

UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA

INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ZOOLOGIA



A influência dos navios negreiros na invasão de *Hemidactylus mabouia* e *Hemidactylus angulatus* no continente americano e o efeito da dinâmica de nicho na atual distribuição das espécies

VICTOR HUGO SILVA GUIMARÃES

Brasília/DF

2019

UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ZOOLOGIA

VICTOR HUGO SILVA GUIMARÃES

Orientadora: Lilian Gimenes Giugliano

Coorientador: Eliécer Eduardo Gutiérrez Calcaño

Dissertação apresentada ao Instituto de Ciências Biológicas da Universidade de Brasília como parte dos requisitos para a obtenção do título de Mestre em Zoologia.

Brasília/DF

2019

E um dia os homens descobrirão que esses discos voadores
estavam apenas estudando a vidas dos insetos...

Mario Quintana

AGRADECIMENTOS

Agradeço aos professores dos departamentos de zoologia e ecologia, por todo o conhecimento compartilhado e debatido sempre de forma respeitosa durante as aulas de mestrado. Especialmente aos professores Ricardo Machado e José Roberto Pujol que mesmo não tendo obrigações a respeito do meu trabalho, sempre foram solícitos em me dar esclarecimentos, ideias e apontar o caminho correto, inclusive dando apoio para que eu fizesse a seleção de doutorado.

Agradeço ao meu coorientador Eliécer Gutiérrez, que teve a disponibilidade e paciência de me ensinar sobre modelagem de nicho, e mesmo distante sempre se mostrou disponível para esclarecer minhas dúvidas. À professora Lilian Giugliano, que se tornou um exemplo de orientadora, sempre acreditando em meu potencial, nunca ditando ordens, debatendo ideias e construindo o conhecimento; agindo sempre de forma ética e estimulando constantemente meu crescimento como pesquisador.

Aos amigos que conheci devido ao mestrado: Yan, Marcelo, Jorge, Rogério, Micaele, Thaís, e em especial aos amigos do LAbelhas que acolheram-me em meu período sem-teto: Wagner, Matheus, e Taís.

Agradeço também a minha ‘namorada’ Angelina, que sempre esteve do meu lado durante essa não tão longa mas árdua caminhada pelo mestrado. Ao meu filho Ulisses, que é a pessoa especial que me dá forças para que dia após dia eu não desista, e continue buscando sempre o aperfeiçoamento constante. O melhor filho e amigo que eu poderia esperar na minha vida.

À minha família, Wal, Rafinha, e Joyce, que sempre foram um porto seguro nos momentos de crise. E especialmente à minha mãe, Maria do Socorro, que faleceu na véspera do natal, enquanto eu já escrevia essa dissertação, ainda celebrando minha recém aprovação na seleção de doutorado em zoologia. Todo o meu presente trabalho é uma homenagem a ela.

Por fim, agradecer à Universidade de Brasília pela estrutura e pela oportunidade de ingressar em um programa de pós-graduação. Agradeço à CAPES pelo auxílio com a bolsa fornecida através do programa de demanda social.

A TODOS, UM MUITO OBRIGADO.

LISTA DE FIGURAS

- Fig. 11 – Distribuição geográfica da família Gekkonidae (Imagem: Vitt and Caldwell, 2014) 4
- Fig. 12 - À esquerda, um exemplar de *Hemidactylus angulatus* e à direita, *Hemidactylus mabouia*. Espécimes depositados no Museum Alexander Koenig (Foto: P. Wagner) 5
- Fig. 1 - Registros das espécies *Hemidactylus mabouia* (círculos) e *Hemidactylus angulatus* (triângulos) utilizados na modelagem de nicho ecológico, obtidos no banco de dados do Global biodiversity information facility (GBIF) e adicionados de registros obtidos por meio de coletas19
- Fig. 2 - Projeções dos modelos binários de nicho ambiental realizados para *Hemidactylus mabouia* e *Hemidactylus angulatus*. Para *H. mabouia* (a) projeção do modelo de nicho calibrado com registros da espécie na América dentro de sua área de calibragem; (c) projeção do modelo de nicho calibrado com registros da espécie na África projetado na área de calibragem na América; (e) projeção do modelo de nicho calibrado com registros da espécie na África projetados dentro de sua área de calibragem. Para *H. angulatus*: (b) projeção do modelo de nicho calibrado com registros da espécie na América dentro de sua área de calibragem, (d) projeção do modelo de nicho calibrado com registros da espécie na África projetado na área de calibragem na América; (f) projeção do modelo de nicho calibrado com registros da espécie na África projetados dentro de sua área de calibragem 21
- Fig. 3 - Projeções no continente americano dos modelos de nicho ambiental realizados com registros e área de calibragem da África. Sendo que: (a) *Hemidactylus mabouia* (b) *Hemidactylus angulatus* 22
- Fig. 4 - Comparação dos resultados de adequabilidade ambiental e suas variações entre os modelos gerados pelo Maxent, em formato boxplot. (a) Comparação dos valores de adequabilidade do modelo feito com registros e área de calibragem na África projetado na América e registros da América com projeção dentro de sua área de calibragem, ambos para *Hemidactylus angulatus*. (b) Comparação dos valores de adequabilidade do modelo feito com registros e área de calibragem na África projetado na América e registros da América com projeção dentro de sua área de calibragem, ambos para *Hemidactylus mabouia*..... 23
- Fig. 5 - Quantidade de navios negreiros que tiveram origem em portos onde o modelo de nicho ambiental prediz a existência de *Hemidactylus mabouia*, *Hemidactylus angulatus* ou ambos; e em quais portos na América esses navios desembarcaram 24
- Fig. 6 - Mapas de fluxo onde as linhas representam a oportunidade de chegada na América para as espécies invasoras (a) *Hemidactylus mabouia* e (b) *Hemidactylus angulatus* baseado em 29496 viagens de navios negreiros georreferenciadas. Linhas sobrepostas se tornam mais claras conforme a magnitude da sobreposição, indicando que aquela rota em particular foi traçada mais vezes 25
- Fig. A1 - Projeção do modelo realizado com área de calibragem e registros de ocorrência de *Hemidactylus mabouia* no continente americano, utilizando a camada de footprint humano adicionado às camadas climáticas 36
- Fig. A2 - Projeção do modelo realizado com área de calibragem e registros de ocorrência de *Hemidactylus mabouia* no continente africano, utilizando a camada de footprint humano adicionado às camadas climáticas 37
- Fig. A3 - Projeção do modelo realizado com área de calibragem e registros de ocorrência de *Hemidactylus angulatus* no continente americano, utilizando a camada de footprint humano adicionado às camadas climáticas 38
- Fig. A4 - Projeção do modelo realizado com área de calibragem e registros de ocorrência de *Hemidactylus angulatus* no continente africano, utilizando a camada de footprint humano adicionado às camadas climáticas 39

LISTA DE TABELAS

<u>TABELA 1 - Melhores resultados das modelagens de nicho ambiental de acordo com o critério de menor AICc, obtidos após a etapa de calibragem de modelos obtidos pelo pacote ENMeval, do programa R, resumindo quais <i>Feature Classes</i> e <i>Regularization Multipliers</i> foram utilizados no Maxent em cada modelo de nicho ambiental e qual área de calibragem foi utilizada para as espécies <i>Hemidactylus mabouia</i> e <i>Hemidactylus angulatus</i>. Espécies marcadas com * tiveram a camada de <i>footprint</i> humano adicionada às camadas climáticas</u>	<u>20</u>
<u>TABELA S1 – Resultado da modelagem de distribuição potencial, com base em dados climáticos e footprint humano, de <i>Hemidactylus mabouia</i> na África, utilizando o Maxent</u>	<u>40</u>
<u>TABELA S2 - Resultado da modelagem de distribuição potencial, com base em dados climáticos e footprint humano, de <i>Hemidactylus mabouia</i> na América, utilizando o Maxent</u>	<u>40</u>
<u>TABELA S3 - Resultado da modelagem de distribuição potencial com base apenas em dados climáticos, de <i>Hemidactylus mabouia</i> na África, utilizando o Maxent</u>	<u>40</u>
<u>TABELA S4 - Resultado da modelagem de distribuição potencial com base apenas em dados climáticos, de <i>Hemidactylus mabouia</i> na América, utilizando o Maxent</u>	<u>41</u>
<u>TABELA S5 - Resultado da modelagem de distribuição potencial, com base em dados climáticos e footprint humano, de <i>Hemidactylus angulatus</i> na África, utilizando o Maxent</u>	<u>41</u>
<u>TABELA S6 - Resultado da modelagem de distribuição potencial, com base em dados climáticos e footprint humano, de <i>Hemidactylus angulatus</i> na América, utilizando o Maxent ..</u>	<u>41</u>
<u>TABELA S7 - Resultado da modelagem de distribuição potencial com base apenas em dados climáticos, de <i>Hemidactylus angulatus</i> na África, utilizando o Maxent.....</u>	<u>42</u>
<u>TABELA S8 - Resultado da modelagem de distribuição potencial com base apenas em dados climáticos, de <i>Hemidactylus angulatus</i> na América, utilizando o Maxent</u>	<u>42</u>
<u>TABELA S9 - Valores de permutação das variáveis utilizadas nos modelos sem footprint humano, para todas as espécies e áreas de calibração</u>	<u>43</u>
<u>TABELA S10 - Valores de porcentagem de contribuição das variáveis utilizadas nos modelos sem footprint humano, para todas as espécies e áreas de calibração</u>	<u>43</u>
<u>TABELA S11 - Valores de permutação das variáveis utilizadas nos modelos com footprint humano, para todas as espécies e áreas de calibração</u>	<u>44</u>
<u>TABELA S12 - Valores de porcentagem de contribuição das variáveis utilizadas nos modelos com footprint humano, para todas as espécies e áreas de calibração</u>	<u>44</u>

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL

<u>O Gênero <i>Hemidactylus</i></u>	<u>4</u>
<u>Justificativa</u>	<u>5</u>
<u>Notas</u>	<u>6</u>
<u>Referências</u>	<u>7</u>

ARTIGO

<u>ABSTRACT</u>	<u>8</u>
<u>RESUMO</u>	<u>9</u>
<u>INTRODUÇÃO</u>	<u>10</u>
<u>MATERIAL E MÉTODOS</u>	<u>14</u>
<u>RESULTADOS</u>	<u>19</u>
<u>DISCUSSÃO</u>	<u>27</u>
<u>NOTAS E AGRADECIMENTOS</u>	<u>29</u>
<u>REFERÊNCIAS</u>	<u>30</u>
<u>APÊNDICE</u>	<u>36</u>

INTRODUÇÃO GERAL

O gênero *Hemidactylus* (Gekkonidae)

Dentro da classe Reptilia, a ordem Squamata é aquela que apresenta maior diversidade de espécies, ultrapassando 9400 conhecidas (Pyron et al. 2013). Suas características tornam Squamata um grupo de grande interesse para estudos ecológicos, pois apresentam grande diversidade na ocupação de diferentes nichos (Vitt et al. 2003). A família Gekkonidae é aquela que contém maior diversidade de espécies dentro de Squamata, tendo mais de 885 espécies. Dentro de Gekkonidae existem várias espécies que são invasoras e isso provavelmente pode ter contribuído para que a família possua a maior extensão geográfica dentre os Squamata (Fig. I1).

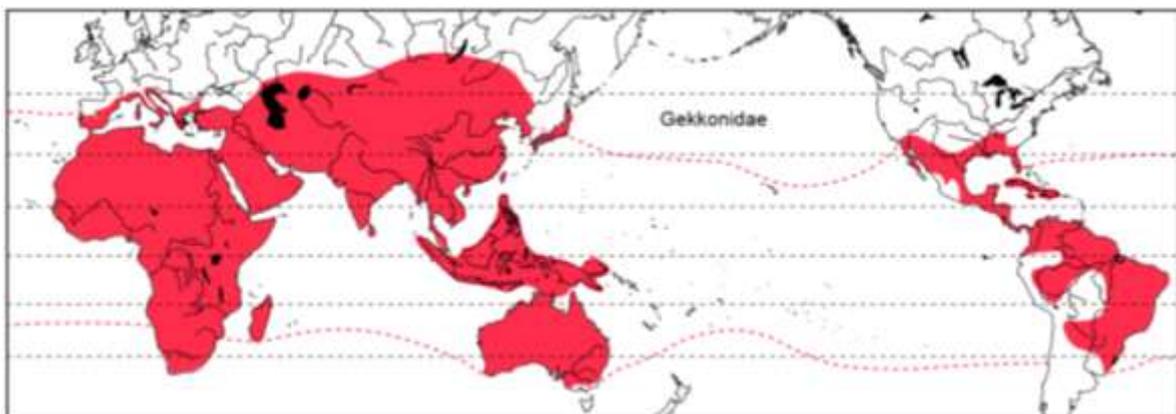


Fig. II Distribuição geográfica da família Gekkonidae. (Imagem: Vitt and Caldwell, 2014)

Os Gekkonidae apresentam uma grande diversidade de espécies que mantêm de forma conservativa suas características morfológicas e ecológicas, sendo que a maior parte da variação morfológica está presente nos membros e nos dígitos. Podem ainda apresentar pequena variação de tamanho e coloração. São ovíparos e fazem a postura de apenas 2 ovos por período. São espécies tipicamente noturnas; possuem pele fina, grande quantidade de pequenas escamas sobrepostas e lamelas sub-digitais (característica fundamental na identificação das espécies) e não possuem pálpebras. Muitas espécies da família são sinantrópicas e/ou invasoras (Vitt and Caldwell 2014).

O Gênero de lagartos *Hemidactylus* possui mais de 80 espécies sendo que as espécies *Hemidactylus mabouia* e *Hemidactylus angulatus* (Fig. I2) têm sua distribuição originalmente limitada ao continente africano, porém são invasoras nas Américas e

ocupam grande extensão territorial no seu ambiente não nativo, no entanto os processos que possibilitaram suas invasões no continente americano não são totalmente compreendidos (Carranza and Arnold 2006). São comumente encontradas dentro de residências humanas, tendo entre seus nomes populares: lagartixa, briba, calango, víbora; e em inglês *Common House-Gecko* e *Tropical House-Gecko*. As espécies de *Hemidactylus* se alimentam principalmente de pequenos insetos e aracnídeos, e estão associadas à predação de animais atraídos pelas luzes artificiais das cidades (Rocha and Anjos 2007).



Fig. 12 À esquerda, um exemplar de *Hemidactylus angulatus* e à direita, *Hemidactylus mabouia*. Espécimes depositados no Museum Alexander Koenig (Foto: P. Wagner).

Justificativa

Estudos mostram que espécies de répteis invasores podem influenciar direta e indiretamente os ecossistemas em que são introduzidos (e.g., Bomford et al. 2009; Dorcas et al. 2012; Kraus 2015) sendo que os os fatores que facilitam o estabelecimento de espécies de vertebrados invasores têm sido tema central de estudos sobre a ecologia da invasão (Kolar and Lodge 2001). Apesar do gênero *Hemidactylus* ser relacionado à predação de pequenos insetos indesejáveis por populações humanas, espécies invasoras

são comumente associadas aos desequilíbrios ecológicos nas populações nativas do ambiente invadido (Clavero and García-Berthou 2005).

O processo de invasão do continente americano por essas espécies ainda não é compreendido, porém na literatura são encontrados comentários que sugerem que a introdução dessas espécies deve estar associada ao fluxo de navios negreiros que desembarcaram no litoral de todo o continente americano (e.g., Grant 1959; Carranza and Arnold 2006). No entanto, ainda não existem estudos que relacionem a presença de *Hemidactylus* a esses eventos.

Semelhança climática entre ambientes nativos e invadidos, pressão do propágulo e uma estreita relação filogenética entre espécies invasoras e endêmicas têm se mostrado como bons preditores do possível sucesso de répteis invasores (Bomford et al. 2009).

Com base no que foi levantado, o presente estudo busca ser o primeiro a analisar com dados empíricos a hipótese de introdução via fluxo de navios negreiros e analisar qual a magnitude da importância desse evento no estabelecimento de *H. mabouia* e *H. angulatus* no continente americano. De forma complementar, o estudo também busca explorar o uso de variáveis climáticas em conjunto a dados que representem a pressão do propágulo e quais os papéis desempenhados por estes distintos processos no estabelecimento de espécie invasoras.

Notas

O corpo do texto dessa dissertação foi estruturado em formato de artigo, utilizando as normas do periódico científico *Biological Invasions* - Springer. Toda a estrutura de tópicos, formatação das figuras e estilística do texto foram baseados em artigos recentemente publicados nessa revista e nas normas da revista para os autores. O intuito é que após ouvir e incorporar críticas apresentadas pela banca, o trabalho será traduzido e submetido para o periódico citado. Siglas que são amplamente utilizadas na literatura e que não possuem um correspondente claro em português forma mantidas em inglês, buscando manter um texto mais claro e coeso (i.e. *feature classes*, *threshold*, *AICc*).

REFERÊNCIAS

- Bomford M, Kraus ÆF, Barry ÆSC (2009) Predicting establishment success for alien reptiles and amphibians : a role for climate matching. 713–724
- Bomford M, Kraus F, Barry SC, Lawrence E (2009) Predicting establishment success for alien reptiles and amphibians: a role for climate matching. *Biological Invasions*, 11:713–724
- Carranza S, Arnold EN (2006) Systematics, biogeography, and evolution of *Hemidactylus* geckos (Reptilia: Gekkonidae) elucidated using mitochondrial DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 38:531–545
- Clavero M, García-Berthou E (2005) Invasive species are a leading cause of animal extinctions. *Trends in Ecology and Evolution* 20:110
- Dorcas ME, Willson JD, Reed RN, Snow RW, Rochford MR, Miller MA, Meshaka, WE, Andreadis PT, Mazzotti FJ, Romagosa, CM, Hart KM (2012) Severe mammal declines coincide with proliferation of invasive Burmese Pythons in Everglades National Park. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 109:2418–2422
- Grant C (1959) Herpetology of Barbados, B.W. *Herpetol League* 15:96–101
- Kolar C, Lodge D (2001) Progress in invasion biology: predicting invaders. *Trends in Ecology and Evolution*, 16:199–204.
- Kraus F (2015) Impacts from Invasive Reptiles and Amphibians. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 75–97
- Pyron RA, Burbrink, FT, Wiens JJ (2013) A phylogeny and updated classification of Squamata, including 4161 species of lizards and snakes. *BMC Evolutionary Biology* 13: 93.
- Rocha CFD, Anjos LA (2007) Feeding ecology of a nocturnal invasive alien lizard species, *Hemidactylus mabouia* Moreau de Jonnès, 1818 (Gekkonidae), living in an outcrop rocky area in southeastern Brazil. *Brazilian Journal of Biology* 67:485–91.
- Vitt LJ, Caldwell JP (2014) *Amphibians and Reptiles Herpetology*, Fourth edi. Elsevier, London, UK
- Vitt LJ, Pianka ER., Cooper Jr WE, Schwenk K (2003) History and the global ecology of squamate reptiles. *The American Naturalist* 162:44–60.

The role of slave ships in the invasion of *Hemidactylus mabouia* and *Hemidactylus angulatus* in the American continent and the importance of environmental niche suitability in the actual species distribution

Victor Hugo Silva Guimarães¹, Eliécer E Gutiérrez¹⁻³, Lilian Gimenes Giugliano⁴

¹ Pós-graduação em Zoologia, Departamento de Zoologia, Universidade de Brasília, Brasília, Distrito Federal 70910-900, Brazil

² Pós-graduação em Biodiversidade Animal, Departamento de Ecologia e Evolução, Centro de Ciências Naturais e Exatas, Universidade Federal de Santa Maria, Santa Maria, Rio Grande do Sul 97105-900, Brazil

³ Pós-graduação em Ecologia, Departamento de Ecologia, Universidade de Brasília, Brasília, Distrito Federal 70910-900, Brazil

⁴ Departamento de Genética e Morfologia – Universidade de Brasília

ABSTRACT

The lizard genus *Hemidactylus* is invasive in many regions of the world, becoming the genus with the greatest territorial distribution among lizards. *Hemidactylus mabouia* and *Hemidactylus angulatus* are species that have their native distribution in Africa and are invasive in the Americas. It is commonly debated that the invasion occurred through slave ships voyages. In the field of invasion biology, it is well known the importance of niche availability for the successful establishment of invasive species in new environments. The importance of propagule pressure is a factor that has attracted the attention of researchers studying the processes that make an invasive species successful. In this research, we use ecological niche modeling and slave ships data in order to investigate whether (1) the slave ships voyages might have affected the occurrence of the species in the American continent. (2) the contribution of environmental niche availability in the actual distribution of the species in the invaded area. Our results show a correspondence between slave ships and the occurrence of *H. mabouia*; however, the availability of environmental niche was the factor that seems to have affected the most the distribution of the focal species. We found no evidence suggesting that the distribution of *H. angulatus* is affected by either climatic niche or propagule pressure in the invaded area. Additional research is required to understand if this difference is because the invasion processes occurred in different moments, or it is an artefact of an exclusive competition, which may have impaired the invasion of *H. angulatus* in America.

Keywords: Propagule pressure, ecological niche modeling, invasive species, biogeography, species distribution modeling

A influência dos navios negreiros na invasão de *Hemidactylus mabouia* e *Hemidactylus angulatus* no continente americano e a importância da disponibilidade de nicho ambiental na atual distribuição das espécies

Victor Hugo Silva Guimarães¹, Eliécer E Gutiérrez¹⁻³, Lilian Gimenes Giugliano⁴

¹ Pós-graduação em Zoologia, Departamento de Zoologia, Universidade de Brasília, Brasília, Distrito Federal 70910-900, Brazil

² Pós-graduação em Biodiversidade Animal, Departamento de Ecologia e Evolução, Centro de Ciências Naturais e Exatas, Universidade Federal de Santa Maria, Santa Maria, Rio Grande do Sul 97105-900, Brazil

³ Pós-graduação em Ecologia, Departamento de Ecologia, Universidade de Brasília, Brasília, Distrito Federal 70910-900, Brazil

⁴ Departamento de Genética e Morfologia – Universidade de Brasília

RESUMO

O gênero *Hemidactylus* é conhecido por possuir muitas espécies invasoras em várias regiões do mundo, se tornando o grupo de lagartos com maior extensão territorial conhecida. *Hemidactylus mabouia* e *Hemidactylus angulatus* são duas espécies que têm seu nicho nativo no continente africano e são invasoras em grande parte da América. Os processos que possibilitaram suas invasões são desconhecidos. É comumente citado na literatura que a introdução ocorreu pelas viagens de navios negreiros. Na biologia da invasão, é sabido da importância da disponibilidade de nicho para o estabelecimento de espécies em novos ambientes. A pressão de propágulo também é um fator que atrai a atenção de pesquisadores que buscam compreender os processos que tornam uma espécie invasora. O presente trabalho utilizando de modelagem de nicho ecológico e registros das navegações de transporte de escravos, busca discutir se (1) há influência das navegações na distribuição das espécies (2) a contribuição da disponibilidade de nicho ambiental no estabelecimento das espécies. Os resultados obtidos apontam que há influência das navegações na presença de *H. mabouia*, porém a atual distribuição deve-se principalmente à disponibilidade de nicho ambiental. Para *H. angulatus* não foram encontradas evidências que mostrem a influência das navegações ou da disponibilidade de nicho ambiental na distribuição da espécie. Estudos adicionais são necessários para compreender se essa divergência entre as espécies existe devido à invasão ter acontecido em momentos distintos ou se uma exclusão competitiva pode ter inviabilizado o estabelecimento de *H. angulatus* em grande parte da América.

Palavras-chave: Pressão de propágulo, modelagem de nicho ecológico, espécies invasoras, biogeografia, modelagem de distribuição potencial

INTRODUÇÃO

Espécies que deixaram seu ambiente natural e com ele os fatores que regulem suas populações são comumente denominadas espécies invasoras (Hoddle 2004). A dispersão de espécies invasoras em ambientes não nativos tem alterado de forma drástica a composição das comunidades em uma escala global e o declínio de populações nativas muitas vezes se dá simultaneamente à dispersão de espécies invasoras (Gurevitch and Padilla 2004). É notado que a introdução de espécies invasoras é muitas vezes danosa ao meio ambiente, e podem causar desequilíbrios ecológicos, afetando não só a biodiversidade de forma direta, como também, de forma indireta, as populações humanas (Rosenzweig 2001).

Hemidactylus mabouia (Moreau de Jonnès, 1818), e *Hemidactylus angulatus* Hallowell, 1852 são espécies de lagartos da família Gekkonidae, da ordem Squamata, conhecidas por serem quase cosmopolitas devido sua rápida capacidade de dispersão (Fuenmayor et al. 2005). São espécies noturnas e facilmente encontradas em diversos ecossistemas dentro de ambientes antropizados, mas *H. mabouia* também pode ser encontrada em ambientes naturais (Rocha et al. 2011), porém as maiores densidades populacionais estão associadas a áreas urbanizadas (Howard et al. 2001). Sua dieta é constituída de pequenos insetos, aracnídeos e larvas de artrópodes (Rocha and Anjos 2007) e pode estar relacionada com a iluminação artificial em áreas urbanas (Buchanan et al. 2008). Mesmo com sua ampla distribuição, pouco se sabe sobre a ecologia dessa espécie (Rocha and Anjos 2007).

Diversas espécies de *Hemidactylus* têm aumentado suas áreas de distribuição no último século (Carranza and Arnold 2006). *Hemidactylus mabouia* atualmente ocupa a porção subsaariana do continente africano, assim como o estado da Flórida, nos EUA, o Caribe, e a América do Sul em quase sua totalidade. *Hemidactylus angulatus* está presente na região central da África, da costa leste à costa oeste, e também ocupa a América Central e a porção norte da América do Sul (Rödder et al. 2008). Esse gênero é capaz de se dispersar por longas distâncias tanto de forma natural como de forma antropogênica, com posterior colonização de novos habitats (Kluge 1969). O gênero *Hemidactylus* já havia sido registrado na ilha de Barbados, em 1700 (Grant 1959). Existem registros que espécies invasoras de *Hemidactylus* conseguiram interferir negativamente na distribuição de espécies nativas (Fuenmayor et al. 2005). Também é noticiado que essas espécies ocuparam as regiões tropicais e temperadas em áreas

invadidas devido às translocações humanas entre continentes (Carranza and Arnold 2006).

Um dos primeiros estudos da biogeografia de *H. mabouia* e *H. brooki* aponta que a distribuição pode ter ocorrido de forma aleatória, com origem em pontos geográficos diferentes. Essa introdução de espécies em pontos distintos, provavelmente se deu devido ao fluxo de navios negreiros, que transportaram essas espécies através do Atlântico, em sucessivos eventos associados a chegada destes navios em diferentes portos (Grant 1959).

É importante ressaltar que essa hipótese de colonização transoceânica é comumente encontrada em artigos. Cochran (1941) afirma não haver dúvidas que a presença de *Hemidactylus mabouia* e *Hemidactylus brooki* nas Américas se deve ao transporte de navios negreiros. Loveridge (1941) sugere que a introdução de *H. mabouia* deve ser recente pois não há sinais de especiação nos espécimes encontrados na América. Além disso, atribui a presença da espécie na costa oeste africana à introdução via portos. Grant (1959) também afirma que a introdução deve ter ocorrido devido ao fluxo de navios negreiros entre os dois continentes. O autor também propõe que as espécies foram intencionalmente introduzidas com o intuito de aterrorizar populações da ilha de Barbados, que erroneamente nomearam a espécie de ‘lagarto venenoso’. Vanzolini (1968) afirma que a semelhança morfológica entre indivíduos da costa africana e da costa brasileira corrobora a hipótese de introdução via transporte negreiro. Também destaca que cronistas da fauna brasileira do século XVI e início do século XVII não citam em nenhum de seus relatos algum lagarto com características semelhantes a *Hemidactylus mabouia*, no entanto diz que análises biométricas devem ser realizadas para se validar essa hipótese.

Kluge (1969) afirma que o grau de diferenciação morfológica encontrado entre espécimes de *H. mabouia* e *H. brooki* coletados na América e África é grande o suficiente para negar a hipótese de introdução via transporte humano, já que as diferenças morfológicas constatadas devem ser anteriores à existência do homem moderno. A hipótese de introdução via navios negreiros volta a ser reafirmada por Vanzolini (1978).

Utilizando métodos moleculares, Carranza e Arnold (2006) encontraram pouca variabilidade genética ao estudar a indivíduos das espécies de *Hemidactylus* das costas da África e América, e afirmam que essa introdução ocorreu recentemente, o que refutaria os argumentos levantados por Kluge (1969).

A modelagem de nicho é uma ferramenta que pode auxiliar na identificação de padrões de distribuição das espécies, baseada em seus nichos ambientais. Muitas vezes essas informações são úteis não só para estimar a potencial distribuição de uma espécie, mas também fornece dados para tomada de decisões conservacionistas, como seleção de áreas protegidas e suas delimitações mais eficientes (Guisan and Thuiller 2005). A modelagem de nicho ecológico também pode ser empregada no estudo de padrões ecológicos e evolutivos (Gutiérrez et al. 2014), na identificação de lacunas de conservação (de Novaes e Silva et al. 2014), na otimização de recursos voltados para a conservação (Lessmann et al. 2014), entre diversas outras aplicações .

A modelagem de nicho também é utilizada para prever o potencial de uma espécie introduzida se tornar uma invasora, e possivelmente modificar os sistemas naturais (e.g., Peterson 2001, 2003; Peterson and Robins 2003; Pyron et al. 2008; Ulhanek and Eung 2011). Essas modelagens partem do princípio que uma espécie, dentro de pequeno espaço de tempo, pelo menos nos padrões evolutivos, mantém seu nicho ambiental de forma conservativa, e que as preferências e tolerâncias das espécies às variáveis climáticas são bons preditores da distribuição espacial da espécie (Wiens and Graham 2005). Esse tipo de abordagem também se mostra eficiente quando queremos estimar a distribuição potencial de uma espécie antes de sua introdução (Peterson and Vieglais 2001; Jeschke and Strayer 2008). Esse tipo de estudo é importante, principalmente quando analisamos o caso de *H. mabouia*, que provavelmente não atingiu o limite de sua dispersão na América, por ter sido introduzida recentemente (Carranza and Arnold 2006; Rödder et al. 2008).

Estudos de biogeografia apresentam uma grande dependência da disponibilidade de dados da distribuição das espécies estudadas; a ausência desses dados é um fator limitante para trabalhos em diversos campos da ecologia aplicada (Beck et al. 2012). Bancos de dados como o Global Biodiversity Information Facility (GBIF) buscam compilar informações da distribuição da biodiversidade de instituições como museus e coleções biológicas. Apesar do possível viés gerado pela falta de qualidade de alguns dados, o uso desse tipo de ferramenta é de inestimável valor para estudos de distribuição (Beck et al. 2014) e apresenta mais pontos de distribuição que compilações independentes da literatura (Beck et al. 2013).

Compreender os processos que viabilizam a introdução de espécies em novos ambientes não deve ser apenas vinculado às características da espécie ou ambientais, mas

também das características particulares de como ocorreram essas invasões (Lockwood et al. 2005). Inseridas de forma intencional ou não, o número de espécies invasoras cresceu durante o século XX, fornecendo à ciência várias evidências de como essas espécies podem causar danos às espécies nativas, aos ecossistemas, e à saúde humana (Simberloff et al. 2013). Dentro dessas características, destaca-se a pressão do propágulo.

A pressão do propágulo, é compreendida como o número de indivíduos que foram liberados em uma região em que não são nativos. Essa medida é composta de tamanho de propágulo —que é o número de indivíduos libertos em um evento de invasão— e o número de propágulos —que é a quantidade de eventos em que a introdução ocorreu (Lockwood et al. 2005). Apesar de existirem poucos estudos relacionados a este tópico, o número de propágulo é mostrado como importante na compreensão da invasão de espécies (Simberloff 2009).

Combinar os estudos climáticos com a pressão do propágulo causada por navios, pode auxiliar no entendimento das espécies invasoras, e ajudar na predição de como essas espécies podem se dispersar secundariamente. Estudos com espécies exóticas devem ser realizados tanto em suas áreas nativas como nas que são invasoras, ajudando a compreender as características da invasão, proporcionando assim maior compreensão dos eventos que facilitem a invasão de espécies exóticas (Meyerson and Mooney 2007).

Considerando o que foi levantado, o presente estudo busca compreender o impacto dos navios negreiros na invasão das Américas pelas espécies *H. mabouia* e *H. angulatus*, buscando realizar algo próximo ao que foi proposto por Grant (1959), que afirma que seria possível identificar a origem de espécies invasoras utilizando para isso a etnia e origem dos escravos de cada região. Para representar a origem das espécies estudadas foram utilizados dados de navegações, que também representam o número do propágulo, e modelos de nicho ambiental na África e na América. E apesar de ser comumente debatido na literatura, não há estudo que busque relacionar diretamente o transporte de escravos à presença de espécies de *Hemidactylus*, sendo o objetivo do trabalho estudar a correlação entre o fluxo de navios negreiros, a presença de adequabilidade ambiental e a presença das espécies de *Hemidactylus* nas Américas.

MATERIAL E MÉTODOS

Dados das espécies e área de estudo

No estudo foram utilizadas as espécies *Hemidactylus mabouia* e *Hemidactylus angulatus*, as quais estão presentes no continente africano e americano. Os dados georreferenciados das duas espécies foram obtidos no sítio da Global Biodiversity Information Facility (GBIF). Foram também adicionados registros de *H. mabouia* provenientes de coletas realizadas no Brasil pelo Laboratório de Genética e Biodiversidade, Universidade de Brasília (Giugliano et al. in prep). Para *H. angulatus* foram utilizados registros do GBIF que compreendessem os táxons *H. angulatus*, *H. haitianus*, *H. brooki angulatus*, e *H. brooki brooki* com localidades no continente africano, pois Carranza e Arnold (2006) mostram que essas subespécies correspondem apenas a *H. angulatus*.

Para manter uma boa qualidade dos registros, foram mantidos apenas aqueles que tivessem as seguintes informações: latitude, longitude, localidade, país, e que estivessem depositados em coleções biológicas (com número de voucher para que houvesse maior segurança na identificação das espécies e possibilidade de verificá-las, caso seja necessário, no futuro). Registros com distribuição muito distante do que é conhecido foram verificados junto às coleções responsáveis: Florida Museum of Natural History, Central Michigan University, e Los Angeles Natural History Museum, e descartados dos bancos de dados após confirmação de erro.

Modelagem de nicho ecológico

Para analisar a distribuição potencial das duas espécies foram utilizados modelos de nicho ambiental (ENM). Foi utilizado Maxent versão 3.4.1 que utiliza o método de máxima entropia (Phillips and Dudík 2008; Phillips et al. 2018). Esse algoritmo de presença de fundo tem tido boa performance ao ser comparado com outras técnicas de modelagem (Ferrier et al. 2006; Hernandez et al. 2006; Wisz et al. 2008). Os registros de *H. mabouia* e *H. angulatus* foram divididos e analisados em 4 grupos diferentes, utilizando: (1) registros e área de calibragem de *H. mabouia* na América; (2) registros e área de calibragem de *H. mabouia* na África; (3) registros e área de calibragem de *H. angulatus* na América; (4) registros e área de calibragem de *H. angulatus* na África. Com

o objetivo de diminuir o viés de amostragem e de autocorrelação espacial (Boria et al. 2014), foi utilizado, no programa R, o pacote *spThin* (Aiello-Lammens et al. 2015), que filtrou todas as ocorrências que estivessem a menos de 10 km entre si. Após realizar 100 repetições foi armazenado o resultado que conservou o maior número de registros por grupo estudado.

Para selecionar as áreas mais adequadas para estudo e calibragem dos modelos (M), foi criado um menor polígono convexo acrescido de um *buffer* de 0.5°, método utilizado por Gutiérrez (Gutiérrez et al. 2014, 2015), para isso foi utilizado o pacote *ENMWizard* (Heming et al. 2018).

Foram utilizadas 17 camadas ambientais relacionadas às variações anuais de temperatura e precipitação das áreas de estudo. As camadas foram obtidas no sítio *WorldClim* (Fick and Hijmans 2017) com uma resolução de 5 arc-segundos. Foi adicionada uma camada de *footprint* humano obtida no sítio do *Socioeconomic Data and Applications Center* (Venter et al. 2018), estudos recentes mostram a importância de se utilizar dados humanos ao se trabalhar com espécies invasoras (Gallardo et al. 2015).

Os modelos foram calibrados utilizando o pacote *ENMeval* (Muscarella et al. 2014), no programa R (R Core Team 2018). Essa etapa é necessária pois estudos mostram a importância da seleção adequada dos parâmetros *regularization multiplier* e *feature classes*, pois a otimização dessas configurações afeta diretamente o balanço e a performance dos modelos gerados (Boria et al. 2014; Radosavljevic and Anderson 2014). A calibragem foi feita utilizando intervalos de 0.5 no *regularization multiplier*, que variou de 0.5 a 5. As *feature classes* analisadas foram: *Hinge*; *Linear* e *quadratic*; *Linear*, *quadratic* e *hinge*; *Linear*, *quadratic* e *product*; *Linear*, *quadratic*, *product* e *hinge*.

O *ENMeval* permite a utilização de diversos métodos de particionamento de dados, sendo que para esse estudo foi utilizado o método ‘*block*’, este método é aquele que proporciona maior independência geográfica entre os conjuntos utilizados em cada etapa de calibração e avaliação dentre aqueles disponíveis no pacote (Muscarella et al. 2014). A performance entre os modelos foi comparada usando o critério de informação de Akaike corrigido para pequenas amostras (*AICc*), os valores de omissão (*OR10*) e de área sob a curva (*AUC*) também foram analisados para verificar se os resultados das modelagens obtiveram valores satisfatórios. O modelo final utilizado é aquele que a combinação das *feature classes* e *regularization multiplier* gerou o menor valor de *AICc*

dentre todos os modelos analisados na fase de calibragem. As projeções espaciais foram feitas utilizando o programa QGIS 2.17.8 (QGIS Development Team 2018), sendo que os modelos foram transformados em binários utilizando o *threshold* logístico de 10% *training presence*, o uso desse *threshold* se deve a possível inclusão de áreas com adequabilidade que apresentem valores marginais, isso torna a área do modelo projetada maior em relação a outros *thresholds* utilizados.

Para comparar a sobreposição de nicho entre os modelos gerados com área de calibragem e pontos de ocorrência na América com aquele gerado com calibragem e pontos de ocorrência na África, para as duas espécies. Foram utilizadas as métricas *D* de Schoener (Schoener 2013) e *I* de Hellinger (Warren et al. 2008). A métrica *D* pressupõe que os valores de adequabilidade obtidos pelo Maxent são proporcionais à abundância da espécie, enquanto *I* trata os modelos de nicho ecológico sobrepostos como distribuições meramente probabilísticas (Warren et al. 2010). As duas métricas variam de 0, quando as tolerâncias ambientais das espécies analisadas não se sobrepõem de nenhuma forma, até 1, quando há total sobreposição de nicho entre as espécies estudadas. Essa análise mensura o quanto os ENM calculados para duas espécies diferem em suas adequabilidades ambientais (Aguirre-Gutiérrez et al. 2015). Essas métricas foram calculadas utilizando o pacote ENMTools (Warren et al. 2010). Boxplots da adequabilidade ambiental de cada modelo projetado na América foram gerados pelo pacote raster, do programa R (Hijmans 2018), com o intuito de comparar a adequabilidade entre modelos.

Dados de navios negreiros

Para representar o número de propágulo foram utilizados registros de navios negreiros obtidos no sítio Slavevoyages (Slavevoyages Development Team 2018). O critério utilizado na busca foi o principal porto de obtenção de escravos na África. Quando esse registro apresentava apenas uma descrição genérica, foi utilizado o primeiro porto de obtenção de escravos na África, e também o principal porto de desembarque de escravos no continente americano. Para manter um bom registro dos dados, foram mantidas as seguintes informações: ano da viagem, identificação da viagem (ID), nome do navio, número de escravos embarcados, e número de escravos desembarcados.

Para definir as localizações aproximadas dos portos de embarque e desembarque, os mapas atuais das regiões de estudo foram sobrepostos com os mapas disponibilizados pelo Slavevoyages. As localidades foram georreferenciadas utilizando o programa QGIS 2.18.7 (QGIS Development Team 2018). Para encontrar regiões e buscar os pontos mais adequados para definir localidades que mudaram de nome foram utilizadas como referências os pontos encontrados com auxílio do Google Earth Pro 7.3.2 (Google LLC 2018).

O fluxo das embarcações foi representado por linhas geradas pela geometria *linestring*, no programa QGIS 2.18.7. As seguintes categorias foram adicionadas aos registros dos navios negreiros: espécie presente no porto de origem, podendo ser *H. mabouia*, *H. angulatus* ou ambas, utilizando os modelos binários gerados; presença de *H. mabouia* ou *H. angulatus* nas regiões de desembarque, também utilizando as projeções binárias; valores de adequabilidade ambiental para todos os portos, obtidos com o pacote raster do programa R (Hijmans 2018). Para extrair os valores de adequabilidade foram utilizados apenas os modelos ambientais logísticos gerados sem a variável do *footprint* humano, pois utilizá-la poderia comprometer a análise devido a uma possível existência de viés de coleta. Além disso, o *footprint* humano é gerado com dados que não refletem as características das populações humanas ou da infraestrutura no período das navegações.

Análises estatísticas

Para verificar se há correlação entre o fluxo de navios negreiros e a presença atual das espécies na América foram utilizadas as variáveis descritas a seguir. A presença ou ausência de cada espécie que foi estimada a partir dos modelos de nichos ambientais binários, gerados com registros e área de calibragem na América, atribuindo valor 0, caso as condições ambientais para existência da espécie sejam ausentes, e 1, caso sejam presentes, como é realizado na grande maioria dos estudos (Cassey et al. 2018). Também foi criada uma nova variável chamada de oportunidade de chegada, que equivale, para *H. mabouia*, ao número de navios que saíram de portos na África que estão dentro da distribuição potencial exclusiva de *H. mabouia* adicionada dos navios que saíram de portos onde *H. mabouia* e *H. angulatus* podem ocorrer em simpatria. A mesma lógica foi utilizada para gerar a variável de oportunidade de chegada para *H. angulatus*. Para testar

a relação entre a presença/ausência de cada espécie no continente americano e a oportunidade de chegada foi realizado o teste de Kruskal-Wallis (Zar 2010) utilizando o pacote stats do programa R (R Core Team 2018). Para isso foram utilizados os valores dos modelos binários em cada um dos porto e quantidade de navios que ali aportaram, classificando-os de acordo com a espécie de *Hemidactylus* potencialmente presente nos portos de origem.

Também foi analisado se os valores de adequabilidade do modelo logístico com área de calibragem e pontos de presença na África projetado na América (nicho africano) de cada uma das espécies apresenta correlação com a presença/ausência estimada nos portos americanos. Essa análise parte do pressuposto que a projeção de um modelo realizado com pontos e área de calibragem no ambiente nativo é um bom preditor da distribuição potencial da espécie em um ambiente invadido (Peterson and Vieglais 2001). Para realizar essa análise também foi utilizado um teste de Kruskal-Wallis.

É importante ressaltar que nas duas análises descritas acima a escolha de um teste não paramétrico é devido aos dados não atenderem as premissas dos testes paramétricos (normalidade e homocedasticidade) e os vários métodos de transformação tentados não foram capazes de corrigir essa demanda (Zar 2010).

Para investigar a relação das variáveis tomadas conjuntamente na distribuição de *H. mabouia* e *H. angulatus* na América, a oportunidade de chegada e os valores de adequabilidade dos modelos logísticos africanos projetados na América foram utilizados como preditores da presença/ausência estimada das espécies em uma análise de regressão logística (Tabachnick and Fidell 2007). Para mensurar a significância do modelo completo (contendo as duas variáveis) foi realizada uma comparação com um modelo de variável constante (nulo), utilizando um teste de chi-quadrado de desvio escalonado (Chambers and Hastie 1992; Faraway 2006). A importância de cada variável no modelo foi acessada adicionando individualmente ao modelo nulo aquela variável que apresentou menor valor de AIC no modelo completo. Após removê-la do modelo completo, foi analisado se a variável restante ainda contribuía significativamente na melhora do modelo (Chambers and Hastie 1992).

RESULTADOS

Dados das espécies e área de estudo

Após eliminar todos os registros que não satisfizeram os critérios estabelecidos, e adicionados os registros provenientes das coletas, foram obtidos, para *Hemidactylus mabouia* um total de 1103 registros no continente americano e 1233 para a África. Para *Hemidactylus angulatus* foram obtidos 450 registros no continente americano e 506 para a África (Fig. 1).

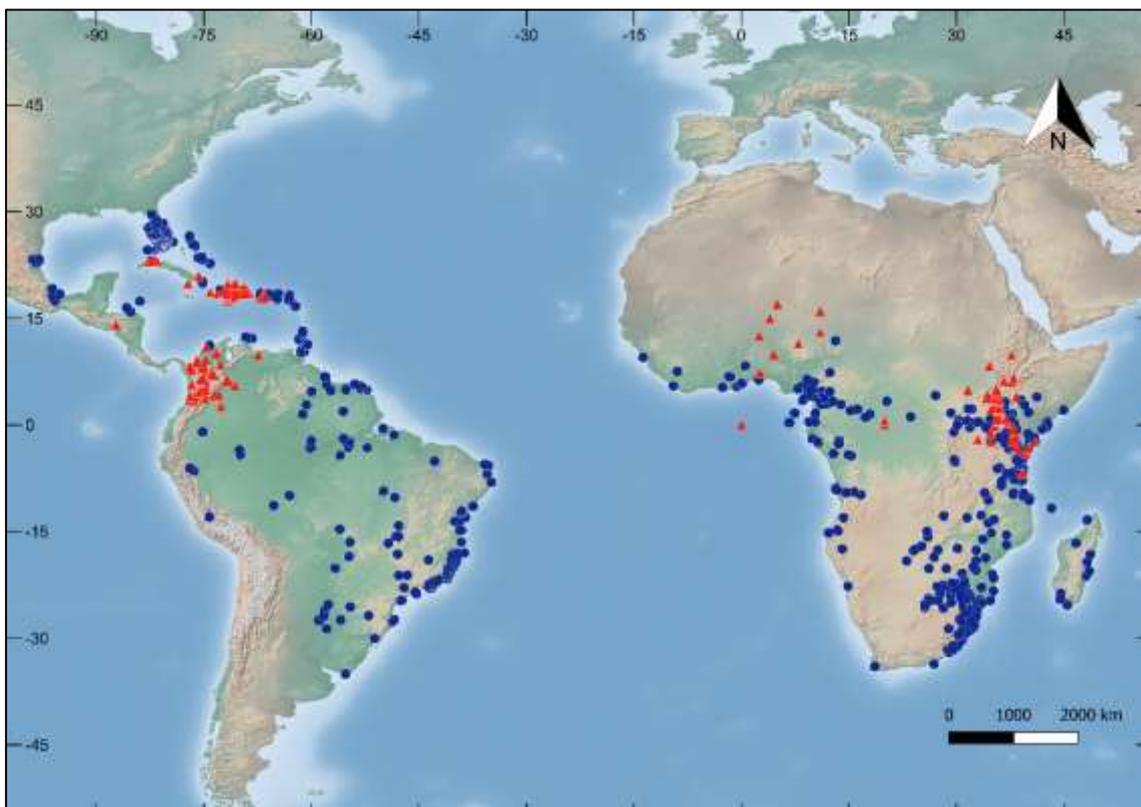


Fig. 1 Registros das espécies *Hemidactylus mabouia* (círculos) e *Hemidactylus angulatus* (triângulos) utilizados na modelagem de nicho ecológico, obtidos no banco de dados do GBIF e adicionados de registros obtidos por meio de coletas

Modelagem de nicho ecológico

Após filtrar os registros utilizando o pacote de R *spThin* (Aiello-Lammens et al. 2014), foram obtidos os registros utilizados na modelagem. Para *H. mabouia* tiveram 265 registros para a América e 383 para a África. Para *H. angulatus* foram 95 para a América e 155 para a África. Todos os resultados obtidos na etapa de calibragem, utilizando os *feature classes* e o *regularization multiplier* otimizado pelo ENMeval (Tabela 1), tiveram AUC acima de 0.8 e baixos valores de taxa de omissão, e foram projetados espacialmente dentro das áreas de calibragem (Fig. 2).

TABELA 1

Melhores resultados das modelagens de nicho ambiental de acordo com o critério de menor AICc, obtidos após a etapa de calibragem de modelos obtidos pelo pacote ENMeval, do programa R, resumindo quais *Feature Classes* e *Regularization Multipliers* foram utilizados no Maxent em cada modelo de nicho ambiental e qual área de calibragem foi utilizada para as espécies *Hemidactylus mabouia* e *Hemidactylus angulatus*. Espécies marcadas com * tiveram a camada de *footprint* humano adicionada às camadas climáticas

Species	Evaluation area	Regularization multiplier	Feature Classes	AICc	AUC	Mean 10% Omission Rate
<i>Hemidactylus mabouia</i>	America	0.5	LQ	6063.427	0.8961	0.1402
<i>Hemidactylus mabouia</i> *	America	3.5	LQPH	5067.749	0.9402	NA
<i>Hemidactylus mabouia</i>	Africa	3.5	LQPH	9456.035	0.834	0.1473
<i>Hemidactylus mabouia</i> *	Africa	0.5	LQ	8931.143	0.8801	0.1204
<i>Hemidactylus angulatus</i>	America	4	LQP	1964.681	0.8408	0.1182
<i>Hemidactylus angulatus</i> *	America	4	LQP	1833.865	0.8734	0.0994
<i>Hemidactylus angulatus</i>	Africa	4	LQPH	3815.781	0.817	0.1632
<i>Hemidactylus angulatus</i> *	Africa	4	LQP	1833.865	0.8734	0.0994

Os resultados de sobreposição de nicho dos dois modelos logísticos projetados na área de calibragem das espécies na América foram: $D = 0.7084$ e $I = 0.9239$ para *H. mabouia* e $D = 0.6221$ e $I = 0.8535$ para *H. angulatus*, o que aponta uma alta sobreposição de adequabilidade ambiental entre os modelos calibrados e treinados na África e América, indicando que o modelo calibrado na área de ocorrência nativa é um bom preditor para a distribuição potencial em ambientes invadidos (Peterson 2005; Warren et al. 2010)

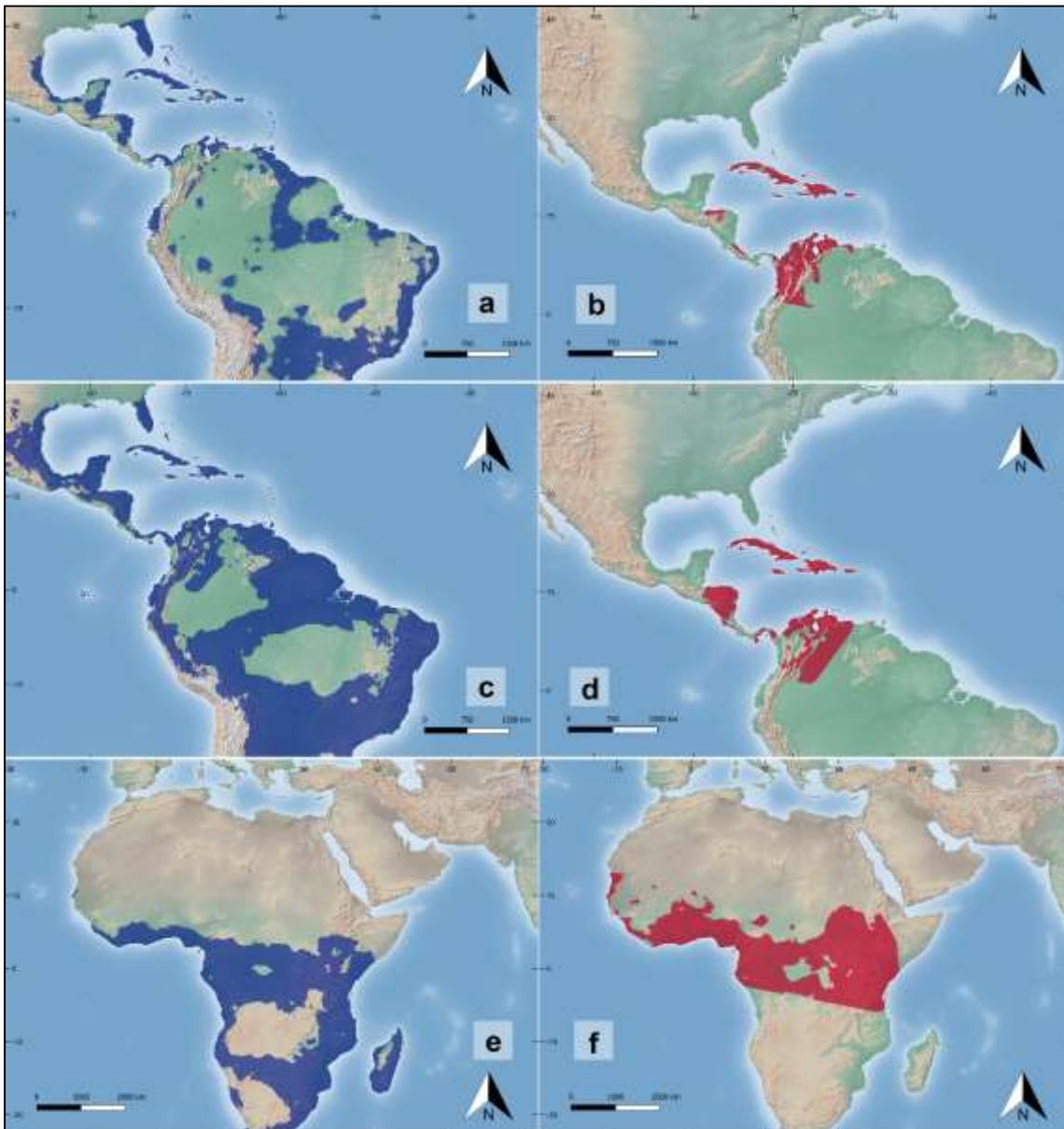


Fig. 2 Projeções dos modelos binários de nicho ambiental realizados para *Hemidactylus mabouia* e *Hemidactylus angulatus*. Para *H. mabouia* (a) projeção do modelo de nicho calibrado com registros da espécie na América dentro de sua área de calibragem; (c) projeção do modelo de nicho calibrado com registros da espécie na África projetado na área de calibragem na América; (e) projeção do modelo de nicho calibrado com registros da espécie na África projetados dentro de sua área de calibragem. Para *H. angulatus*: (b) projeção do modelo de nicho calibrado com registros da espécie na América dentro de sua área de calibragem, (d) projeção do modelo de nicho calibrado com registros da espécie na África projetado na área de calibragem na América; (f) projeção do modelo de nicho calibrado com registros da espécie na África projetados dentro de sua área de calibragem

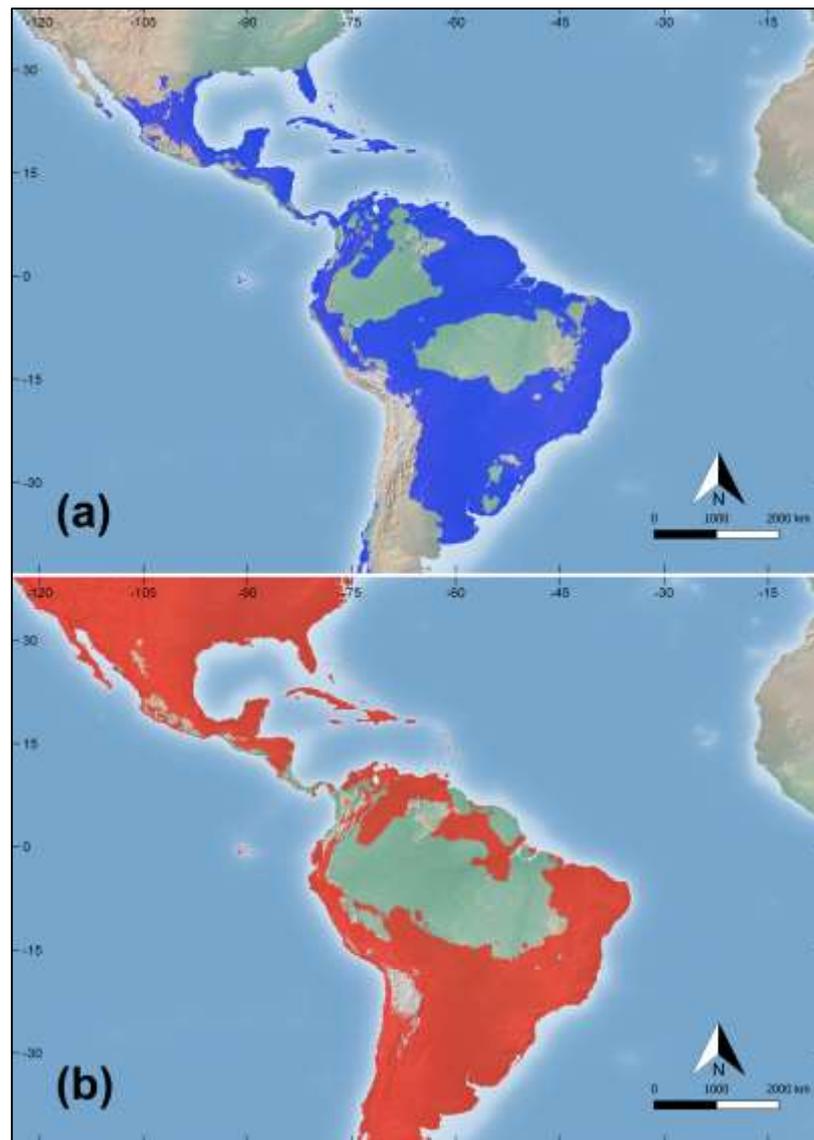


Fig. 3 Projeções no continente americano dos modelos de nicho ambiental realizados com registros e área de calibragem da África. Sendo que: (a) *Hemidactylus mabouia* (b) *Hemidactylus angulatus*

Os boxplots gerados (Fig. 4) mostram que os modelos calibrados na área de ocorrência da África apresentam valores de adequabilidade ambiental mais altos que os da América para as duas espécies. Para *H. mabouia* há maior variância da distribuição de dados para o modelo Africano.

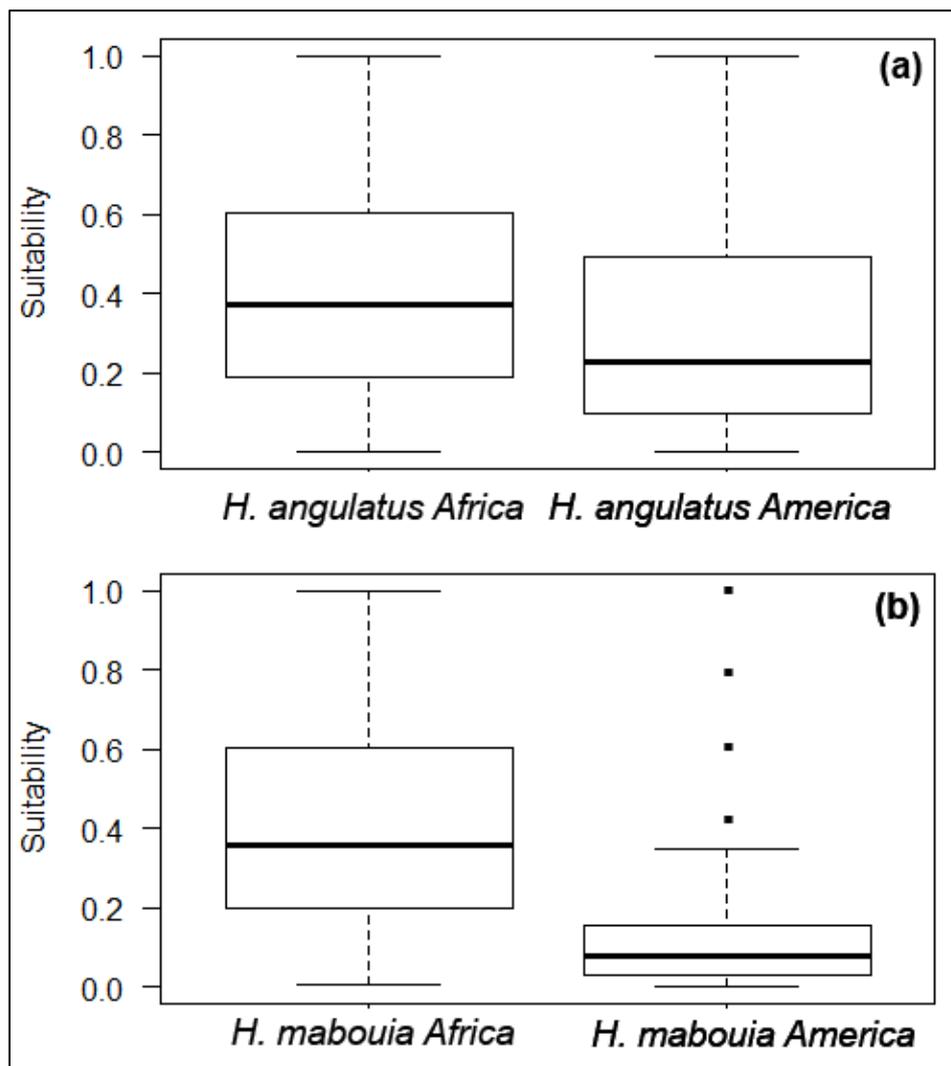


Fig. 4 Comparação dos resultados de adequabilidade ambiental e suas variações entre os modelos gerados pelo Maxent, em formato boxplot. **(a)** Comparação dos valores de adequabilidade do modelo feito com registros e área de calibragem na África projetado na América e registros da América com projeção dentro de sua área de calibragem, ambos para *Hemidactylus angulatus*. **(b)** Comparação dos valores de adequabilidade do modelo feito com registros e área de calibragem na África projetado na América e registros da América com projeção dentro de sua área de calibragem, ambos para *Hemidactylus mabouia*

Dados de navios negreiros

Aplicados os critérios estabelecidos, foram obtidas e georreferenciadas 29496 viagens de navios negreiros que atracaram em portos do continente africano em que a modelagem de nicho ecológico previu a presença de *H. mabouia* ou *H. angulatus* e que posteriormente desembarcaram em diversos portos no continente americano (Fig. 5). O mapa de fluxo (Fig. 6) mostra qual foi a rota desses navios, o que pode ter sido a principal oportunidade de introdução das duas espécies no continente americano.

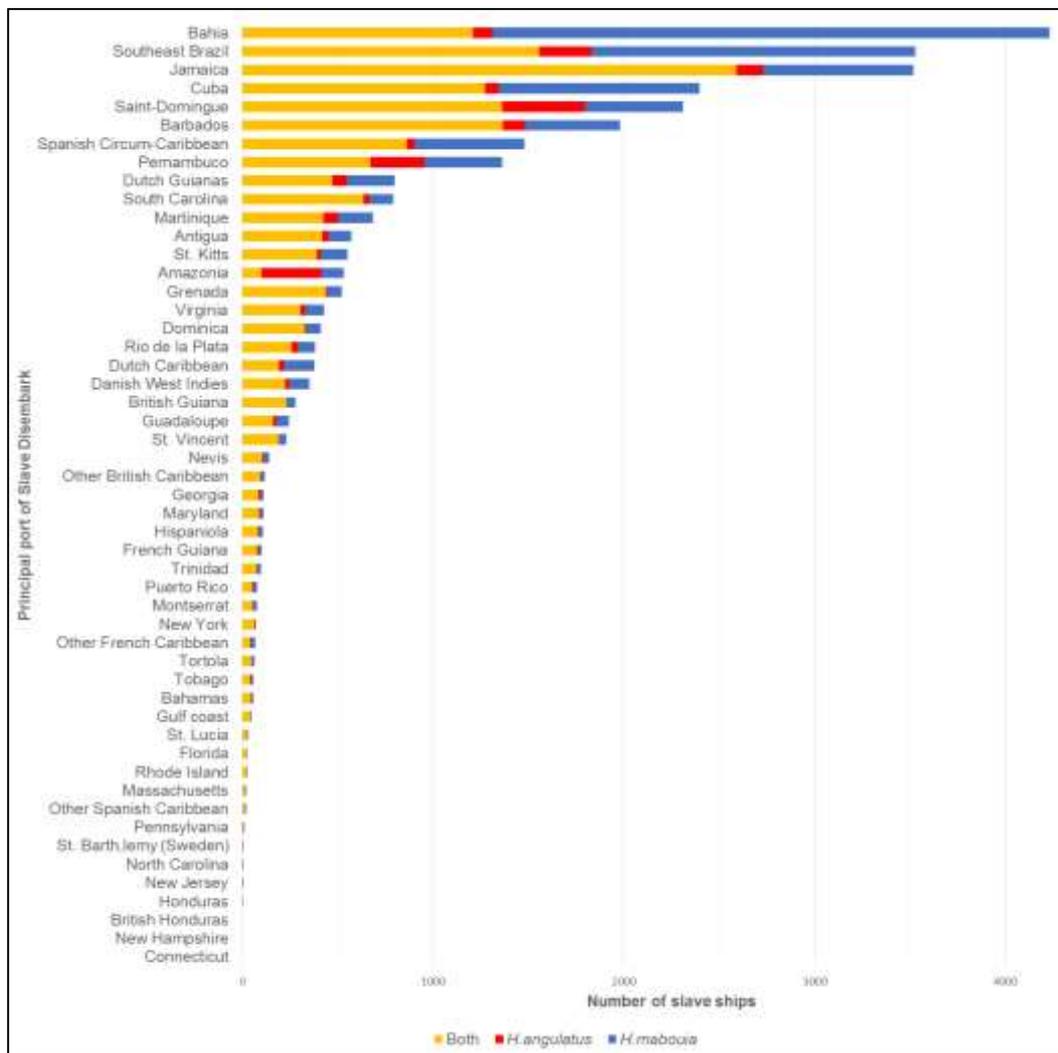


Fig. 5 Quantidade de navios negreiros que tiveram origem em portos onde o modelo de nicho ambiental prediz a existência de *Hemidactylus mabouia*, *Hemidactylus angulatus*, ou ambos; e em quais portos na América esses navios desembarcaram

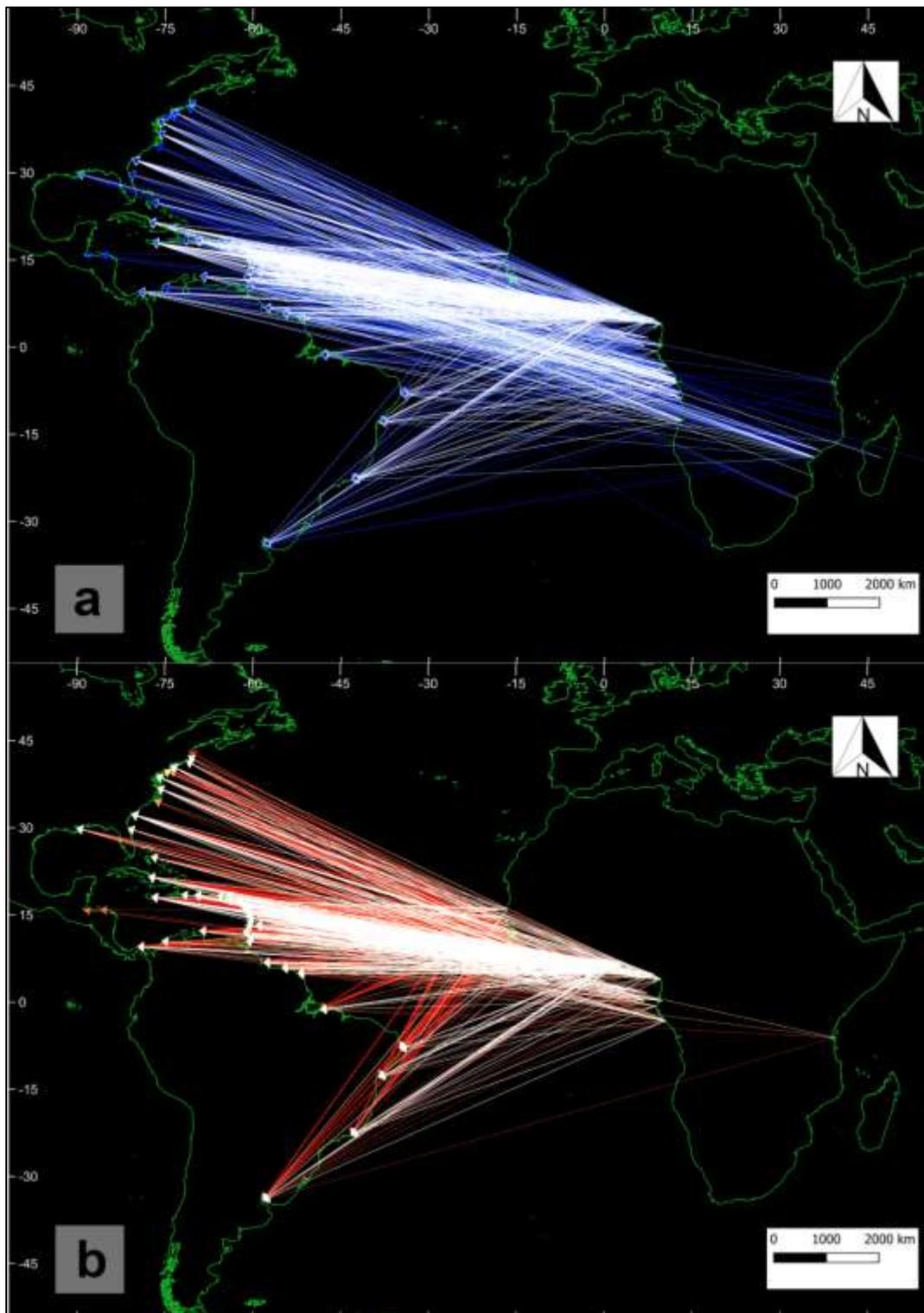


Fig. 6 Mapas de fluxo onde as linhas representam a oportunidade de chegada na América para as espécies invasoras **(a)** *Hemidactylus mabouia* e **(b)** *Hemidactylus angulatus* baseado em 29496 viagens de navios negreiros georreferenciadas. Linhas sobrepostas se tornam mais claras conforme a magnitude da sobreposição, indicando que aquela rota em particular foi traçada mais vezes

O número de oportunidades de chegada de *H. mabouia* foi significativamente diferente em relação a presença/ausência estimada (ver material e métodos) da espécie nos portos da América (Kruskal-Wallis $\chi^2 = 5,3139$, $df=1$, $p=0,02116$, $n=51$), no entanto, não foi encontrada diferença significativa no caso de *H. angulatus* (Kruskal-Wallis $\chi^2 = 2,4522$, $df=1$, $p=0,1174$, $n=51$). Esse resultado indica uma associação entre o tráfego negreiro e a presença atual de *H. mabouia* nos portos americanos, esta mesma associação não foi encontrada no caso de *H. angulatus*.

A variável nicho africano também foi significativamente correlacionada com a presença/ausência estimada para *H. mabouia* (Kruskal-Wallis $\chi^2 = 27,141$, $df=1$, $p=1,892 * 10^{-7}$, $n=51$), mas a mesma comparação para *H. angulatus* não indicou correlação significativa entre as variáveis (Kruskal-Wallis $\chi^2 = 0,27244$, $df=1$, $p=0,6017$, $n=51$). Estes resultados indicam que a presença de nicho africano projetado e a distribuição atual de *H. mabouia* estão correlacionadas, já para *H. angulatus* não foi encontrada uma correlação significativa.

Ao avaliar a influência das duas variáveis (oportunidade de chegada e nicho africano) tomadas conjuntamente com a presença/ausência estimada de *H. mabouia* por regressão logística foi encontrada uma diferença significativa na comparação entre o modelo completo e o modelo nulo ($p=3,592 * 10^{-11}$). A análise de seleção de modelos indicou que o nicho africano discriminou melhor os portos em que *H. mabouia* se encontra presente em relação aos que estão ausentes. Já quando a variável nicho africano foi incluída no modelo nulo a comparação entre os modelos não apresentou diferença significativa ($p=0,1325$) indicando que inclusão da variável oportunidade de chegada não melhora o modelo.

No caso do *H. angulatus*, a análise conjunta das variáveis oportunidade de chegada e nicho africano por regressão logística não apresentou diferença significativa em relação ao modelo nulo ($p=0,1858$). Dessa forma, a análise de seleção de modelos não foi realizada. Esse resultado indica que, mesmo tomadas conjuntamente, as duas variáveis não são boas preditoras para a distribuição atual de *H. angulatus*.

DISCUSSÃO

Após relacionar a oportunidade de chegada das espécies de *Hemidactylus* com a presença da espécie nas regiões dos portos de chegada, corroboramos a hipótese de que a chegada de *H. mabouia* ter ocorrido por intermédio de navegações negreiras. Os resultados também apontam que a existência de adequabilidade ambiental para a espécie tem grande influência no estabelecimento da espécie no continente invadido. A análise de regressão logística indicou que as duas variáveis tomadas conjuntamente são bons preditores da presença de *H. mabouia*, sendo o nicho africano a variável de maior importância. A partir da análise de comparação de modelos pode-se observar que a inclusão da oportunidade de chegada não melhorou significativamente o modelo. Isso se deve provavelmente a alta capacidade preditiva do nicho africano. Além disso, o fato de a oportunidade de chegada da espécie ter sido tão numerosa, que em determinado ponto, as novas introduções já não causaram impacto no estabelecimento da espécie, sendo que uma introdução de 10 a 100 indivíduos já se torna um valor crítico para a introdução de espécies invasoras (Cassey et al. 2018). Nesse caso, a introdução da espécie deve realmente ter ocorrido devido ao fluxo de navios negreiros entre os continentes, mas o estabelecimento da espécie na América se deve principalmente à disponibilidade de nicho ambiental.

Para *H. angulatus* nenhuma das duas variáveis (mesmo tomadas conjuntamente) foram boas preditoras da presença da espécie nos portos americanos, apesar de potencialmente ter sofrido os mesmos processos de introdução. Uma possível explicação para isso é que a espécie pode ter sido introduzida em um evento distinto e posterior à introdução de *H. mabouia*, de tal forma que a presença da espécie inviabilizou a invasão de *H. angulatus*. Talvez a introdução tenha ocorrido em um momento posterior à introdução de *H. mabouia*, possivelmente *H. angulatus* não teve tempo disponível para expandir sua área na América, essa possibilidade pode ser embasada ao compararmos a projeção do modelo de nicho ambiental africano projetado em toda a América com a atual distribuição da espécie.

Uma possível competição exclusiva também poderia explicar a ausência de *H. angulatus* em grande parte da América, isso se dá ao fato de que as espécies desse gênero têm características ecológicas similares (Meshaka 2000) e são filogeneticamente próximas (Carranza and Arnold 2006). Estudos mostram que espécies com essas características podem gerar alopatria via competição intraespecífica (Peterson et al. 2012;

Wisz et al. 2013; Gutiérrez et al. 2014). A presença de uma espécie do mesmo gênero, pode ter inibido o estabelecimento de *H. angulatus* em algumas regiões, mesmo existindo nicho ambiental adequado. Caso *H. mabouia* seja mais eficiente no uso de recursos, *H. angulatus* pode ter sido pressionada a utilizar áreas onde a adequabilidade de *H. mabouia* seja baixa a ponto do estresse ambiental ser suficiente para diminuir seu *fitness*, e conseqüentemente sua capacidade de competição com *H. angulatus*. Para compreender se a invasão de *H. angulatus* e *H. mabouia* ocorreram simultaneamente ou em eventos distintos, análises genéticas comparando as espécies nos dois continentes devem ser realizadas.

Os resultados obtidos apontam que as predições do modelo calibrado com registros da África apresentam maiores valores de adequabilidade ambiental que aqueles gerados com dados da América, isso sugere que as espécies ainda podem ocupar lugares onde os modelos de nicho ambiental apontam como mais adequados para às espécies estudadas, eventualmente levando à uma expansão territorial. Ao estudar o nicho ambiental de *Hemidactylus frenatus* e *H. mabouia*, Rödder et al. (Rödder et al. 2008) também sugerem que essas espécies alvo não atingiram um equilíbrio ecológico e podem alterar suas distribuições, até mesmo em possíveis cenários de mudanças climáticas.

Os valores de sobreposição de nicho mostram que há grande semelhança entre os ambientes ocupados nos dois continentes tanto para *H. mabouia* como para *H. angulatus*. Analisando esses valores juntamente com o boxplot, podemos inferir que a maior parte dessa sobreposição se dá na faixa intermediária dos valores de adequabilidade para *H. angulatus*, enquanto que para *H. mabouia* essa sobreposição ocorre principalmente nos valores mais baixos. É importante ressaltar que existem inúmeros outros *outliers* acima do limite superior do boxplot, atingindo inclusive o valor máximo de adequabilidade, mas adicioná-los dificultaria a visualização dos gráficos gerados.

O fato da variabilidade de *H. mabouia* ser tão baixa no modelo gerado com registros da América pode indicar que a espécie ainda pode melhorar seu uso do nicho disponível na América, passando a ocupar áreas onde o modelo de nicho ambiental indica como mais adequadas para a existência da espécie. Esse fato deve ser observado com cautela, já que a falta de amostragem em algumas regiões pode impactar negativamente a performance dos modelos, o que alerta à importância de continuar coletando e disponibilizando o registro em bancos de dados públicos, mesmo para espécies numericamente bem amostradas (Beck et al. 2013; Spartaco 2018). Com o intuito de

minimizar o viés de amostragem, foram utilizados dados de coletas realizadas dentro do Brasil pelo Departamento de Genética e Morfologia da Universidade de Brasília (Giugliano et al. in prep) complementando assim os registros obtidos no GBIF.

O trabalho realizado fortalece a ideia de que modelos de nichos ambientais são bons em prever áreas de possível invasão de espécie exóticas, e mesmo com a falta de números exatos da pressão do propágulo, sendo esses muitas vezes indisponíveis, o uso de registros que possam representar as possibilidades de introdução de espécies, junto a estudos climáticos, podem se tornar uma poderosa ferramenta no estudo de espécies invasoras como é defendido por (Meyerson and Mooney 2007). Porém, mesmo com a crescente importância em se estudar as correlações das invasões biológicas, todos os resultados devem ser interpretados com cautela, devido ao conhecimento parcial que se tem sobre pressão de propágulo (Pigot et al. 2018).

Por fim, o presente estudo corrobora a hipótese de que a presença de *Hemidactylus mabouia* se dá no continente americano devido ao fluxo de navios negreiros, e é o primeiro estudo que busca relacionar diretamente o fluxo desses navios com a presença das espécies utilizando dados empíricos.

NOTAS

Agradecimentos

Agradecemos à Coleman M. Sheehy III (Florida Museum of Natural History); Ron Bloomfield e Kirsten E. Nicholson (Central Michigan University); Neftali Camacho (Natural History Museum - Los Angeles) pela inestimável ajuda em identificar possíveis erros nos registros depositados em suas coleções; e a Rafael Catão (Universidade Federal do Espírito Santo) pelo auxílio com as normas das projeções cartográficas realizadas. Somos muito gratos aos professores da banca: Ricardo Machado, José Roberto Pujol e Renato Caparroz pela dedicação e críticas construtivas à pesquisa realizada. Por fim, nossos agradecimentos à bolsa financiada pela CAPES por intermédio do programa de demanda social e ao apoio da Universidade de Brasília.

REFERÊNCIAS

- Aguirre-Gutiérrez J, Serna-Chavez HM, Villalobos-Arambula AR, et al (2015) Similar but not equivalent: Ecological niche comparison across closely-related Mexican white pines. *Diversity and Distributions* 21:245–257
- Aiello-Lammens ME, Boria RA, Radosavljevic A, et al (2014) spThin: Functions for Spatial Thinning of Species Occurrence Records for Use in Ecological Models. R package version 0.1.0.
- Aiello-Lammens ME, Boria RA, Radosavljevic A, et al (2015) spThin: An R package for spatial thinning of species occurrence records for use in ecological niche models. *Ecography (Cop)* 38:541–545
- Beck J, Ballesteros-Mejia L, Buchmann CM, et al (2012) What’s on the horizon for macroecology? *Ecography (Cop)* 35:673–683
- Beck J, Ballesteros-Mejia L, Nagel P, Kitching IJ (2013) Online solutions and the “Wallacean shortfall”: What does GBIF contribute to our knowledge of species’ ranges? *Diversity and Distributions* 19:1043–1050
- Beck J, Böller M, Erhardt A, Schwanghart W (2014) Spatial bias in the GBIF database and its effect on modeling species’ geographic distributions. *Ecological Informatics* 19:10–15
- Boria RA, Olson LE, Goodman SM, Anderson RP (2014) Spatial filtering to reduce sampling bias can improve the performance of ecological niche models. *Ecological Modelling* 275:73–77
- Buchanan BW, Fisher R, Effects SW, Buchanan BW (2008) Perry, G., B. W. Buchanan, R. Fisher, M. Salmon, and S. Wise. 2008. Effects of night lighting on urban reptiles and amphibians. *Herpetological Conservation* 3:239–256
- Carranza S, Arnold EN (2006) Systematics, biogeography, and evolution of *Hemidactylus* geckos (Reptilia: Gekkonidae) elucidated using mitochondrial DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 38:531–545
- Cassey P, Delean S, Lockwood JL, et al (2018) Dissecting the null model for biological invasions : A meta-analysis of the propagule pressure effect. *PLoS Biology* 1–16

- Chambers JM, Hastie TJ (1992) *Statistical Models in S*. Wadsworth & Brooks/Cole Advanced Books & Software, Pacific Grove, CA, USA
- de Novaes e Silva V, Pressey RL, Machado RB, et al (2014) Formulating conservation targets for a gap analysis of endemic lizards in a biodiversity hotspot. *Biological Conservation* 180:1–10
- Faraway JJ (2006) *Extending Linear Model With R*. Chapman & Hall/CRC, Boca Raton, Florida
- Ferrier S, Guisan A, Elith J, et al (2006) Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography* 29:129–151
- Fick SE, Hijmans RJ (2017) Worldclim 2: New 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*
- Fuenmayor GR, Ugueto G, Bauer AM, et al (2005) Expansion and natural history of a successful colonizing gecko in Venezuela (Reptilia: Gekkonidae: *Hemidactylus mabouia*) and the discovery of *H. frenatus* in Venezuela. *Herpetological Review* 36:121–124
- Gallardo B, Zieritz A, Aldridge DC (2015) The importance of the human footprint in shaping the global distribution of terrestrial, freshwater and marine invaders. *PLoS One* 10:1–17
- Global Biodiversity Information Facility (2018) GBIF. <https://www.gbif.org/>. Accessed 2 Apr 2018
- Google LLC (2018) Google Earth Pro 7.3.2.5491
- Grant C (1959) Herpetology of Barbados, B.W. *Herpetologist's League* 15:96–101
- Guisan A, Thuiller W (2005) Predicting species distribution: Offering more than simple habitat models. *Ecology Letters* 8:993–1009
- Gurevitch J, Padilla DK (2004) Are invasive species a major cause of extinctions? *Trends in Ecology and Evolution* 19:470–474
- Gutiérrez EE, Boria RA, Anderson RP (2014) Can biotic interactions cause allopatry? Niche models, competition, and distributions of South American mouse opossums. *Ecography (Cop)* 37:741–753

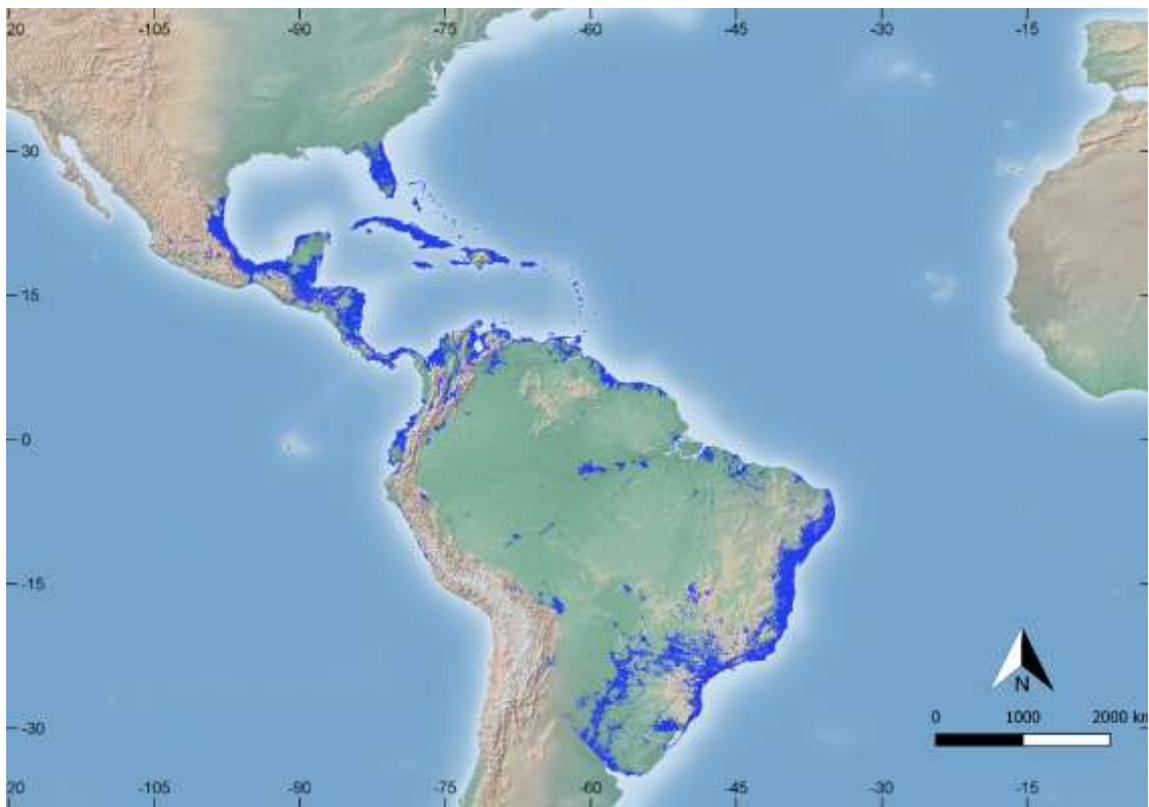
- Gutiérrez EE, Maldonado JE, Radosavljevic A, et al (2015) The taxonomic status of *Mazama bricenii* and the significance of the Táchira Depression for mammalian endemism in the Cordillera de Mérida, Venezuela. PLoS One 10:1–24
- Heming NM, Dambros C, Gutiérrez EE (2018) ENMwizard: AIC model averaging and other advanced techniques in Ecological Niche Modeling made easy. in prep.
- Hernandez PA, Graham CH, Master LL, et al (2006) The effect of sample size and species characteristics on performance of different species distribution modeling methods. Ecography 29:773–785
- Hijmans RJ (2018) raster: Geographic Data Analysis and Modeling. R package version 2.8-4
- Hodde MS (2004) Restoring Balance: Using Exotic Species to Control Invasive Exotic Species. Conservation Biology 18:38–49
- Howard KG, Parmerlee JS, Powell R (2001) Natural history of the edficarian geckos *Hemidactylus mabouia*, *Thecadactylus rapicauda*, and *Sphaerodactylus sputator* on Anguilla. Caribbean Journal of Science 37:285–288
- Jeschke JM, Strayer DL (2008) Usefulness of Bioclimatic Models for Studying Climate Change and Invasive Species. Annals of the New York Academy of Sciences 1134:1–24
- Kluge AG (1969) The evolution and geographical origin of the New World *Hemidactylus mabouia-brookii* complex (Gekkonidae, Sauria). Miscellaneous publications Museum of Zoology, University of Michigan 138:1–78
- Lessmann J, Muñoz J, Bonaccorso E (2014) Maximizing species conservation in continental Ecuador: A case of systematic conservation planning for biodiverse regions. Ecology and Evolution 4:2410–2422
- Lockwood JL, Cassey P, Blackburn T (2005) The role of propagule pressure in explaining species invasions. Trends in Ecology and Evolution 20:223–228
- Meshaka WE (2000) Colonization dynamics of two exotic geckos (*Hemidactylus garnotii* and *H. mabouia*) in Everglades National Park. Journal of Herpetology 34:163–168

- Meyerson LA, Mooney HA (2007) Invasive alien species in an era of globalization. *Frontiers in Ecology and the Environment* 5:199–208
- Muscarella R, Galante PJ, Soley-guardia M, et al (2014) ENMeval : An R package for conducting spatially independent evaluations and estimating optimal model complexity for Maxent ecological niche models. *Methods in Ecology and Evolution* 5:1198–1205
- Peterson AT (2001) Predicting species' Geographic distributions based on ecological niche modeling. *BioOne* 103:599–605
- Peterson AT (2003) “Predicting the geography of species” Invasions via ecological niche modeling. *The Quarterly Review of Biology* 78:419–433
- Peterson AT (2005) Predicting potential geographic distributions of invading species. *Current Science* 89:9–10
- Peterson AT, Robins CR (2003) Using Ecological-Niche Modeling to Predict Barred Owl Invasions with Implications for Spotted Owl Conservation. *Conservation Biology* 17:1161–1165
- Peterson AT, Soberón J, Pearson RP, Martínez-Meyer E, Nakamura M & Bastos AM (2012) *Ecological Niches and Geographic Distributions*. Princeton University Press
- Peterson AT, Vieglais DA (2001) Predicting species invasions using ecological niche modeling: new approaches from bioinformatics attack a pressing problem. *Bioscience* 51:363–371
- Phillips SJ, Dudík M (2008) Modeling of species distribution with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography* 31:161–175
- Phillips SJ, Dudík M, Schapire RE (2018) Maxent software for modeling species niches and distributions (Version 3.4.1)
- Pigot AL, Cassey P, Blackburn TM (2018) How to incorporate information on propagule pressure in the analysis of alien establishment success. *Methods in Ecology and Evolution* 9:1097–1108

- Pyron RA, Burbrink FT, Guiher TJ (2008) Claims of Potential Expansion throughout the U.S. by Invasive Python Species Are Contradicted by Ecological Niche Models. *PLoS One* 3:1–7
- QGIS Development Team (2018) QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project
- R Core Team (2018) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing
- Radosavljevic A, Anderson RP (2014) Making better Maxent models of species distributions: complexity, overfitting and evaluation. *Journal of Biogeography* 41:629–643
- Rocha CFD, Anjos LA (2007) Feeding ecology of a nocturnal invasive alien lizard species, *Hemidactylus mabouia* Moreau de Jonnès, 1818 (Gekkonidae), living in an outcrop rocky area in southeastern Brazil. *Brazilian Journal of Biology* 67:485–91
- Rocha CFD, Anjos LA, Bergallo HG (2011) Conquering Brazil: the invasion by the exotic gekkonid lizard *Hemidactylus mabouia* (Squamata) in Brazilian natural environments. *Zoologia* 28:747–754
- Rödger D, Solé M, Böhme W (2008) Predicting the potential distributions of two alien invasive Housegeckos (Gekkonidae: *Hemidactylus frenatus*, *Hemidactylus mabouia*). *North Western Journal of Zoology* 4:236–246
- Rosenzweig ML (2001) The four questions: What does the introduction of exotic species do to diversity? *Evolutionary Ecology Research* 3:361–367
- Schoener TW (2013) The Anolis Lizards of Bimini: Resource Partitioning in a Complex Fauna. *Ecology* 49:704–726
- Simberloff D (2009) The Role of Propagule Pressure in Biological Invasions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 40:81–102
- Simberloff D, Martin J, Genovesi P, et al (2013) Impacts of biological invasions: what's what and the way forward. *Trends in Ecology and Evolution* 28:58–66
- Slavevoyages Development Team (2018) Slavevoyages: The Trans-Atlantic Slave Trade Database. <http://www.slavevoyages.org/>. Accessed 10 Jun 2018

- Spartaco G (2018) Natural history collecting and the arrogance of the modern Ark researcher. *Bionomina* 0:0–0000
- Tabachnick BG, Fidell LS (2007) *Using multivariate statistics*, 5th edn. Pearson/Allyn & Bacon, Boston, MA
- Ulhanek STAK, Eung BRL (2011) Using ecological niche models to predict the abundance and impact of invasive species: application to the common carp. *Ecological Applications* 21:203–213
- Venter O, Sanderson EW, Magrath A, et al (2018) Last of the Wild Project, Version 3 (LWP-3): 2009 Human Footprint, 2018 Release
- Warren DL, Glor RE, Turelli M (2008) Environmental niche equivalency versus conservatism: Quantitative approaches to niche evolution. *Evolution* 62:2868–2883
- Warren DL, Glor RE, Turelli M (2010) ENMTools: A toolbox for comparative studies of environmental niche models. *Ecography (Cop)* 33:607–611
- Wiens JJ, Graham CH (2005) Niche Conservatism: Integrating Evolution, Ecology, and Conservation Biology. *Annual Reviews of Ecology, Evolution, and Systematics* 36:519–539
- Wisz MS, Hijmans RJ, Li J, et al (2008) Effects of sample size on the performance of species distribution models. *Diversity and Distributions* 763–773
- Wisz MS, Pottier J, Kissling WD, et al (2013) The role of biotic interactions in shaping distributions and realised assemblages of species: implications for species distribution modelling. *Biological Reviews* 88:15–30
- Zar JH (2010) *Biostatistical Analysis*, 5th ed. Pearson

APÊNDICE

**Fig. A1**

Projeção do modelo realizado com área de calibragem e registros de ocorrência de *Hemidactylus mabouia* no continente americano, utilizando a camada de footprint humano adicionado às camadas climáticas



Fig. A2

Projeção do modelo realizado com área de calibragem e registros de ocorrência de *Hemidactylus mabouia* no continente africano, utilizando a camada de footprint humano adicionado às camadas climáticas



Fig. A3

Projeção do modelo realizado com área de calibragem e registros de ocorrência de *Hemidactylus angulatus* no continente americano, utilizando a camada de footprint humano adicionado às camadas climáticas



Fig. A4

Projeção do modelo realizado com área de calibragem e registros de ocorrência de *Hemidactylus angulatus* no continente africano, utilizando a camada de footprint humano adicionado às camadas climáticas

TABELA S1

Resultado da modelagem de distribuição potencial, com base em dados climáticos e footprint humano, de *Hemidactylus mabouia* na África, utilizando o Maxent

Logistic threshold	Description	Fractional predicted area	Training omission rate
0.035	Fixed cumulative value 1	0.7	0.004
0.081	Fixed cumulative value 5	0.418	0.053
0.133	Fixed cumulative value 10	0.271	0.071
0.022	Minimum training presence	0.76	0
0.161	10 percentile training presence	0.159	0.098
0.286	Equal training sensitivity and specificity	0.125	0.124
0.267	Maximum training sensitivity plus specificity	0.144	0.102
0.065	Balance training omission, predicted area and threshold value	0.427	0.04
0.177	Equate entropy of thresholded and original distributions	0.172	0.098

TABELA S2

Resultado da modelagem de distribuição potencial, com base em dados climáticos e footprint humano, de *Hemidactylus mabouia* na América, utilizando o Maxent

Logistic threshold	Description	Fractional predicted area	Training omission rate
0.013	Fixed cumulative value 1	0.833	0.003
0.039	Fixed cumulative value 5	0.592	0.028
0.076	Fixed cumulative value 10	0.441	0.063
0.009	Minimum training presence	0.919	0
0.139	10 percentile training presence	0.385	0.099
0.176	Equal training sensitivity and specificity	0.218	0.218
0.153	Maximum training sensitivity plus specificity	0.239	0.196
0.038	Balance training omission, predicted area and threshold value	0.658	0.011
0.129	Equate entropy of thresholded and original distributions	0.355	0.129

TABELA S3

Resultado da modelagem de distribuição potencial com base apenas em dados climáticos, de *Hemidactylus mabouia* na África, utilizando o Maxent

Logistic threshold	Description	Fractional predicted area	Training omission rate
0.061	Fixed cumulative value 1	0.772	0.016
0.144	Fixed cumulative value 5	0.562	0.047
0.22	Fixed cumulative value 10	0.417	0.075
0.062	Minimum training presence	0.951	0
0.223	10 percentile training presence	0.322	0.098
0.397	Equal training sensitivity and specificity	0.188	0.188
0.44	Maximum training sensitivity plus specificity	0.174	0.192
0.126	Balance training omission, predicted area and threshold value	0.724	0.016
0.209	Equate entropy of thresholded and original distributions	0.268	0.137

TABELA S4

Resultado da modelagem de distribuição potencial com base apenas em dados climáticos, de *Hemidactylus mabouia* na América, utilizando o Maxent

Logistic threshold	Description	Fractional predicted area	Training omission rate
0.029	Fixed cumulative value 1	0.866	0
0.07	Fixed cumulative value 5	0.666	0.041
0.1	Fixed cumulative value 10	0.54	0.092
0.002	Minimum training presence	0.862	0
0.125	10 percentile training presence	0.536	0.098
0.195	Equal training sensitivity and specificity	0.26	0.26
0.206	Maximum training sensitivity plus specificity	0.209	0.293
0.037	Balance training omission, predicted area and threshold value	0.705	0.019
0.146	Equate entropy of thresholded and original distributions	0.556	0.073

TABELA S5

Resultado da modelagem de distribuição potencial, com base em dados climáticos e footprint humano, de *Hemidactylus angulatus* na África, utilizando o Maxent

Logistic threshold	Description	Fractional predicted area	Training omission rate
0.045	Fixed cumulative value 1	0.813	0.007
0.106	Fixed cumulative value 5	0.62	0.026
0.155	Fixed cumulative value 10	0.487	0.059
0.016	Minimum training presence	0.919	0
0.219	10 percentile training presence	0.355	0.099
0.302	Equal training sensitivity and specificity	0.232	0.23
0.29	Maximum training sensitivity plus specificity	0.244	0.178
0.105	Balance training omission, predicted area and threshold value	0.622	0.02
0.198	Equate entropy of thresholded and original distributions	0.395	0.086

TABELA S6

Resultado da modelagem de distribuição potencial, com base em dados climáticos e footprint humano, de *Hemidactylus angulatus* na América, utilizando o Maxent

Logistic threshold	Description	Fractional predicted area	Training omission rate
0.037	Fixed cumulative value 1	0.841	0
0.087	Fixed cumulative value 5	0.595	0.022
0.15	Fixed cumulative value 10	0.45	0.078
0.038	Minimum training presence	0.83	0
0.185	10 percentile training presence	0.385	0.1
0.311	Equal training sensitivity and specificity	0.217	0.222
0.353	Maximum training sensitivity plus specificity	0.172	0.233
0.077	Balance training omission, predicted area and threshold value	0.63	0.011
0.187	Equate entropy of thresholded and original distributions	0.384	0.111

TABELA S7

Resultado da modelagem de distribuição potencial com base apenas em dados climáticos, de *Hemidactylus angulatus* na África, utilizando o Maxent

Logistic threshold	Description	Fractional predicted area	Training omission rate
0.082	Fixed cumulative value 1	0.914	0.013
0.141	Fixed cumulative value 5	0.735	0.046
0.191	Fixed cumulative value 10	0.589	0.072
0.053	Minimum training presence	0.979	0
0.214	10 percentile training presence	0.544	0.099
0.384	Equal training sensitivity and specificity	0.243	0.243
0.379	Maximum training sensitivity plus specificity	0.25	0.224
0.117	Balance training omission, predicted area and threshold value	0.814	0.013
0.201	Equate entropy of thresholded and original distributions	0.57	0.092

TABELA S8

Resultado da modelagem de distribuição potencial com base apenas em dados climáticos, de *Hemidactylus angulatus* na América, utilizando o Maxent

Logistic threshold	Description	Fractional predicted area	Training omission rate
0.059	Fixed cumulative value 1	0.859	0
0.127	Fixed cumulative value 5	0.653	0.032
0.199	Fixed cumulative value 10	0.513	0.075
0.102	Minimum training presence	0.732	0
0.21	10 percentile training presence	0.497	0.097
0.424	Equal training sensitivity and specificity	0.226	0.226
0.467	Maximum training sensitivity plus specificity	0.179	0.269
0.102	Balance training omission, predicted area and threshold value	0.732	0
0.187	Equate entropy of thresholded and original distributions	0.531	0.065

TABELA S9

Valores de permutação das variáveis utilizadas nos modelos sem footprint humano, para todas as espécies e áreas de calibração

PERMUTATION VALUES							
<i>H. angulatus</i> Africa	<i>H. angulatus</i> America	<i>H. mabouia</i> Africa	<i>H. mabouia</i> America				
bio_12	25.2	bio_03	25.4	bio_02	20.6	bio_10	29.6
bio_17	19.7	bio_04	23.1	bio_17	12.6	bio_05	17.5
bio_04	16.2	bio_16	16.3	bio_09	11	bio_01	11.7
bio_14	9.5	bio_02	7.8	bio_13	10.8	bio_02	9.2
bio_15	6.8	bio_07	7.4	bio_12	10.6	bio_06	7
bio_03	6.8	bio_10	6.9	bio_08	7.6	bio_12	6.6
bio_02	4.8	bio_15	5.8	bio_04	6.1	bio_04	6.3
bio_07	4.2	bio_14	4.8	bio_07	5.5	bio_07	4.1
bio_16	3.3	bio_12	2.4	bio_14	4.7	bio_16	2.9
bio_06	2.5	bio_05	0.1	bio_16	4.1	bio_15	1.6
bio_09	0.7	bio_17	0	bio_05	1.8	bio_08	1.3
bio_11	0.4	bio_13	0	bio_11	1.5	bio_03	0.9
bio_13	0	bio_11	0	bio_10	1.2	bio_09	0.9
bio_10	0	bio_09	0	bio_15	1	bio_11	0.4
bio_08	0	bio_08	0	bio_03	0.8	bio_14	0.2
bio_05	0	bio_06	0	bio_06	0	bio_13	0
bio_01	0	bio_01	0	bio_01	0	bio_17	0

TABELA S10

Valores de porcentagem de contribuição das variáveis utilizadas nos modelos sem footprint humano, para todas as espécies e áreas de calibração

PERCENT CONTRIBUTION							
<i>H. angulatus</i> Africa	<i>H. angulatus</i> America	<i>H. mabouia</i> Africa	<i>H. mabouia</i> America				
bio_17	34.6	bio_15	26.8	bio_14	26.4	bio_02	38.7
bio_07	13.1	bio_16	21.9	bio_02	17.5	bio_03	33.6
bio_16	10.8	bio_03	18.6	bio_05	17.1	bio_08	13.9
bio_04	10.2	bio_04	10.3	bio_04	11	bio_05	3.9
bio_06	6.4	bio_08	5.4	bio_13	7.4	bio_10	2.4
bio_15	4.8	bio_02	5.1	bio_16	5.5	bio_12	1.9
bio_12	4.5	bio_14	3.7	bio_12	3.4	bio_09	1.6
bio_02	4	bio_10	3.1	bio_11	2.7	bio_13	1.2
bio_11	2.8	bio_01	2.9	bio_15	2.4	bio_15	0.8
bio_03	2.7	bio_07	1.1	bio_08	2	bio_06	0.6
bio_13	2.7	bio_06	0.7	bio_06	1.5	bio_16	0.6
bio_14	1.7	bio_11	0.2	bio_17	1.1	bio_04	0.3
bio_08	0.7	bio_09	0.1	bio_09	1	bio_14	0.3
bio_05	0.7	bio_12	0.1	bio_03	0.3	bio_01	0.2
bio_09	0.3	bio_17	0	bio_10	0.3	bio_07	0.1
bio_01	0.1	bio_05	0	bio_07	0.3	bio_11	0
bio_10	0	bio_13	0	bio_01	0.2	bio_17	0

TABELA S11

Valores de permutação das variáveis utilizadas nos modelos com footprint humano, para todas as espécies e áreas de calibração

PERMUTATION VALUES							
<i>H. angulatus</i> Africa		<i>H. angulatus</i> America		<i>H. mabouia</i> Africa		<i>H. mabouia</i> America	
footprint	22.7	footprint	36.2	bio_11	22.4	footprint	62.9
bio_12	12.4	bio_03	20.4	footprint	17.2	bio_03	11.8
bio_04	11.7	bio_04	12.3	bio_08	13.7	bio_02	10.2
bio_03	10.9	bio_16	10.4	bio_16	10.4	bio_14	5.7
bio_07	9.1	bio_17	9.6	bio_02	6.3	bio_04	4.8
bio_15	7.8	bio_10	6.2	bio_13	6.3	bio_08	1.5
bio_06	7.4	bio_15	4.5	bio_03	6	bio_17	1.5
bio_17	5.7	bio_02	0.4	bio_04	5.8	bio_15	1
bio_14	4.8	bio_08	0	bio_14	3.3	bio_09	0.5
bio_02	3.4	bio_06	0	bio_09	2.5	bio_13	0.2
bio_11	2.3	bio_01	0	bio_17	2.3	bio_10	0
bio_16	1	bio_07	0	bio_15	1.5	bio_05	0
bio_13	0.7	bio_05	0	bio_06	1.1	bio_11	0
bio_10	0.1	bio_12	0	bio_12	0.6	bio_01	0
bio_01	0	bio_14	0	bio_10	0.5	bio_16	0
bio_08	0	bio_13	0	bio_07	0.1	bio_12	0
bio_09	0	bio_09	0	bio_01	0	bio_06	0
bio_05	0	bio_11	0	bio_05	0	bio_07	0

TABELA S12

Valores de porcentagem de contribuição das variáveis utilizadas nos modelos com footprint humano, para todas as espécies e áreas de calibração

PERCENT CONTRIBUTION							
<i>H. angulatus</i> Africa		<i>H. angulatus</i> America		<i>H. mabouia</i> Africa		<i>H. mabouia</i> America	
footprint	32.7	footprint	54.3	footprint	49.6	footprint	75.6
bio_03	15.6	bio_15	12.7	bio_02	11.5	bio_14	7.3
bio_02	10.8	bio_03	7	bio_08	8.6	bio_02	6.4
bio_15	7.5	bio_08	5.2	bio_15	6.7	bio_03	5.1
bio_07	7.1	bio_02	3.4	bio_09	6.1	bio_08	1.4
bio_12	6.7	bio_06	2.9	bio_11	4.2	bio_17	0.9
bio_10	3.5	bio_01	2.6	bio_07	3.3	bio_15	0.8
bio_06	3.4	bio_17	2.5	bio_12	2.1	bio_10	0.7
bio_01	3	bio_07	2.3	bio_16	2	bio_04	0.6
bio_14	2.3	bio_04	1.9	bio_03	2	bio_05	0.5
bio_13	2.1	bio_16	1.9	bio_14	1.9	bio_11	0.3
bio_08	1.7	bio_10	1.2	bio_06	1	bio_01	0.2
bio_09	1.3	bio_05	1	bio_13	0.5	bio_16	0.1
bio_04	0.9	bio_12	0.9	bio_17	0.2	bio_12	0.1
bio_11	0.7	bio_14	0.2	bio_04	0.2	bio_09	0.1
bio_17	0.6	bio_13	0	bio_10	0	bio_13	0
bio_16	0.1	bio_09	0	bio_01	0	bio_06	0
bio_05	0	bio_11	0	bio_05	0	bio_07	0