados. As previsões evidenciaram uma grande contração no range de copépodes diante dos cenários futuros. Os resultados de riqueza de espécies indicaram que no final do século XXI poderá ocorrer uma perda de até 39,53% das espécies na bacia. Alguns tributários do rio Paraná pertencentes a essa bacia poderão manter a função de refúgio climático para as espécies em 2050 e 2080. Ainda, o estudo revelou que a maior fonte de incerteza nas previsões de mudanças na distribuição de espécies é proveniente do uso de diferentes algoritmos de nicho no processo de modelagem. Visto que muitos dos rios da bacia Paraná-Paraguai estão sujeitos a represamentos e que as mudanças climáticas deverão impactar gravemente esses ambientes, espera-se que os resultados deste estudo tenham implicações práticas no planejamento estratégico de conservação nos rios livres de barragem, recuperação das áreas degradadas em refúgios climáticos e, ainda, na inclusão destes em sistemas de unidades de conservação.

2021

Palavras-chave Macroecologia, Refúgio climático, Aquecimento global, Incertezas preditivas, Diversidade alfa

2022

2023

2024

2025

2026

2027

2028

2029

2030

2031

2032

2033

2034

2035

2036

2037

2038

2039

4 CLIMATE CHANGE REDUCES COPEPOD RICHNESS IN A NEOTROPICAL BASIN

ABSTRACT

Climate change is an imminent threat to global biodiversity. Potential changes in the physiological and ecological processes promoted by climate change may affect the distribution and persistence of species in an environment. In this sense, the study aimed to predict, by means of the species distribution modeling technique, the effects of climate change on the α -diversity of copepods in the Paraná-Paraguay basin and identifying areas of refuge of conservation interest. We also quantified the predictive uncertainty between niche models and general atmosphere-ocean circulation models, Climatic and environmental variables of temperature, precipitation and water availability were used to model the geographic distribution of 43 copepod species that followed the pre-established criteria by the modeling. The combined projection approach to obtain the consensus model was used to interpret the results. Our predictions showed a sharp contraction in the range of copepods in future scenarios, Species richness results indicated that by the end of the 21st century a loss of up to 39.53% of species in the basin could occur. Some tributaries of the Paraná River belonging to this basin may maintain the function of climate refuge for the species in 2050 and 2080. Also, our study revealed that the greatest source of uncertainty in the prediction of changes in species range comes from the use of different algorithms, niche in the modeling process. Since many of the rivers in the Paraná-Paraguay basin are subject to impoundment and climate change could further affect this environment, it is expected that the results of this study will have practical implications for the strategic conservation planning of the dam-free rivers, land reclamation, degraded rivers and the inclusion of climate refuges in protected area systems.

Keywords Macroecology, Climate refuge, Global warming, Predictive uncertainty, Alpha diversity

2085 **4.1 Introdução**

2086 As mudanças climáticas são uma das principais ameaças à biodiversidade e têm gerado grandes
2087 debates conservacionistas e socioeconômicos em todo o mundo [1–3]. Devido ao aumento
2088 progressivo das mudanças climáticas faz-se necessário entender seus distintos componentes, como
2089 temperaturas extremas, aumento da frequência de tempestades, alterações nos padrões de
2090 precipitação e ocorrência de períodos de secas e cheias extremas [4–6].

2091 Os componentes das mudanças climáticas promovem alterações em todos os níveis de
2092 organização biológica, compreendendo desde o desempenho individual das espécies até os atributos
2093 ecossistêmicos [7–9], especialmente os de água doce [10,11]. Nesses ambientes, em particular, o
2094 aumento da temperatura e as alterações nos regimes de precipitação têm levado a uma perda
2095 acentuada de espécies [12–14].

2096 Sabe-se que a temperatura é um dos principais fatores ambientais que exercem efeito sobre o
2097 metabolismo dos organismos, regulando sua sobrevivência, reprodução, crescimento e distribuição
2098 [13,15,16]. O aumento gradual da temperatura altera a fisiologia das espécies para tolerar condições
2099 mais quentes, modificando eventos cruciais do ciclo de vida para o período de clima favorável, de
2100 forma que espécies busquem faixas de distribuição que apresentem condições ambientais que
2101 satisfaçam seu nicho térmico [7,17–19]. Entretanto, quando as espécies não se aclimatam as novas
2102 condições ou não conseguem encontrar áreas favoráveis para sobrevivência, elas podem entrar em
2103 um processo de extinção[4,19].

2104 Compreender as modificações na distribuição de um conjunto de espécies ao longo de amplas
2105 escalas espaciais requer a previsão da adequabilidade climática de cada uma das espécies em estudo
2106 [20]. Os modelos de nicho ecológico (ENMs) têm sido amplamente utilizados para esse fim [20–
2107 23]. Esses modelos preveem áreas climaticamente adequadas para o estabelecimento das espécies e
2108 estimam sua distribuição potencial levando em consideração os dados climáticos-ambientais e a
2109 ocorrências das espécies [24,25]. Frente aos cenários de mudanças climáticas os resultados obtidos
2110 pelos ENMs podem ser utilizados pelos gestores ambientais e órgãos tomadores de decisão na

2111 elaboração de políticas e na implementação de estratégias que visem a conservação da
2112 biodiversidade [26]. Apesar da importância desses modelos eles apresentam incertezas preditivas
2113 intrínsecas que precisam ser identificadas [27]. Quando o foco preditivo envolve mudanças nas
2114 condições climáticas de uma determinada região, essas incertezas podem ser provenientes de fontes
2115 metodológicas que podem estar associadas, por exemplo, aos ENMs e modelos climáticos de
2116 circulação [28].

2117 Embora, a maior parte dos estudos envolvendo a predição da área de distribuição de espécies
2118 por meio de ENMs frente às mudanças no clima sejam baseados em uma única espécie [29–31], há
2119 uma aplicação crescente desses sobre o conjunto de espécies dentro de uma comunidade [15,32,33].
2120 Muitas são as maneiras utilizadas para avaliar a resposta das espécies de uma comunidade em
2121 relação a um fator ambiental, sendo a diversidade alfa (riqueza de espécies) a medida ecológica
2122 mais empregada nos últimos anos [31,34,33, 35].

2123 Assim como a diversidade alfa, uma ferramenta importante que tem sido utilizada na
2124 conservação e manejo dos ecossistemas é o aninhamento de espécies [36] que se baseia na
2125 distribuição não randômica dos indivíduos. O padrão aninhado ocorre quando as espécies são
2126 perdidas de maneira contínua e as comunidades mais pobres em espécies representam subconjuntos
2127 das comunidades mais especiosas em um espaço geográfico [37]. As comunidades biológicas
2128 também são dinâmicas, mudando suas riquezas e composições espacialmente e temporalmente
2129 [38,39]. Assim, a alteração nos gradientes ambientais, como os de riqueza de espécies, é um fator
2130 importante a ser estudado uma vez que desencadeia mudanças nos padrões de aninhamento, com
2131 alternâncias nos ambientes com maior e menor riqueza.

2132 Atualmente há uma lacuna no conhecimento sobre a previsão da diversidade de espécies
2133 zooplancônicas frente a modelos de nicho ecológico em períodos atuais e em cenários de mudanças
2134 climáticas. Dentre as comunidade aquáticas, os copépodes, organismos planctônicos, representam
2135 um grupo de extrema importância para os ecossistemas aquáticos uma vez que atuam como um elo
2136 energético entre os produtores e níveis tróficos superiores, como larvas de peixes e invertebrados

2137 [40]. Os copépodes apresentam também uma elevada sensibilidade às mudanças nas condições
2138 ambientais, o que pode explicar a distribuição desses organismos [41]. Diante disso, constituem um
2139 grupo ideal para indicar as mudanças em condições ambientais resultantes do aquecimento global
2140 [42], visto que a variabilidade climática modifica sua biogeografia e a fenologia, o que pode
2141 resultar, em alterações níveis tróficos superiores que se alimentam desses organismos [43–45].

2142 Neste contexto, o estudo teve como objetivo avaliar os efeitos das mudanças climáticas sobre a
2143 diversidade α da comunidade de copépodes na bacia Paraná-Paraguai, uma importante bacia para a
2144 riqueza de copépodes na América do Sul. De maneira específica (i) investigou-se se haverá
2145 mudanças na diversidade alfa (riqueza de espécies) frente aos períodos futuros de mudanças
2146 climáticas (2050 e 2080) em relação ao cenário atual; (ii) previu-se as principais regiões de refúgio
2147 do clima para ocorrência das espécies de copépodes; (iii) verificou-se se períodos futuros
2148 correspondem a um subconjunto de espécies do presente (iv) mapearam-se as incertezas preditivas
2149 embutidas na modelagem de nicho ecológico, quantificando a contribuição de diferentes fontes de
2150 variação que entram nos modelos, relacionadas a ENMs e Modelos de Circulação Geral Atmosfera-
2151 Oceano (AOGCMs).

2152

2153 **4.2 Materiais e métodos**

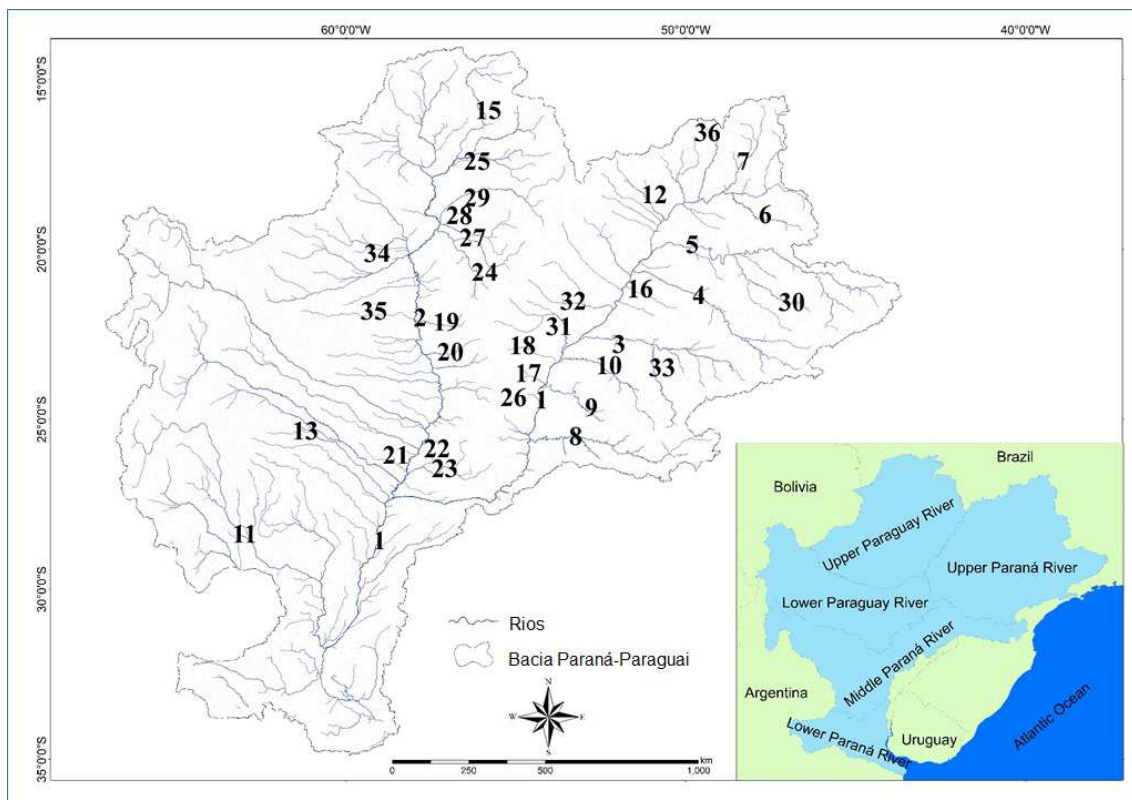
2154 4.2.1 Área de estudo

2155 A bacia Paraná-Paraguai faz parte de uma bacia maior, bacia do Prata, que ocupa grande porção
2156 do Sul, Sudeste e Centro-Oeste do Brasil, parte do território da Argentina, leste da Bolívia e
2157 Paraguai (Fig 1). Embora seja ecologicamente importante, a bacia é altamente impactada por ações
2158 antrópicas como a construção de reservatórios hidroelétricos, despejos de efluentes, entre outras
2159 [46]. Dentre os rios que formam a bacia, o Paraná e Paraguai são considerados os mais importantes
2160 em extensão. O rio Paraná é considerado o segundo maior sistema fluvial em termos de extensão da
2161 América do Sul (4.965 km), o décimo do mundo em descarga de água, e o quarto em área de
2162 drenagem (2.8×10^6 km). O rio pode ser classificado em Alto Paraná que se encontra

2163 completamente dentro do território brasileiro, com exceção de um trecho ao longo do reservatório
 2164 de Itaipu, que faz fronteira com o Paraguai [47]; em Médio Paraná que corresponde ao trecho desde
 2165 a foz do rio Paraguai até a província de Corrientes na Argentina; e Baixo Paraná que desagua no
 2166 Rio da Prata [48]. Destacam-se os tributários do rio Paranná, como Rio Grande, Paranaíba, Tietê,
 2167 Paranapanema e Iguaçu pela sua importância ecológica na bacia.

2168 Com uma extensão de 2.400 km o rio Paraguai abrange desde o planalto das cabeceiras ao norte
 2169 da cidade de Caçadores, no Estado do Mato Grosso, Brasil, até sua confluência com o rio Paraná,
 2170 perto de Corrientes, na Argentina [49]. Ao longo do seu curso pode-se classificar o rio em Paraguai
 2171 Superior, Alto Paraguai, Médio Paraguai e Paraguai Inferior [49]. O Paraguai Superior nasce na
 2172 Serra de Araporé (Estado do Mato Grosso) e se estende até Cáceres-MT. O Alto Paraguai está
 2173 localizado entre Cáceres e a foz do Rio Apa, O Médio Paraguai, por sua vez, encontra-se no trecho
 2174 situado entre a foz do Rio Apa e Assunção, Paraguai. Por fim, o Paraguai Inferior, compreende o
 2175 trecho entre Assunção e a confluência com o Rio Paraná. Dentre os tributários que desaguam no rio
 2176 Paraguai destacam-se o Rio Salado, Rio Bermejo e Rio Aguaray-Guazú [49].

2177



2178

2179 **Fig 1.** Mapa da bacia Paraná-Paraguai com indicação dos principais rios que a compõe (1. Rio Paraná, 2. Rio Paraguai,
2180 3. Rio Paranapanema, 4. Rio Tietê, 5. Rio Grande, 6. Rio Paranaíba, 7. Rio Corumbá, 8. Rio Iguaçu, 9. Piquiri, 10. Ivaí,
2181 11. Rio Salado, 12. Rio Verde, 13. Rio Bermejo, 14. Rio Pilcomayo, 15. Rio Cuiabá, 16. Aguapeí, 17. Rio Amambai,
2182 18. Rio Ivinhema, 19. Rio Aquidabán, 20. Rio Ypané, 21. Rio Aguaray-Guazú, 22. Rio Manduvirá, 23. Tebicuary-mí,
2183 24. Rio Apa, 25. Rio São Lourenço, 26. Rio Iguatemi, 27. Rio Miranda, 28. Rio Aquidauana, 29. Rio Negro, 30. Rio
2184 Capivari, 31. Rio Vacaria, 32. Rio Brilhante, 33. Rio Tibagi, 34. Rio Yacaré, 35. Rio Monte Lindo, 36. Rio Turvo.

2185

2186 4.2.2 Ocorrência das espécies

2187 A comunidade de copépodes foi escolhida como objeto de estudo devido a sua sensibilidade a
2188 variações térmicas e ao elevado número de espécies registradas na bacia Paraná-Paraguai. Os dados
2189 de ocorrência desses microcrustáceos foram obtidos por meio da base de dados Global Biodiversity
2190 Information Facility (www.gbif.org). Foram acrescentados, também, dados fornecidos por
2191 amostragens de campo realizadas pelo Núcleo de Pesquisas em Limnologia, Ictiologia e
2192 Aquicultura – Nupélia e por uma extensa revisão na literatura na base de dados ISI
2193 (<http://www.isiknowledge.com/>) e Google Scholar (<http://www.google.com>). Todas as
2194 ocorrências foram verificadas para corrigir ambiguidades ou excluir informações sem coordenadas
2195 geográficas, bem como registros duvidosos ou que não possuíam o nome correto e atualizado das
2196 espécies.

2197 Os registros de ocorrência de cada espécie foram mapeados sobre uma malha geográfica regular de
2198 7.261 células com resolução 15 km² de longitude por 15 km² de latitude, compreendendo toda bacia
2199 Paraná-Paraguai. Sobre a malha geográfica foi gerada uma matriz binária de presença (1) e pseudo-
2200 ausência (0) a partir dos dados de ocorrência das espécies.

2201

2202 4.2.3 Variáveis bioclimáticas

2203 De acordo com a tolerância ambiental das espécies, quatro variáveis preditoras bioclimáticas foram
2204 selecionadas para o presente e futuro (2050 e 2080): temperatura máxima do mês mais quente (°C;
2205 TMAX), temperatura mínima do mês mais frio (°C; TMIN), precipitação do mês mais seco (mm;
2206 PMIN), precipitação do mês mais chuvoso (mm; PMAX). Essas variáveis são apontadas como os
2207 principais componentes bioclimáticos que determinam a distribuição dos organismos na Terra

2208 (Segundo Petitpierre et al. (2017) [50]). Foram adicionadas duas variáveis hidrológicas
2209 disponibilizadas pelo banco de dados geográficos HYDRO1K (<https://lta.cr.usgs.gov/HYDRO1K>),
2210 sendo elas o valor de elevação do nó de origem do segmento de fluxo (m; FRMelevation) e o
2211 comprimento do fluxo a jusante do nó de origem (m; TOUPFlow1). A elevação (altitude) é
2212 importante devido à influência e restrição impostas à distribuição de espécie. Os valores
2213 comprimento do fluxo a jusante do nó de origem estão relacionados à ordem do segmento, onde
2214 valores mais baixos estão associados a rios menores e valores mais altos estão associados aos
2215 maiores. Todas as variáveis foram re-escaladas de acordo com uma grade de 15 km de resolução
2216 para a construção dos *layers* climático-ambientais.

2217 Previsões futuras (anos 2050 e 2080) das variáveis bioclimáticas foram extraídas a partir do modelo
2218 do Painel Intergovernamental sobre Mudanças Climáticas, 5º Relatório de Avaliação (IPCC-AR5)
2219 (<http://ccafs-climate.org>), para o cenário de emissão de carbono moderado otimista (RCP 4.5).
2220 Foram utilizados, também, quatro Modelos Gerais de Circulação Atmosférica-Oceânico
2221 (AOGCMs): CSIRO (Australia's Commonwealth Scientific and Industrial Research's General
2222 Organization), MIROC (Model for Interdisciplinary Research on Climate), MRI (Meteorological
2223 Research Institute) e NCAR (Climate models developed by the National Center for Atmospheric
2224 Research).

2225

2226 4.2.4 Modelos de nicho ecológico

2227 Assumindo que os padrões de ocorrência de espécies na natureza são determinados em grandes
2228 escalas espaciais por suas respostas a um conjunto de condições ambientais (refletindo o
2229 componente Grinnellian do nicho ecológico [50]), foram utilizados os modelos de nicho ecológico
2230 (ENMs) para prever a área de distribuição das espécies de copépodes na bacia Paraná-Paraguai.

2231 Para avaliar as variações na ocorrência das espécies de copépodes, considerando os diferentes
2232 tempos e cenários de emissão, foram utilizados seis ENMs que diferem conceitualmente e
2233 estatisticamente. Os modelos selecionados foram: Bioclim (BIOCLIM [51]), Distância Euclideana

2234 (EUCDIST [52]), Distância de Gower (GOWD [53]), Análise de Fator de Nicho Ecológico (ENFA
2235 [54]) Máxima Entropia (MAXENT [55]) e Algoritmo Genético para Produção de Conjunto de
2236 Regras (GARP [56]). Esses modelos fornecem previsões distintas da área de distribuição dos
2237 copépodes gerando estimativas de incerteza sobre qual é o mais adequado para representar a
2238 distribuição geográfica das espécies [28]. Visando superar essa incerteza e minimizar os erros, foi
2239 empregada uma abordagem de previsão conjunta, que fornece um consenso (CONS), entre os
2240 diferentes ENMs [57]. Por meio da obtenção de um modelo de consenso, os erros que afetam de
2241 maneira distinta cada ENMs tendem a minimizar-se mutuamente [58].

2242 Para cada ENMs os dados de ocorrência das espécies foram divididos, aleatoriamente em 75% para
2243 a calibração (dados treino) e 25% para a avaliação (dados teste -ROC). Este processo foi repetido
2244 100 vezes pela validação cruzada para cada ENMs (100 repetições x 6 modelos). Para cada ENMs,
2245 as previsões do consenso de adequabilidade foram convertidas em um vetor binário de 1/0
2246 (presença e ausência em cada célula), utilizando o limiar que maximiza os valores de sensibilidade e
2247 especificidade na característica operacional do receptor.

2248 A distribuição das espécies de copépodes ao longo da área de estudo foi estimada a partir de 600
2249 predições (6 ENMs x 100 randomizações), de acordo com as condições climáticas do presente,
2250 futuro (2050 e 2080) e para o cenário moderado-otimista (4.5), produzindo, deste modo, três tempos
2251 diferentes (atual e duas projeções climáticas x um cenário RCP). Os resultados de adequabilidade
2252 obtidos pela modelagem, para cada ENM no tempo presente e EMN e AOGCM nos tempos futuros
2253 (2050 e 2080), foram ponderados pelas estatísticas do TSS (True Skill Statistics [59]). O método
2254 TSS é definido como Sensibilidade + Especificidade - 1, em que a sensibilidade é a proporção de
2255 verdadeiros positivos e a especificidade é a proporção de verdadeiros negativos. Os valores iguais a
2256 +1 são uma predição perfeita e os valores iguais ou menores que zero não são predições melhores
2257 que as randômicas [59].

2258

2259

2260 4.2.5 Riqueza de espécies (diversidade α)

2261 A diversidade alfa (grades que representam locais) foi considerada como uma representação da
2262 riqueza de espécies locais [60-61]. Para determinar a riqueza de espécies de copépodes foi
2263 empregada a estratégia de modelagem em nível de comunidade “*predict first, assemble later*” [62],
2264 em que as áreas de distribuição das espécies individuais são modeladas uma a uma em função dos
2265 preditores ambientais, e, em seguida, sobrepostos para obter o valor da riqueza de espécies em cada
2266 célula da grade. Para o cálculo da riqueza foram utilizados os *outputs* de presença e ausência
2267 provenientes do modelo consenso (CONS), sendo os valores do presente comparados aos de 2050 e
2268 2080 por meio uma análise de variância unifatorial (ANOVA) [63-64]. Os mapas de riqueza de
2269 copépodes foram gerados no programa R [65] com auxílio do pacote ggplot2.

2270 Baseado nos resultados gerados pelos ENMs, foi realizada a Análise de Componentes Principais
2271 (PCA) [64] para comparar a adequabilidade da riqueza de espécies derivada de ENMs alternativos e
2272 seu consenso para os distintos períodos estudados. Essa análise permitiu: i) avaliar como os ENMs
2273 convergem na estimativa da riqueza de espécies de copépodes e ii) determinar qual modelo reflete a
2274 principal direção principal de variação entre os mapas de riqueza) [58], uma informação útil quando
2275 múltiplos modelos consenso são empregados [66; 58].

2276

2277 4.2.6 Aninhamento da comunidade de copépodes

2278 Para avaliar se a comunidade de copépodes dos cenários futuros é aninhada ao tempo presente
2279 foram construídas três matrizes de presença e ausência dos dados modelados, sendo cada uma
2280 correspondente aos tempos estudados (presente, 2050 e 2050). Posteriormente, foram calculados
2281 para cada célula da grade o NODF (“Métrica de aninhamento baseada em Sobreposição e
2282 Decreasing Fill ”) [67-68] através da função “*oecosimu*” e com o auxílio do pacote *vegan* [69] no
2283 ambiente R [65]. Para obter um valor de aninhamento que represente os tempos estudados
2284 (presente, 2050 e 2080) foram calculadas as médias com todos os valores obtidos. Para testar a
2285 significância dos resultados obtidos pelo aninhamento foi realizada uma análise de modelo nulo

2286 [70]. O modelo nulo foi calculado aleatorizando-se somente as linhas da matriz, ou seja, foi mantida
2287 a frequência das espécies. O valor de “*p*” obtido representa o número de vezes em que as linhas
2288 foram aleatorizadas e que o valor encontrado é maior que o observado.

2289 A confecção dos mapas da área de estudo, ocorrência das espécies, reescalonamento das variáveis
2290 ambientais foram realizados no SIG QGIS 2,18 em sistema de referência WGS84 EPGS6933. A
2291 modelagem de distribuição de espécies foi realizada na plataforma computacional BioEnsembles
2292 [66].

2293

2294 4.2.7 Análise de partição das variâncias

2295 Apesar de a PCA ser utilizada para avaliar a semelhança dos mapas de riqueza produzidos por
2296 diferentes ENMs, ela não permite prever as fontes de dados que estão contribuindo para a geração
2297 de incerteza nas previsões entre os diferentes ENMs. Nesse sentido, foi calculada a variância das
2298 previsões de adequabilidade entre os diferentes modelos de nicho (ENMs) e períodos estudados
2299 (2050 e 2080). Posteriormente, foi realizada uma análise de variância com dois fatores sem
2300 replicação (ANOVA-two-way) para investigar qual é a principal fonte de incerteza preditiva [66;
2301 58]. Ao realizar a análise para cada célula da grade, foi possível mapear a porcentagem de cada
2302 componente na variância total e, assim, identificar os diferentes graus de fontes de incerteza ao
2303 longo da bacia Paraná-Paraguai.

2304

2305 4.3 Resultados

2306 Foram encontrados 53 registros de ocorrências de copépodes para a bacia Paraná-Paraguai.
2307 Entretanto apenas 43 seguiram os critérios de ocorrer em pelos menos quatro células distintas
2308 representando o espaço geográfico estudado. Dentre essas espécies, 22 pertencem à família
2309 Cyclopidae e 21 à família Diaptomidae (Tabela 1; Fig 2). As previsões futuras indicaram que
2310 poderá haver uma perda de espécies ao longo dos anos sendo que em 2050 e 2080 apresentarão,
2311 respectivamente 33 e 22 espécies. Muitas das espécies encontradas no presente, como

2312 *Argyrodiaptomus bergi* (Richard, 1897), *Notodiaptomus carteri* (Lowndes, 1934), *Notodiaptomus*
 2313 *spinuliferus* Dussart e M.Tundisi, 1986, *Microcyclops finitimus* Dussart, 1984 e *Scolodiaptomus*
 2314 *corderoi* Wright S., 1936) poderão entrar em extinção nos períodos futuros.

2315

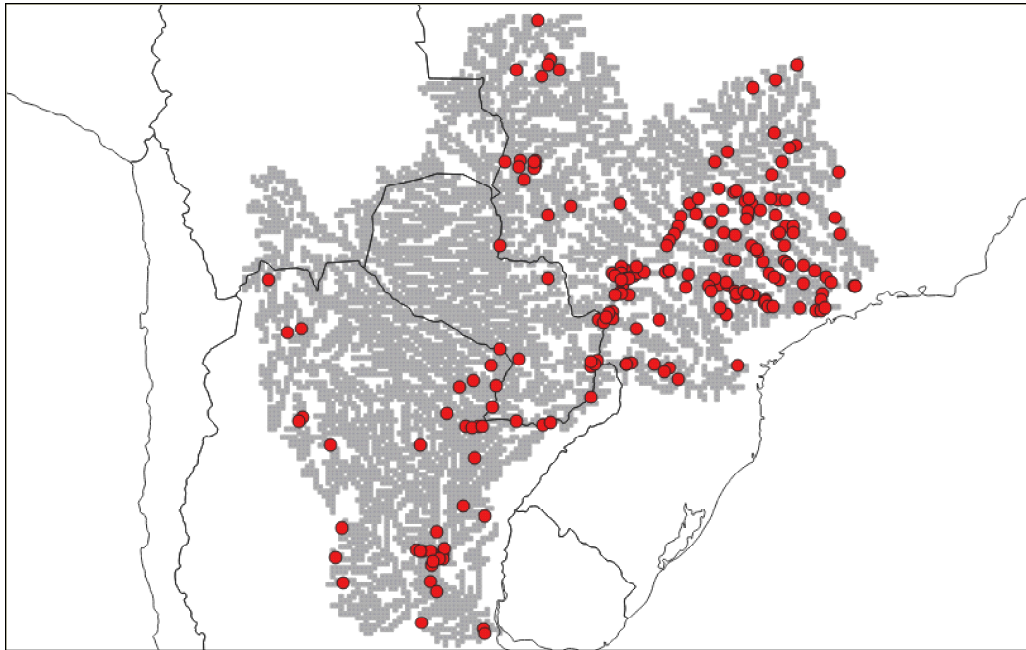
2316 **Tabela 1.** Composição de espécies de copépodes na bacia Paraná-Paraguai no presente e cenários futuros de 2050 e
 2317 2080.

2318

COPEPODA			
	presente	2050	2080
Cyclopidae			
<i>Acanthocyclops robustus</i> (Sars, 1863)	X	X	X
<i>Eucyclops elegans</i> (Herrick 1884)	X	X	X
<i>E. ensifer</i> Kiefer 1936	X	X	X
<i>E. solitarius</i> Herbst, 1959	X	X	
<i>Ectocyclops rubescens</i> (Brady, 1904)	X		
<i>Macrocyclops albidus</i> (Jurine 1820)	X		
<i>Mesocyclops aspericornis</i> (Daday, 1966)	X	X	X
<i>M. longisetus curvatus</i> Dussart, 1987	X		
<i>M. meridianus</i> (Kiefer, 1926)	X	X	X
<i>M. ogunnus</i> Onabamiro, 1957	X	X	X
<i>M. ellipticus</i> Kiefer, 1936	X	X	
<i>Metacyclops laticornis</i> (Lowndes, 1934)	X	X	X
<i>M. mendocinus</i> (Wierzejsy, 1892)	X	X	
<i>Microcyclops alius</i> Kiefer, 1935	X	X	X
<i>M. anceps</i> (Richard, 1897)	X	X	X
<i>M. ceibaensis</i> (Marsh, 1919)	X	X	
<i>M. finitimus</i> Dussart, 1984	X		
<i>Paracyclops chiltoni</i> (Thomson, 1883)	X	X	
<i>Thermocyclops decipiens</i> (Kiefer, 1929)	X		X
<i>T. inversus</i> Kiefer, 1936	X	X	X
<i>T. minutus</i> (Lowndes, 1934)	X	X	X
<i>Tropocyclops prasinus</i> (Fischer, 1860)	X	X	
Diaptomidae			
<i>Argyrodiaptomus azevedoi</i> (Wright S., 1935)	X	X	
<i>A. denticulatus</i> (Pesta, 1927)	X	X	
<i>A. falcifer</i> Daday, 1905	X	X	X
<i>A. furcatus</i> Sars, 1901	X	X	
<i>A. bergi</i> (Richard, 1897)	X	X	
<i>Idiodiaptomus gracilipes</i> Van Douwe (1911)	X	X	
<i>Notodiaptomus anisitsi</i> (Daday, 1905)	X	X	X
<i>N. carteri</i> (Lowndes, 1934)	X		
<i>N. conifer</i> (Sars, 1901)	X	X	X
<i>N. coniferoides</i> (Wright S., 1927)	X		X
<i>N. deitersi</i> (Poppe, 1891)	X	X	X
<i>N. dentatus</i> Paggi, 2001	X	X	X

<i>N. henseni</i> (Dahl, 1894)	X	X	X
<i>N. iheringi</i> (Wright, 1935)	X	X	X
<i>N. incompositus</i> (Brian, 1925)	X	X	X
<i>N. isabelae</i> (Wright, 1936)	X	X	
<i>N. jatobensis</i> (Wright, 1936)	X	X	X
<i>N. spinuliferus</i> Dussart e M.Tundisi, 1986	X		
<i>N. transitans</i> (Kiefer, 1929)	X		
<i>Odontodiptomus paulistanus</i> (Wright, 1936)	X	X	
<i>Scolodiptomus corderoi</i> (Wright S., 1936)	X		

2319



2320

2321 **Fig 2.** Registros de ocorrência observada das 43 espécies de copépodes consideradas na modelagem de distribuição
 2322 obtidos no banco de dados: GBIF (www.gbif.org), literatura publicada e por meio de amostragem de campo.

2323

2324 A análise da PCA realizada com os resultados de riqueza derivados dos ENMs e seus CONS
 2325 revelou que os dois primeiros eixos explicaram uma grande proporção de variação. No tempo
 2326 presente a proporção acumulada de variação representada pelos dois eixos foi de 91,4% (Tabela 2).
 2327 Em todos os períodos estudados (presente, 2050 e 2080), o CONS foi o modelo que mais contribuiu
 2328 para a estruturação do primeiro eixo da PCA, refletindo, assim, a direção principal de variação entre
 2329 os mapas de riqueza das espécies de copépodes (Fig 3). Nesse sentido, os *outputs* derivados do
 2330 consenso (CONS) foram retidos para a interpretação dos resultados.

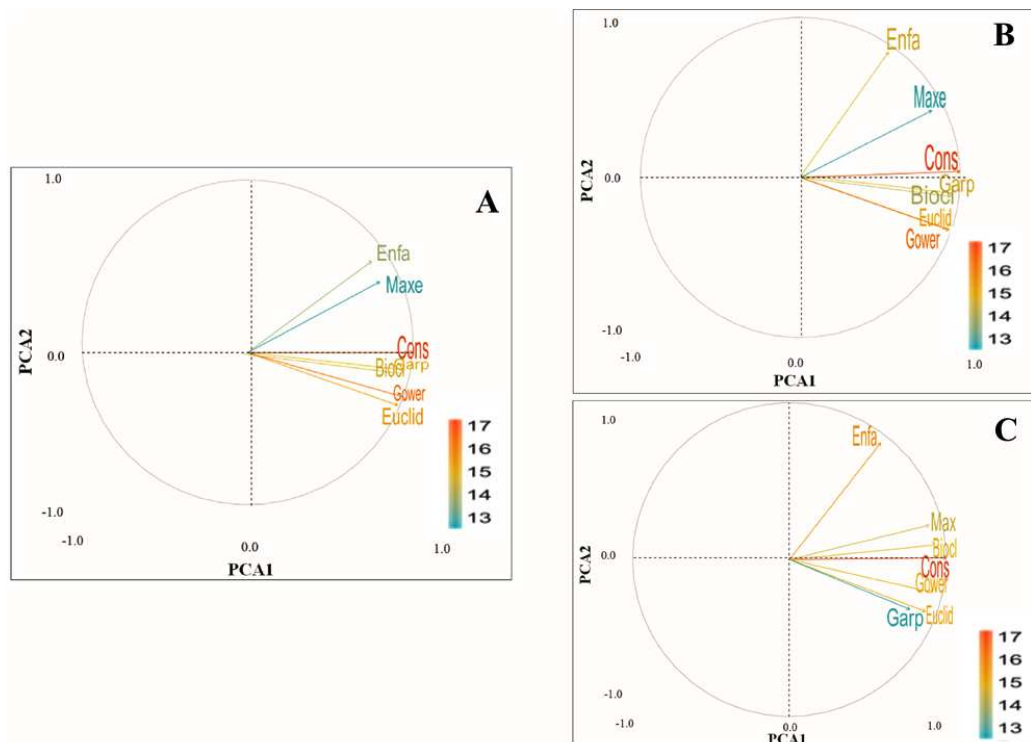
2331

2332 **Tabela 2.** Loadings da PCA para diferentes modelos de ocorrência de espécies de copépodes para a bacia Paraná-
 2333 Paraguai, CONS = modelo de consenso, BIOCL = Bioclim, EUCLID = Distância Euclidiana, GARP = Distância de

2334 Garp, GOWER = Distância Gower, ENFA = Enfa, MAXE = Maxent e ENFA = Enfa, E.E = Explicação do eixo, E.A =
 2335 Explicação Acumulada.
 2336

	Presente		2050		2080	
	PCA1	PCA2	PCA1	PCA2	PCA1	PCA2
CONS	0,99*	-0,01	0,99*	0,037	0,99*	-0,036
BIOCL	0,941	0,119	0,937	-0,119	0,934	0,131
EUCLID	0,908	0,324	0,911	-0,319	0,913	0,327
GARP	0,948	0,105	0,948	-0,109	0,928	0,121
GOWER	0,946	0,174	0,928	-0,328	0,926	0,333
ENFA	0,744	-0,558	0,552	0,779	0,568	-0,766
MAXE	0,799	-0,436	0,821	0,417	0,804	-0,461
E.E%	0,813	0,101	0,778	0,145	0,768	0,15
E.A%	0,914		0,923		0,918	

2337



2338

2339

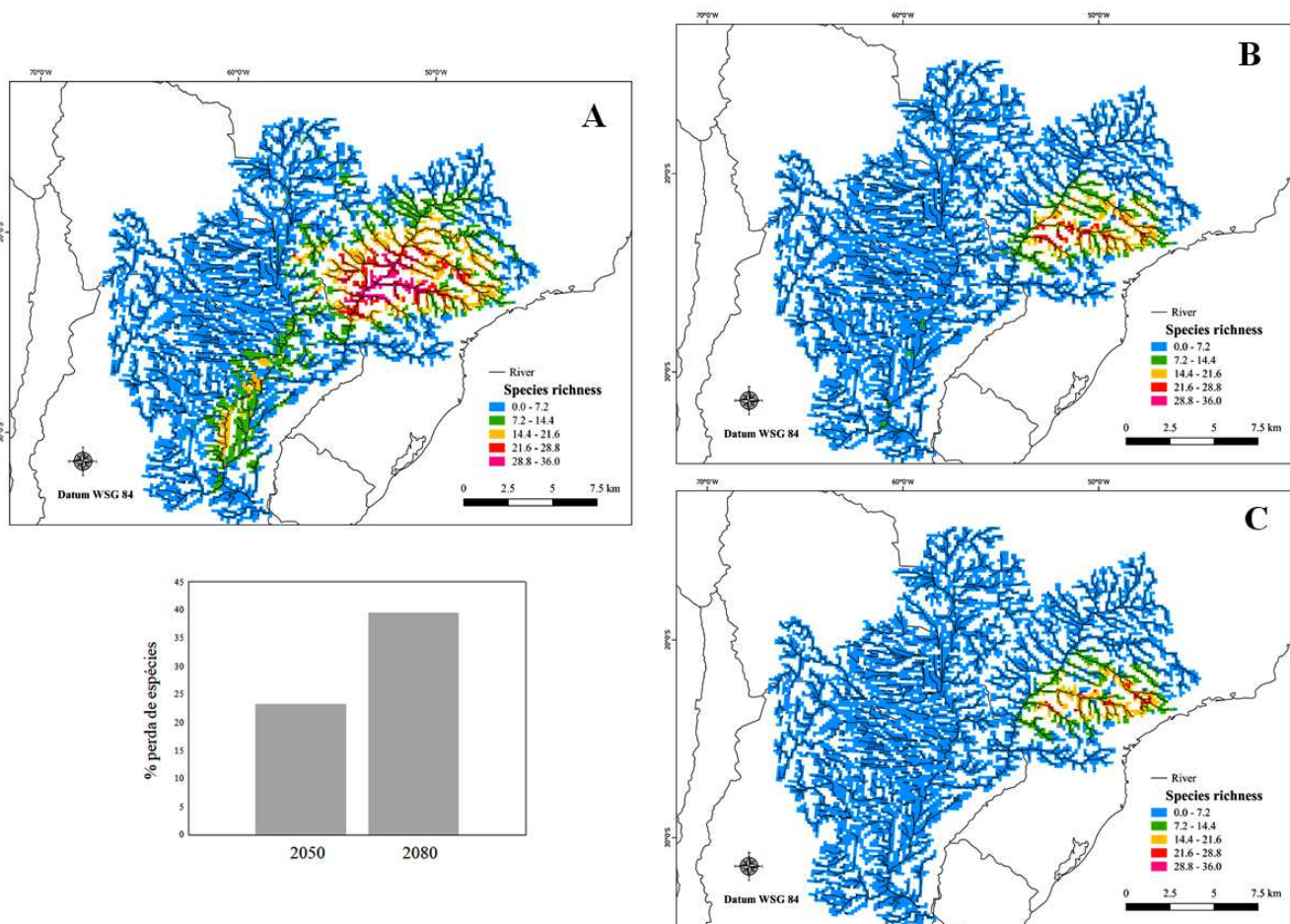
2340 **Fig 3.** Representação dos primeiros eixos PCA de acordo com a adequabilidade ambiental de 43 espécies de copépodes
 2341 para a bacia do Paraná-Paraguai, CONS = modelo de consenso, BIOCL = Bioclim, EUCLID = Distância Euclidiana,
 2342 GARP =Distância de Garp, GOWER = Distância Gower, ENFA = Enfa, MAXE = Maxent e ENFA = Enfa, E.E =
 2343 Explicação do eixo, E.A = Explicação Acumulada.
 2344

2344

2345 A riqueza média de copépodes na bacia Paraná-Paraguai diferiu entre os tempos estudados (current-
 2346 2050: $t = -15,89$, $p = 0,002$; current-2080: $t = -16,62$, $p = 0,001$; 2050-2080: $t = 94,5$ $p = 0,000$. As

2347 predições obtidas pelo CONS, para o tempo presente, evidenciaram que as regiões de maior
 2348 adequabilidade climático-ambiental e, conseqüentemente, de elevada riqueza de copépodes
 2349 correspondem ao trecho do alto Rio Paraná, com picos de riqueza especialmente localizados em
 2350 trechos de sua calha e em tributários da margem esquerda (Paranapanema e Ivaí e Piquirí), cujas
 2351 células foram preditas para abrigar até 36 espécies (Fig 4A). Em contrapartida, regiões da bacia
 2352 Paraguai correspondentes a Bolívia, norte da Argentina e leste do Paraguai apresentaram um baixo
 2353 número de espécies.

2354 Os resultados de riqueza gerados pelo CONS revelaram que 23,25% (10 espécies) e 39,53% (17
 2355 espécies) das espécies tendem a perder 100% das áreas climaticamente adequadas até 2050 e 2080,
 2356 respectivamente (Fig 4B; 4C) Em geral, as maiores perdas de espécies foram identificadas em
 2357 tributários do rio Paraná, como o Tibagi e Iguatemi. Ainda, em relação às principais áreas
 2358 adequadas para a ocorrência de espécies no futuro, as previsões apontaram a porção Leste da bacia
 2359 correspondente aos afluentes da margem esquerda do alto rio Paraná (Paranapanema, Tietê, Ivaí e
 2360 Piquirí) como importantes áreas de refúgio climático para as espécies de copépodes (Fig 4B e 4C).



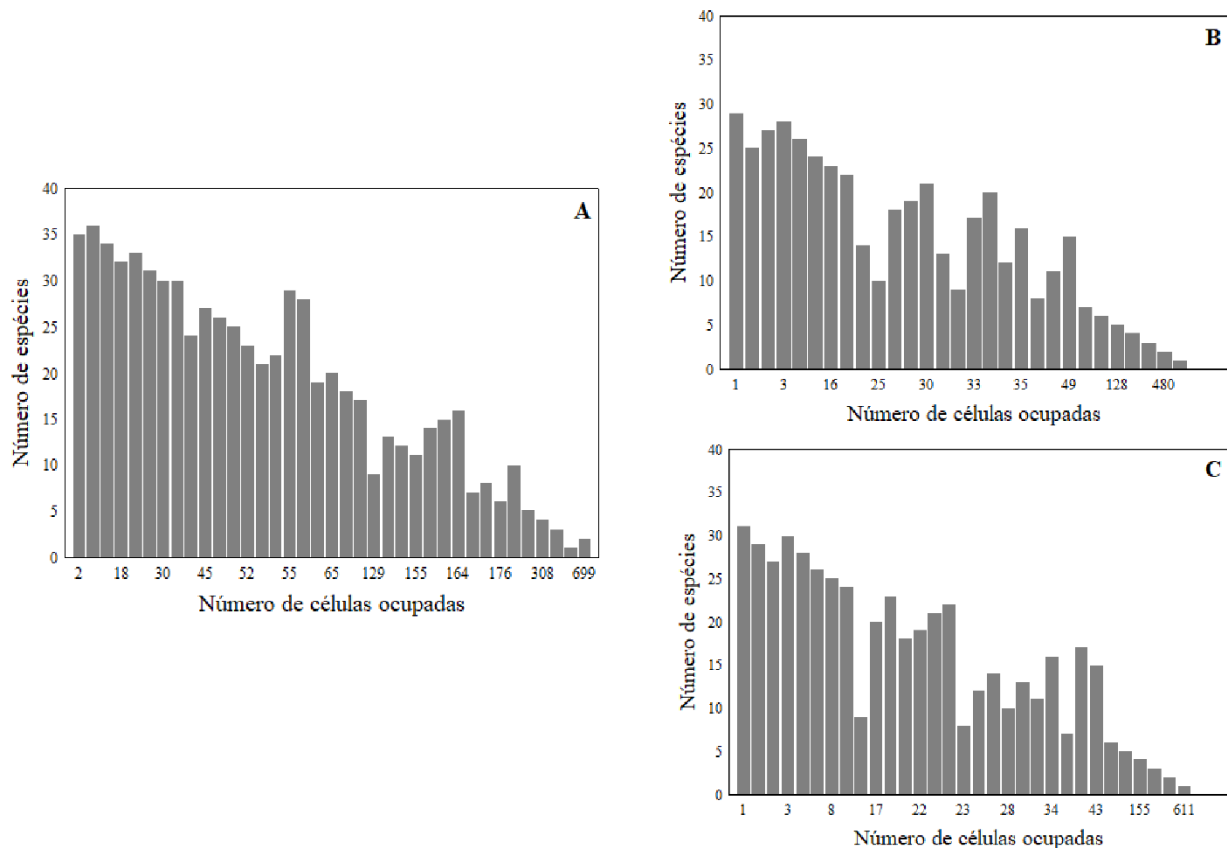
2361

2362

2363 **Fig 4** Riqueza de espécies (diversidade α) de copépodes da bacia Paraná-Paraguai no A) presente, B) 2050 e C) 2080.

2364

2365 De acordo com a predição do tamanho da área de distribuição das espécies de copépodes no período
 2366 atual ao longo bacia Paraná-Paraguai, observou-se um pequeno número de espécies amplamente
 2367 distribuídos na bacia (espécies ocupando mais de 300 células) como *Notodiptomus henseni* (Dahl,
 2368 1894) e *Notodiptomus iheringi* (Wright, 1935) e uma predominância daquelas com área de
 2369 distribuição limitada (até 50 células) como *Argyrodiaptomus bergi* e *Odontodiptomus paulistanus*.
 2370 Com o número de espécies cada vez maior na classe de menor tamanho, as projeções futuras
 2371 revelaram uma drástica contração dos ranges das espécies de copépodes (Fig 5).



2372
 2373 **Fig. 5.** Tamanho do range das espécies de copépodes da bacia Paraná-Paraguai referente às mudanças climáticas futuras
 2374 projetadas (A = presente, B = 2050 e C = 2050). O tamanho da área de distribuição corresponde ao número de células
 2375 ocupadas por cada uma das espécies.

2376
 2377 Ao considerar 9999 aleatorizações da matriz original, a análise de aninhamento foi significativa
 2378 ($p < 0,003$), com um índice de 68,14. Esse resultado indica que a comunidade de copépodes
 2379 apresenta uma distribuição aninhada ao longo do tempo, isto é, as previsões para os períodos
 2380 futuros (2050 e 2080) irão representar um subconjunto de espécies da comunidade encontrada no
 2381 presente.

2382
 2383 A análise de particionamento de incerteza demonstrou que a variância presente nas previsões esteve
 2384 associada principalmente ao uso de diferentes ENMs (Tabela 3). Os ENMs foram a principal fonte

2385 de variação nas previsões tanto em 2050 quanto em 2080, seguida pela interação entre ENMs e
2386 AOGCMs para ambos os tempos.

2387

2388 **Tabela 3.** Proporção mediana da soma total de quadrados da ANOVA de três vias realizada para cada grade da bacia do
2389 Paraná-Paraguai, avaliando a contribuição relativa dos modelos de nicho ecológico (ENM), Modelos de Circulação
2390 Geral do Oceano Atmosférico (AOGCM) e vias de concentração representativas (RCPs) à variabilidade na previsão da
2391 adequabilidade do copepoda para os dois tempos futuros (2050 e 2080).

	2050		2080	
	SS (%) média	Min-max (%)	SS (%) média	Min-max (%)
ENMs	69,67	3,24-99,6	73,6	9,12->99,8
AOGCM	22,15	0-65,3	13,25	0-61,2
ENMs x AOGCM	7,24	0-59,1	8,40	0->30,55

2392

2393 4.4 Discussão

2394 Os componentes climáticos são documentados como os principais direcionadores das mudanças
2395 na distribuição das espécies [71-72]. Assim, os modelos correlativos de distribuição de espécies, os
2396 quais são baseados na relação do clima com a ocorrência das espécies, têm sido amplamente
2397 utilizados em previsões de impacto das mudanças climáticas para meados e final do século [73-75].
2398 Nesse contexto, os resultados indicaram que as mudanças climáticas futuras podem ter forte
2399 influência sobre a riqueza de espécies de copépodes da bacia Paraná-Paraguai, uma vez que
2400 limitarão a disponibilidade as áreas adequadas para a distribuição das espécies a reduzidas porções
2401 da bacia. Foram identificados que as células correspondentes aos períodos futuros representam um
2402 subconjunto do presente. Ainda, os resultados indicaram áreas que tendem ser as mais afetadas
2403 pelas alterações climáticas, bem como aquelas consideradas como refúgios, para as quais medidas
2404 conservacionistas devem ser direcionadas.

2405 As sub-bacias Paranapanema, Ivaí e Tietê, no rio Paraná, destacaram-se em nossas previsões
2406 como áreas prioritárias que podem atuar como refúgios climáticos para as espécies de copépodes
2407 frente às mudanças climáticas previstas para meados e final do século. Os refúgios são considerados
2408 como importantes áreas de conservação, visto que fornecem condições ideais para a manutenção

2409 das espécies durante períodos de clima desfavorável, bem como fontes de propágulo após o clima se
2410 tornar novamente adequado para sua sobrevivência em outras áreas [76-79].

2411 Apesar de ser considerada como uma importante área de distribuição potencial no presente e
2412 como refúgio climático futuro, destaca-se o fato de que a sub-bacia do Paranapanema ser um
2413 sistema fluvial altamente impactado devido à ação de inúmeros reservatórios hidrelétricos dispostos
2414 em série. Dentre as inúmeras sub-bacias brasileiras, a do Paranapanema é a que apresenta a maior
2415 quantidade de reservatórios, principalmente dispostos em sequência [80-82]. Os reservatórios
2416 modificam os aspectos ecológicos do sistema alterando potencialmente a biota aquática [35, 83-84].
2417 Para a comunidade de copépodes os efeitos gerados por esses sistemas são inúmeros [35, 85-87]
2418 como a redução da diversidade alfa [35]. Apesar de ser amplamente regulado por reservatórios é
2419 sugerido o manejo dessas áreas apontadas como refúgios climáticos visto que sustentam um alto
2420 nível de riqueza de copépodes.

2421 O Rio Ivaí (798 km de extensão), um dos principais afluentes na margem esquerda do alto rio
2422 Paraná, foi identificado como refúgio climático para as espécies de copépodes de acordo com
2423 nossas previsões. Essa sub-bacia não apresenta barragem ao longo de toda sua extensão, sendo
2424 muito importante para a manutenção da diversidade aquática pois abriga várias espécies raras e
2425 endêmicas de diferentes grupos taxonômicos [88-89]. Apesar de esse rio estar livre de barragens, há
2426 projetos destinados ao seu represamento que poderão comprometer sua integridade ecológica. Para
2427 impedir que haja a construção hidrelétricas e, conseqüentemente, o detrimento da biota aquática, há
2428 uma mobilização que conta com a participação ativa de comunidades locais, especialistas em leis e
2429 cientistas intitulado “Pró-Ivaí/Piquiri” [90].

2430 Localizado no Estado de São Paulo, o rio Tietê também foi apontado como área de refúgio
2431 climático futuro para as espécies de copépodes. Entretanto, boa parte deste rio, principalmente a
2432 porção superior, é altamente degradado, pois são lançados na sua calha efluentes industriais e
2433 domésticos que levam a eutrofização do mesmo [91]. Em resposta a eutrofização e enriquecimento
2434 de nutrientes provenientes das fontes de poluição, há um aumento na produtividade da comunidade

2435 fitoplanctônica, que passa a apresentar uma elevada dominância, principalmente, por cianobactérias
2436 [92-93], constituídas por espécies consideradas competidoras superiores comparadas às demais
2437 classes de organismos fitoplanctônicos em ambientes eutrofizados [94-95]. As cianobactérias
2438 representam uma classe de algas geralmente não utilizada como recurso pela comunidade de
2439 copépodes visto que apresentam baixo valor nutricional e um elevado teor de toxinas [93, 96-98], o
2440 que pode afetar negativamente a riqueza e abundância da comunidade desses microcrustáceos.

2441 Chama atenção, também, o fato que houve uma redução marcante da área de distribuição das
2442 espécies de copépodos ao longo dos períodos estudados. Em geral, estudos baseados em
2443 modelagem de nicho têm demonstrado a restrição de espécies à pequenas áreas com condições
2444 climáticas adequadas para a manutenção de seu *fitness* e sobrevivência [61, 99-101]. Quando
2445 submetidos a condições que estão fora dos seus requerimentos ambientais ideais, especialmente
2446 daqueles relacionados à temperatura, as demandas metabólicas dos organismos ectotérmicos, como
2447 o zooplactônico, alteram-se, ocorrendo uma diminuição da capacidade de suporte [102], redução
2448 das taxas de ataque e manipulação de suas presas [103-104], podendo levar à uma drástica redução
2449 no seu poder de predação. Ainda, os copépodes possuem capacidade de dispersão limitada
2450 (dispersores passivos) o que pode impossibilitar os movimentos ascendentes e laterais na bacia.
2451 Diante disso, quando as condições ambientais se tornam desfavoráveis para a sobrevivência dos
2452 copépodes eles não conseguem se dispersar livremente para ambientes climaticamente ideais, o que
2453 tende a provocar elevadas reduções na sua área de distribuição e a perda de espécies [105-106].

2454 O padrão aninhado encontrado nesse estudo demonstrou que a comunidade de copépodes dos
2455 períodos futuros é um subconjunto do presente. Isso pode ser justificado devido ao fato que as
2456 espécies planctônicas, cuja dispersão é limitada (dispersão passiva), encontram nos ambientes como
2457 elevado fluxo de corrente, uma barreira que dificulta a substituição de suas espécies por outras
2458 provenientes de diferentes porções da bacia contrárias ao fluxo e dificulta que as espécies se
2459 refugiem para outros ambientes em resposta às mudanças no clima. O padrão aninhado pode ter
2460 ocorrido, também, em ambientes em que as variáveis climáticas e ambientais permaneçam

2461 adequadas a pelo menos uma parte das espécies que as compõem atualmente, sendo as demais um
2462 subconjunto do pool regional atual [107]. Dentre as espécies que, de acordo com nossas previsões,
2463 poderão desaparecer nos períodos futuros, destacam-se: *Argyrodiaptomus bergi*, *Notodiaptomus*
2464 *carteri*, *Notodiaptomus spinuliferus* e *Microcyclops finitimus*. Esses resultados são preocupantes
2465 visto que essas apresentam poucos registros de ocorrência na bacia Paraná-Paraguai, o que pode
2466 leva-las a extinção.

2467 Assim como nos demais estudos baseados em modelos de distribuição de espécies, as análises
2468 desse trabalho contêm incertezas relacionadas ao uso de diferentes modelos de nicho e climáticos
2469 [28;108]. Para melhorar a interpretação das informações e, ainda, fornecer subsídios mais robustos
2470 para gestores e órgãos destinados a tomada de decisão, uma análise mais específica das fontes de
2471 incertezas é recomendada [21, 26, 28]. No atual estudo a análise de particionamento por incerteza
2472 evidenciou que os ENMs foram as principais fontes de incertezas preditivas nos tempos estudados.
2473 Corroborando com estudos anteriores, os resultados demonstraram que os ENMs são o componente
2474 que embute maior variabilidade nas predições [21, 28]. O fato de os ENMs serem os responsáveis
2475 pela maior variabilidade nas previsões de distribuição das espécies indica que uma forma de obter
2476 maior robustez analítica é combinar múltiplos modelos e gerar um consenso [20, 26].

2477 As previsões futuras, especialmente as do final deste século, revelaram que muitas das espécies da
2478 comunidade de copépodes (como *Argyrodiaptomus bergi*, *Notodiaptomus carteri* e *Notodiaptomus*
2479 *spinuliferus*) estão sob forte ameaça devido aos efeitos das alterações climáticas. A perda de parte, e
2480 até mesmo da totalidade das áreas climaticamente adequadas para a ocorrência de múltiplas
2481 espécies de copépodes na bacia Paraná-Paraguai, associada à baixa plasticidade adaptativa das
2482 mesmas em relação às variações das condições climáticas, pode contribuir para o declínio
2483 populacional e extinção das espécies ao longo do tempo. A extinção dessas espécies tem o potencial
2484 de afetar negativamente a organização das demais comunidades aquáticas devido à sua importância
2485 ecológica como elo energético entre os produtores e consumidores de maiores ordens. Sugere-se,
2486 assim, a necessidade de implementar medidas de gestão e políticas governamentais integradas

2487 destinadas a manutenção da integridade ecológica dos rios considerados como refúgios climáticos.
2488 Enfatiza-se, também, a necessidade de criação de novas Unidades de Conservação, especialmente
2489 na porção leste da bacia Paraná-Paraguai. Nesse sentido, espera-se que os resultados deste estudo
2490 tenham implicações práticas no planejamento estratégico de conservação de sub-bacias, a exemplo
2491 da manutenção de rios com a função de refúgio climático livres de barragens, iniciativas de
2492 recuperação de áreas degradadas nesses rios, e ainda na inclusão destes em sistemas de unidades de
2493 conservação.

2494

2495 REFERÊNCIAS

- 2496 1. Jeppesen E, Meerhoff M, Holmgren K, González-Bergonzoni I, Teixeira-de Mello F, Declerck
2497 SAJ, et al. Impacts of climate warming on lake fish community structure and potential effects
2498 on ecosystem function. *Hydrobiologia*. 2010; 646: 73–90. doi:10.1007/s10750-010-0171-5
- 2499 2. Barton AD, Irwin AJ, Finkel Z V., Stock CA. Anthropogenic climate change drives shift and
2500 shuffle in North Atlantic phytoplankton communities. *Proc Natl Acad Sci U S A*. 2016;113:
2501 2964–2969. doi:10.1073/pnas.1519080113
- 2502 3. Biodiversity Scenarios: Projections of 21st Century Change in Biodiversity ... - Paul Leadley -
2503 Google Livros. [cited 16 Jan 2020].
- 2504 4. Thomas CD, Cameron A, Green RE, Bakkenes M, Beaumont LJ, Collingham YC, et al.
2505 Extinction risk from climate change. *Nature*. 2004;427: 145–148. doi:10.1038/nature02121
- 2506 5. Van Vliet MTH, Ludwig F, Kabat P. Global streamflow and thermal habitats of freshwater
2507 fishes under climate change. *Clim Change*. 2013;121: 739–754. doi:10.1007/s10584-013-
2508 0976-0
- 2509 6. Jeppesen E, Meerhoff M, Davidson TA, Trolle D, Søndergaard M, Lauridsen TL, et al.
2510 Climate change impacts on lakes: An integrated ecological perspective based on a multi-
2511 faceted approach, with special focus on shallow lakes. *J Limnol*. 2014;73: 88–111.
2512 doi:10.4081/jlimnol.2014.844

- 2513 7. Parmesan C. Ecological and Evolutionary Responses to Recent Climate Change. *Annu Rev*
2514 *Ecol Evol Syst.* 2006;37: 637–669. doi:10.1146/annurev.ecolsys.37.091305.110100
- 2515 8. Huang C, Barnett AG, Xu Z, Chu C, Wang X, Turner LR, et al. Managing the health effects
2516 of temperature in response to climate change: Challenges ahead. *Environ Health Perspect.*
2517 2013;121: 415–419. doi:10.1289/ehp.1206025
- 2518 9. Guénette S, Araújo JN, Bundy A. Exploring the potential effects of climate change on the
2519 Western Scotian Shelf ecosystem, Canada. *J Mar Syst.* 2014;134: 89–100.
2520 doi:10.1016/j.jmarsys.2014.03.001
- 2521 10. Kernan MR, Battarbee RW, Moss B. Climate change impacts on freshwater ecosystems.
2522 Wiley-Blackwell; 2010.
- 2523 11. Sorg A, Bolch T, Stoffel M, Solomina O, Beniston M. Climate change impacts on glaciers
2524 and runoff in Tien Shan (Central Asia). *Nature Climate Change.* 2012. pp. 725–731.
2525 doi:10.1038/nclimate1592
- 2526 12. Dudgeon D, Arthington AH, Gessner MO, Kawabata ZI, Knowler DJ, Lévêque C, et al.
2527 Freshwater biodiversity: Importance, threats, status and conservation challenges. *Biological*
2528 *Reviews of the Cambridge Philosophical Society.* 2006. pp. 163–182.
2529 doi:10.1017/S1464793105006950
- 2530 13. Yvon-Durocher G, Jones JI, Trimmer M, Woodward G, Montoya JM. Warming alters the
2531 metabolic balance of ecosystems. *Philos Trans R Soc B Biol Sci.* 2010;365: 2117–2126.
2532 doi:10.1098/rstb.2010.0038
- 2533 14. Immerzeel WW, Pellicciotti F, Bierkens MFP. Rising river flows throughout the twenty-first
2534 century in two Himalayan glacierized watersheds. *Nat Geosci.* 2013;6: 742–745.
2535 doi:10.1038/ngeo1896
- 2536 15. Brown JL, Yoder AD. Shifting ranges and conservation challenges for lemurs in the face of
2537 climate change. *Ecol Evol.* 2015;5: 1131–1142. doi:10.1002/ece3.1418
- 2538 16. Heino J, Virkkala R, Toivonen H. Climate change and freshwater biodiversity: detected

- 2539 patterns, future trends and adaptations in northern regions. *Biol Rev.* 2009;84: 39–54.
2540 doi:10.1111/j.1469-185X.2008.00060.x
- 2541 17. Bellard C, Bertelsmeier C, Leadley P, Thuiller W, Courchamp F. Impacts of climate change
2542 on the future of biodiversity. *Ecology Letters.* 2012. pp. 365–377. doi:10.1111/j.1461-
2543 0248.2011.01736.x
- 2544 18. Cuyckens GAE, Christie DA, Domic AI, Malizia LR, Renison D. Climate change and the
2545 distribution and conservation of the world’s highest elevation woodlands in the South
2546 American Altiplano. *Glob Planet Change.* 2016;137: 79–87.
2547 doi:10.1016/j.gloplacha.2015.12.010
- 2548 19. Online R, Pecl G, Araujo MB, Bell JD, Blanchard J, Bonebrake TC, et al. Biodiversity
2549 redistribution under climate change: Impacts on ecosystems and human well-being
2550 Publication Details.
- 2551 20. Araújo MB, Peterson AT. Uses and misuses of bioclimatic envelope modeling. *Ecology.*
2552 2012;93: 1527–1539. doi:10.1890/11-1930.1
- 2553 21. Diniz-Filho JAF, Nabout JC, Bini LM, Loyola RD, Range TF, Noguees-Bravo D, et al.
2554 Ensemble forecasting shifts in climatically suitable areas for *Tropidacris cristata* (Orthoptera:
2555 Acridoidea: Romaleidae). *Insect Conserv Divers.* 2010; 3: 213–221. doi:10.1111/j.1752-
2556 4598.2010.00090.x
- 2557 22. The three phases of the ensemble forecasting of niche models: geographic range and shifts in
2558 climatically suitable areas of *Utetheisa ornatrix* (Lepidoptera, Arctiidae). [cited 16 Jan 2020].
2559 Available: [http://www.scielo.br/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0085-
2560 56262010000300001](http://www.scielo.br/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0085-56262010000300001)
- 2561 23. Comte L, Grenouillet G. Species distribution modelling and imperfect detection: comparing
2562 occupancy versus consensus methods. Robertson M, editor. *Divers Distrib.* 2013;19: 996–
2563 1007. doi:10.1111/ddi.12078
- 2564 24. Buisson L, Thuiller W, Lek S, Lim P, Grenouillet G. Climate change hastens the turnover of

- 2565 stream fish assemblages. *Glob Chang Biol.* 2008;14: 2232–2248. doi:10.1111/j.1365-
2566 2486.2008.01657.x
- 2567 25. Rangel TF, Loyola RD. Labeling ecological niche models. *Nat Conserv.* 2012;10: 119–126.
2568 doi:10.4322/natcon.2012.030
- 2569 26. Ruaro R, Conceição EO, Silva JC, Cafofo EG, Angulo-Valencia MA, Mantovano T, et al.
2570 Climate change will decrease the range of a keystone fish species in La Plata River Basin,
2571 South America. *Hydrobiologia.* 2019;836: 1–19. doi:10.1007/s10750-019-3904-0
- 2572 27. Wiens JJ, Sukumaran J, Pyron RA, Brown RM. Evolutionary and biogeographic origins of
2573 high tropical diversity in old world frogs (ranidae). *Evolution (N Y).* 2009; 63: 1217–1231.
2574 doi:10.1111/j.1558-5646.2009.00610.x
- 2575 28. Diniz-Filho JAF, Mauricio Bini L, Fernando Rangel T, Loyola RD, Hof C, Nogués-Bravo D,
2576 et al. Partitioning and mapping uncertainties in ensembles of forecasts of species turnover
2577 under climate change. *Ecography (Cop).* 2009;32: 897–906. doi:10.1111/j.1600-
2578 0587.2009.06196.x
- 2579 29. Giovanelli JGR, Haddad CFB, Alexandrino J. Predicting the potential distribution of the
2580 alien invasive American bullfrog (*Lithobates catesbeianus*) in Brazil. *Biol Invasions.*
2581 2008;10: 585–590. doi:10.1007/s10530-007-9154-5
- 2582 30. Sousa FDR, Palaoro A V., Elmoor-Loureiro LMA, Kotov AA. Predicting the invasive
2583 potential of the cladoceran *Daphnia lumholtzi* Sars, 1885 (Crustacea: Cladocera: Daphniidae)
2584 in the Neotropics: Are generalists threatened and relicts protected by their life-history traits?
2585 *J Limnol.* 2017;76: 272–280. doi:10.4081/jlimnol.2016.1571
- 2586 31. Vasconcelos TS, Do Nascimento BTM, Prado VHM. Expected impacts of climate change
2587 threaten the anuran diversity in the Brazilian hotspots. *Int J Bus Innov Res.* 2018;17: 7894–
2588 7906. doi:10.1002/ece3.4357
- 2589 32. García-Roselló E, Guisande C, Heine J, Pelayo-Villamil P, Manjarrés-Hernández A,
2590 González Vilas L, et al. Using <scp>modestr</scp> to download, import and clean species

- 2591 distribution records. Orme D, editor. *Methods Ecol Evol.* 2014;5: 708–713.
2592 doi:10.1111/2041-210X.12209
- 2593 33. Benedetti F, Guilhaumon F, Adloff F, Ayata S-D. Investigating uncertainties in zooplankton
2594 composition shifts under climate change scenarios in the Mediterranean Sea. *Ecography*
2595 (Cop). 2018;41: 345–360. doi:10.1111/ecog.02434
- 2596 34. Braghin LSM, Figueiredo BRS, Meurer T, Michelin TS, Simões NR, Bonecker CC.
2597 Zooplankton diversity in a dammed river basin is maintained by preserved tributaries in a
2598 tropical floodplain. *Aquat Ecol.* 2015;49: 175–187. doi:10.1007/s10452-015-9514-7
- 2599 35. Simões NR, Nunes AH, Dias JD, Lansac-Tôha FA, Velho LFM, Bonecker CC. Impact of
2600 reservoirs on zooplankton diversity and implications for the conservation of natural aquatic
2601 environments. *Hydrobiologia.* 2015;758: 3–17. doi:10.1007/s10750-015-2260-y
- 2602 36. Baber JM, Fleishman E, J. Babbitt K, L. Tarr T. The relationship between wetland
2603 hydroperiod and nestedness patterns in assemblages of larval amphibians and predatory
2604 macroinvertebrates. *Oikos.* 2004;107: 16–27. doi:10.1111/j.0030-1299.2004.12968.x
- 2605 37. Patterson BD, Atmar W. Nested subsets and the structure of insular mammalian faunas and
2606 archipelagos. *Biol J Linn Soc.* 1986;28: 65–82. doi:10.1111/j.1095-8312.1986.tb01749.x
- 2607 38. Bloch CP, Higgins CL, Willig MR. Effects of large-scale disturbance on metacommunity
2608 structure of terrestrial gastropods: temporal trends in nestedness. *Oikos.* 2007;116: 395–406.
2609 doi:10.1111/j.0030-1299.2007.15391.x
- 2610 39. Azeria ET, Kolasa J. Nestedness, niche metrics and temporal dynamics of a metacommunity
2611 in a dynamic natural model system. *Oikos.* 2008;117: 1006–1019. doi:10.1111/j.0030-
2612 1299.2008.16529.x
- 2613 40. Perbiche-Neves G, Saito VS, Previattelli D, Da Rocha CEF, Nogueira MG. Cyclopoid
2614 copepods as bioindicators of eutrophication in reservoirs: Do patterns hold for large spatial
2615 extents? *Ecol Indic.* 2016;70: 340–347. doi:10.1016/j.ecolind.2016.06.028
- 2616 41. Matsumura-Tundisi T, Tundisi JG. Calanoida (Copepoda) species composition changes in

- 2617 the reservoirs of São Paulo State (Brazil) in the last twenty years. *Hydrobiologia*. 2003. pp.
2618 215–222. doi:10.1023/B:HYDR.0000008521.43711.35
- 2619 42. Richardson AJ. In hot water: zooplankton and climate change. *ICES J Mar Sci*. 2008;65:
2620 279–295. doi:10.1093/icesjms/fsn028
- 2621 43. Beaugrand G, Reid PC, Ibañez F, Lindley JA, Edwards M. Reorganization of North Atlantic
2622 marine copepod biodiversity and climate. *Science*. 2002;296: 1692–1694.
2623 doi:10.1126/science.1071329
- 2624 44. Beaugrand G, Kirby RR. Climate, plankton and cod. *Glob Chang Biol*. 2010;16: 1268–1280.
2625 doi:10.1111/j.1365-2486.2009.02063.x
- 2626 45. Mackas DL, Beaugrand G. Comparisons of zooplankton time series. *J Mar Syst*. 2010;79:
2627 286–304. doi:10.1016/j.jmarsys.2008.11.030
- 2628 46. Durkee JD, Mote TL. A climatology of warm-season mesoscale convective complexes in
2629 subtropical South America. *Int J Climatol*. 2009;30: 418–431. doi:10.1002/joc.1893
- 2630 47. Agostinho AA., Pelicice FM, Gomes, LC. Dams and the fish fauna of the Neotropical region:
2631 impacts and management related to diversity and fisheries. *Braz J Biol*. 2008; 68:, 1119–
2632 1132. <http://dx.doi.org/10.1590/S1519-69842008000500019>
- 2633 48. ollischonn W, Silveira ALL, Pontes PRM., Fan, FM, Bravo JM, Paiva RCD. Modelagem
2634 hidrológica da Bacia do Parta utilizando o modelo hidrológico de Grandes Bacias. MGB-
2635 IPH. Technical Report. Porto Alegre, 2015.
- 2636 49. Resende EK. An approach to the sustainable use of the natural resources of the Pantanal, Upper
2637 Paraguay Basin, Brazil. In: Annual meeting society of wetlands scientists, 24., New Orleans.
2638 Proceedings... New Orleans: The Society of Wetland Scientists South Central Chapter.
2639 p.134-135. *Wetland Stewardship: Changing Landscapes and Interdisciplinary Challenges*,
2640 2003.
- 2641 50. Soberón J. Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecol Lett*.
2642 2007;10: 1115–1123. doi:10.1111/j.1461-0248.2007.01107.x

- 2643 51. Busby J. BIOCLIM-a bioclimate analysis and prediction system. *Plant protection quarterly*.
2644 1991; 61: 8-9.
- 2645 52. Carpenter G, Gillison AN, Winter J. Domain: a flexible modeling procedure for mapping
2646 potential distributions of plants and animals. *Biodivers Conserv*. 1993;2: 667-680.
- 2647 53. Gower JC. A general coefficient of similarity and some of its properties. *Biometrics*, 1971;27:
2648 857–871.
- 2649 54. Hirzel AH, Hausser J, Chessel D, Perrin N. Ecological-niche factor analysis: how to compute
2650 habitat suitability maps without absence data?. *Ecology*. 2002; 83: 2027–2036.
- 2651 55. Phillips SJ, Anderson RP, Schapire RE. Maximum entropy modeling of species geographic
2652 distributions. *Ecol. Model*. 2006; 190: 231-259.
2653 <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026>.
- 2654 56. Allouche O, Tsoar A, Kadmon R. Assessing the accuracy of species distribution models:
2655 prevalence, kappa and the true skill statistic (TSS). *J. App. Ecol*. 1999; 43: 1223–1232.
- 2656 57. Araújo M, New M. Ensemble forecasting of species distributions. *trends in Ecology and*
2657 *Evolution*, v. 22. 2007.
- 2658 58. Diniz Filho JAF, Ferro VG, Santos T, Nabout JC, Dobrovolski R, De Marco P. As três fases
2659 da projeção combinada de modelos de nicho: distribuição geográfica e deslocamento de áreas
2660 climaticamente adequadas para *Utetheisa ornatrix* (Lepidoptera, Arctiidae). *Rev Bras*
2661 *Entomol*. 2010;54: 339–349. doi:10.1590/S0085-56262010000300001
- 2662 59. Allouche O, Tsoar A, Kadmon R. Assessing the accuracy of species distribution models:
2663 prevalence, kappa and the true skill statistic (TSS). *J Appl Ecol*. 2006;43: 1223–1232.
2664 doi:10.1111/j.1365-2664.2006.01214.x
- 2665 60. Davey CM, Devictor V, Jonzén N, Lindström Å, Smith HG. Impact of climate change on
2666 communities: revealing species' contribution. Webb T, editor. *J Anim Ecol*. 2013;82: 551–
2667 561. doi:10.1111/1365-2656.12035
- 2668 61. Garcíá Molinos J, Halpern BS, Schoeman DS, Brown CJ, Kiessling W, Moore PJ, et al.

- 2669 Climate velocity and the future global redistribution of marine biodiversity. *Nat Clim Chang*.
2670 2016;6: 83–88. doi:10.1038/nclimate2769
- 2671 62. Overton JM, Stephens RTT, Leathwick JR, Lehmann A. Information
2672 pyramids for informed biodiversity conservation. *Biodivers Conserv*. 2002;11: 2093-2116
- 2673 63. SOKAL, R. R. *Biometry : the principles and practice of statistics*. Biol Res. 1995.
- 2674 64. Legendre P, Legendre L. *Numerical ecology (Vol. 24)* Elsevier. 2012.
- 2675 65. R core team. *R: a language and environment...* - Google Acadêmico. [cited 17 Jan 2020],
2676 2018.
- 2677 66. Diniz-Filho JAF, Mauricio Bini L, Fernando Rangel T, Loyola RD, Hof C, Nogués-Bravo
2678 D, et al. Partitioning and mapping uncertainties in ensembles of forecasts of species turnover
2679 under climate change. *Ecography (Cop)*. 2009;32: 897–906. doi:10.1111/j.1600-
2680 0587.2009.06196.x
- 2681 67 Almeida-Neto M, Guimarães P, Guimarães PR, Loyola RD, Ulrich W. A consistent metric
2682 for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. *Oikos*.
2683 2008;117: 1227–1239. doi:10.1111/j.0030-1299.2008.16644.x
- 2684 68. Ulrich W, Almeida-Neto M, Gotelli NJ. A consumer’s guide to nestedness analysis. *Oikos*.
2685 2009;118: 3–17. doi:10.1111/j.1600-0706.2008.17053.x
- 2686 69. Oksanen J, Blanchet F, Kindt R, ... PL [r-project. org](http://r-project.org)>, 2010 undefined. *Vegan: community
2687 ecology package*. R package version 1.17-4. kityna.ga.
- 2688 70. Gotelli NJ. Research frontiers in null model analysis. *Glob Ecol Biogeogr*. 2001;10: 337–
2689 343. doi:10.1046/j.1466-822X.2001.00249.x
- 2690 71. Lorenzen ED, Nogués-Bravo D, Orlando L, Weinstock J, Binladen J, Marske KA, et al.
2691 Species-specific responses of Late Quaternary megafauna to climate and humans. *Nature*.
2692 2011;479: 359–364. doi:10.1038/nature10574
- 2693 72. Lemes P, Melo AS, Loyola RD. Climate change threatens protected areas of the Atlantic
2694 Forest. *Biodiversity and Conservation*. 2014;23: 357–368. doi:10.1007/s10531-013-0605-2

- 2695 73. Booth DJ, Bond N, MacReadie P. Detecting range shifts among Australian fishes in response
2696 to climate change. *Marine and Freshwater Research*. 2011;62: 1027–1042.
2697 doi:10.1071/MF10270
- 2698 74. Biswas SR, Vogt RJ, Sharma S. Projected compositional shifts and loss of ecosystem
2699 services in freshwater fish communities under climate change scenarios. *Hydrobiologia*.
2700 2017;799: 135–149. doi:10.1007/s10750-017-3208-1
- 2701 75. Galego De Oliveira Id, A, Bailly D, Cassemiro FAS, Vitor E, Id C, Bond N, et al. Coupling
2702 environment and physiology to predict effects of climate change on the taxonomic and
2703 functional diversity of fish assemblages in the Murray-Darling Basin, Australia. 2019;14: 1–
2704 21. doi:10.1371/journal.pone.0225128
- 2705 76. De Vos KJ, Grierson AJ, Ackerley S, Miller CCJ. Role of Axonal Transport in
2706 Neurodegenerative Diseases. *Annu Rev Neurosci*. 2008;31: 151–173.
2707 doi:10.1146/annurev.neuro.31.061307.090711
- 2708 77. Puschendorf R, Carnaval AC, VanDerWal J, Zumbado-Ulate H, Chaves G, Bolaños F, et al.
2709 Distribution models for the amphibian chytrid *Batrachochytrium dendrobatidis* in Costa
2710 Rica: proposing climatic refuges as a conservation tool. *Divers Distrib*. 2009;15: 401–408.
2711 doi:10.1111/j.1472-4642.2008.00548.x
- 2712 78. Isaak DJ, Young MK, Nagel DE, Horan DL, Groce MC. The cold-water climate shield:
2713 delineating refugia for preserving salmonid fishes through the 21st century. *Glob Chang*
2714 *Biol*. 2015;21: 2540–2553. doi:10.1111/gcb.12879
- 2715 79. Morelli TL, Daly C, Dobrowski SZ, Dulen DM, Ebersole JL, Jackson ST, et al. Managing
2716 Climate Change Refugia for Climate Adaptation. Rebelo H, editor. *PLoS One*. 2016;11:
2717 e0159909. doi:10.1371/journal.pone.0159909
- 2718 80. Nogueira M, Ferrareze M, Moreira M, Gouvêa R. Phytoplankton assemblages in a reservoir
2719 cascade of a large tropical - subtropical river (SE, Brazil). *Brazilian J Biol*. 2010;70: 781–
2720 793. doi:10.1590/s1519-69842010000400009

- 2721 81. Fontana L, De Campos Bicudo D. Biodiversidade e distribuição das diatomáceas
2722 (Bacillariophyceae) de sedimentos superficiais nos reservatórios em cascata do rio
2723 Paranapanema, SP/PR, Brasil. *Hoehnea*. 2012;39: 587–614. doi:10.07.2012
- 2724 82. Pelicice FM, Azevedo-Santos VM, Esguícero ALH, Agostinho AA, Arcifa MS. Fish
2725 diversity in the cascade of reservoirs along the Paranapanema River, southeast Brazil.
2726 *Neotrop Ichthyol*. 2018;16: e170150[1] – e170150[18]. doi:10.1590/1982-0224-20170150
- 2727 83. Barletta M, Jaureguizar AJ, Baigun C, Fontoura NF, Agostinho AA, Almeida-Val VMF, et
2728 al. Fish and aquatic habitat conservation in South America: a continental overview with
2729 emphasis on neotropical systems. *J Fish Biol*. 2010;76: 2118–2176. doi:10.1111/j.1095-
2730 8649.2010.02684.x
- 2731 84. dos Santos NCL, de Santana HS, Dias RM, Borges HLF, de Melo VF, Severi W, et al.
2732 Distribution of benthic macroinvertebrates in a tropical reservoir cascade. *Hydrobiologia*.
2733 2016;765: 265–275. doi:10.1007/s10750-015-2419-6
- 2734 85. John GM-IRLEP, 1990 undefined. Reservoirs as environments for zooplankton.
- 2735 86. Lansac-Tôha F, Bonecker C, Velho L, Simões N, Dias J, Alves G, et al. Biodiversity of
2736 zooplankton communities in the Upper Paraná River floodplain: interannual variation from
2737 long-term studies. *Brazilian J Biol*. 2009;69: 539–549. doi:10.1590/s1519-
2738 69842009000300009
- 2739 87. Mantovano T, De Souza L, Braghin M, Schwind LTF, Tiburcio VG, Bonecker CC, et al.
2740 Zooplankton communities show contrasting productivity variables thresholds in dammed and
2741 undammed systems. doi:10.23818/limn.38.39
- 2742 88. Gubiani ÉA, Holzbach AJ, Baumgartner G, Borges L, Neto R, Bergmann F. Check List.
- 2743 89. Parolin M, Volkmer C, Josimeire R, Leandrini A. Abordagem ambiental interdisciplinar em
2744 bacias hidrográficas no Estado do Paraná. 2010.
- 2745 90. RI-UEM: Tradução entre ciências e proteção de bacias hidrográficas de importância para
2746 conservação : Ivaí e Piquiri, remanescentes fluviais do alto rio Paraná. [cited 17 Jan 2020].

- 2747 Available: <http://repositorio.uem.br:8080/jspui/handle/1/5109>
- 2748 91 (No Title). [cited 17 Jan 2020]. Available:
2749 http://arquivos.ambiente.sp.gov.br/pgibt/2013/09/Daniella_Silva_MS.pdf
- 2750 94 Figueredo CC, Giani A. Seasonal variation in the diversity and species richness of
2751 phytoplankton in a tropical eutrophic reservoir. *Hydrobiologia*. 2001;445: 165–174.
2752 doi:10.1023/A:1017513731393
- 2753 95 Dantas ÊW, Moura AN, Bittencourt-Oliveira M do C. Cyanobacterial blooms in stratified
2754 and destratified eutrophic reservoirs in semi-arid region of Brazil. *An Acad Bras Cienc*.
2755 2011;83: 1327–1338. doi:10.1590/s0001-37652011000400019
- 2756 96 Threlkeld ST. Resource-mediated demographic variation during the midsummer succession
2757 of a cladoceran community. *Freshw Biol*. 1986;16: 673–683. doi:10.1111/j.1365-
2758 2427.1986.tb01009.x
- 2759 97 Pinto-Coelho RM, Bezerra-Neto JF, Morais-Jr CA. Effects of eutrophication on size and
2760 biomass of crustacean zooplankton in a tropical reservoir. *Braz J Biol*. 2005;65: 325–338.
- 2761 98 Alva-Martínez AF, Sarma SSS, Nandini S. Effect of mixed diets (cyanobacteria and green
2762 algae) on the population growth of the cladocerans *Ceriodaphnia dubia* and *Moina*
2763 *macrocopa*. *Aquat Ecol*. 2007;41: 579–585. doi:10.1007/s10452-007-9115-1
- 2764 99 Reygondeau G, Beaugrand G. Future climate-driven shifts in distribution of *Calanus*
2765 *finmarchicus*. *Glob Chang Biol*. 2011;17: 756–766. doi:10.1111/j.1365-2486.2010.02310.x
- 2766 100 Stoks R, Geerts AN, De Meester L. Evolutionary and plastic responses of freshwater
2767 invertebrates to climate change: realized patterns and future potential. *Evol Appl*. 2014;7:
2768 42–55. doi:10.1111/eva.12108
- 2769 101 Beaugrand G, Edwards M, Raybaud V, Goberville E, Kirby RR. Future vulnerability of
2770 marine biodiversity compared with contemporary and past changes. *Nat Clim Chang*. 2015;5:
2771 695–701. doi:10.1038/nclimate2650
- 2772 102 Allen MR, Ingram WJ. Constraints on future changes in climate and the hydrologic cycle.

- 2773 Nature. 2002; 419: 228–232. doi:10.1038/nature01092
- 2774 103 Dell M, Jones BF, Olken BA. What do we learn from the weather? The new climate-
2775 economy literature. *Journal of Economic Literature*. American Economic Association; 2014;
2776 54: 740–798. doi:10.1257/jel.52.3.740
- 2777 104 West DC, Post DM. Impacts of warming revealed by linking resource growth rates with
2778 consumer functional responses. Behmer S, editor. *J Anim Ecol*. 2016;85: 671–680.
2779 doi:10.1111/1365-2656.12491
- 2780 105 Domisch S, Araújo MB, Bonada N, Pauls SU, Jähnig SC, Haase P. Modelling distribution in
2781 European stream macroinvertebrates under future climates. *Glob Chang Biol*. 2013;19: 752–
2782 762. doi:10.1111/gcb.12107
- 2783 106. Simaika JP, Samways MJ. Predicted range shifts of dragonflies over a wide elevation
2784 gradient in the southern hemisphere. *Freshw Sci*. 2015;34: 1133–1143. doi:10.1086/682686
- 2785 107. Baselga A. The relationship between species replacement, dissimilarity derived from
2786 nestedness, and nestedness. *Global Ecol Biogeogr*. 2012; 21: 1223-1232.
2787 <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2011.00756.x>
- 2788 108 Thuiller W, Araújo MB, Pearson RG, Whittaker RJ, Brotons L, Lavorel S. Uncertainty in
2789 predictions of extinction risk. *Nature*. 2004;430: 34–34. doi:10.1038/nature02716
- 2790
- 2791

2792 5 CONSIDERAÇÕES FINAIS

2793

2794 Os modelos de nicho ecológico têm sido amplamente aplicados em questões ecológicas pois
2795 permitem estabelecer a distribuição geográfica potencial das espécies e assim podem ter diversas
2796 aplicações práticas: como avaliar o potencial invasor de uma espécie ou avaliar a riqueza potencial
2797 das espécies em uma escala geográfica. Diante da lacuna existente sobre a distribuição potencial de
2798 espécies nativas ou exóticas zooplanctônicas no cenário atual e os de mudanças climáticas, os
2799 modelos ecológicos de distribuição de espécies (ENMs) se mostraram extremamente importantes
2800 pois ajudam a identificar áreas suscetíveis a invasão e que requerem medidas estratégias de
2801 conservação para as espécies.

2802 Especificamente, ao analisar os resultados gerais dos três capítulos da presente tese destaca-se que:

2803 (i) perante as condições climáticas futuras, *Daphnia lumholtzi* pode ser beneficiada aumentando seu
2804 potencial invasivo em quase toda a Europa e Nordeste da América do Norte, (ii) de acordo com as
2805 previsões climáticas e ambientais atuais, *Kellicottia bostoniensis* possui um alto potencial invasor e
2806 elevadas chances de se estabelecer, especialmente na porção sul da América do Sul e centro oeste
2807 da Europa, em ambientes onde ainda não são encontrados registros da espécie, e (ii) ao considerar
2808 as previsões futuras, as espécies de copépodes podem passar por um alarmante risco de extinção
2809 devido aos efeitos das alterações climáticas, levando a redução de áreas climaticamente adequadas
2810 e, conseqüentemente, a perda da diversidade de espécies na bacia Paraná-Paraguai.

2811 De acordos com esses resultados sugere-se que estudos futuros levem em consideração um (i) maior
2812 número possível de espécies exóticas zooplanctônicas, em um cenário global, a afim de traçar um
2813 *hotspot* de invasão desses organismos para que sejam tomadas medidas preventivas abrangentes e
2814 (ii) que sejam adotadas medidas de gestão e políticas integradas destinadas a manutenção da
2815 integridade ecológica de áreas considerados como refúgios climáticos de espécies zooplanctônicas.

2816

2817

2818

2819