



**UNIVERSIDADE ESTADUAL DA PARAÍBA
CAMPUS I
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO -
PPGEC**

CARLINDA RAÍLLY FERREIRA MEDEIROS

**PADRÕES DE DISTRIBUIÇÃO DAS COMUNIDADES DE
MACROINVERTEBRADOS BENTÔNICOS EM ESTUÁRIOS TROPICAIS**

**CAMPINA GRANDE - PB
2016**

CARLINDA RAÍLLY FERREIRA MEDEIROS

**PADRÕES DE DISTRIBUIÇÃO DAS COMUNIDADES DE
MACROINVERTEBRADOS BENTÔNICOS EM ESTUÁRIOS TROPICAIS**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da Universidade Estadual da Paraíba (UEPB), como requisito parcial a obtenção do título de Mestre em Ecologia e Conservação.

Área de concentração: Ecologia

Orientador(a): Prof^a. Dr^a. Joseline Molozzi

Co-orientador: Prof^o. Dr. Luiz Ubiratan Hepp

**CAMPINA GRANDE - PB
2016**

É expressamente proibida a comercialização deste documento, tanto na forma impressa como eletrônica. Sua reprodução total ou parcial é permitida exclusivamente para fins acadêmicos e científicos, desde que na reprodução figure a identificação do autor, título, instituição e ano da dissertação.

M488p Medeiros, Carlinda Raílly Ferreira.
Padrões de distribuição das comunidades de
macroinvertebrados bentônicos em estuários tropicais [manuscrito]
/ Carlinda Raílly Ferreira Medeiros. - 2016.
71 p. : il. color.

Digitado.
Dissertação (Mestrado em Ecologia e Conservação) -
Universidade Estadual da Paraíba, Centro de Ciências Biológicas e
da Saúde, 2016.
"Orientação: Profa. Dra. Joseline Molozzi, Departamento de
Ciências Biológicas".
"Co-Orientação: Prof. Dr. Luiz Hubiratan Hepp,
Departamento de Ciências Biológicas".
1. Comunidades biológicas. 2. Macroinvertebrados
bentônicos. 3. Macrofauna bentônica. 4. Estuários tropicais. I.
Título. 21. ed. CDD
577.6

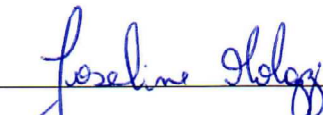
CARLINDA RAÍLLY FERREIRA MEDEIROS

**PADRÕES DE DISTRIBUIÇÃO DAS COMUNIDADES DE
MACROINVERTEBRADOS BENTÔNICOS EM ESTUÁRIOS TROPICAIS**


Dissertação de mestrado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da Universidade Estadual da Paraíba (UEPB), como requisito para obtenção do título de Mestre em Ecologia e Conservação.

Aprovado em: 29 / 02 / 2016 .

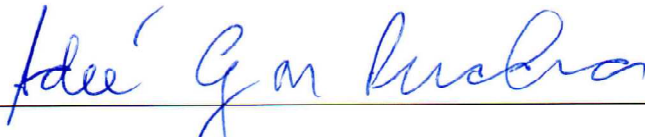
BANCA EXAMINADORA



Prof.^a Dr.^a Joseline Molozzi (Orientadora)
Universidade Estadual da Paraíba - UEPB



Prof.^o Dr. Paulo Jorge Parreira dos Santos
Universidade Federal de Pernambuco - UFPE)



Prof.^o Dr. André Luiz Machado Pessanha
Universidade Estadual da Paraíba - UEPB)

Dedico esse trabalho aos meus pais, Ronaldo Simões e Leonide Ferreira, pelo amor incondicional e porto seguro.

Amo vocês!

AGRADECIMENTOS

Agradeço a Deus, o amor maior, por me permitir realizar esse sonho, por estar sempre ao meu lado, me guiando e me mostrando os caminhos para seguir. Foi teu amor que me sustentou até aqui!

Agradeço ao Programa de Pós Graduação em Ecologia e Conservação, nas pessoas do professor André (Um grande profissional, admirável pela sua essência), Joseline e Julio.

A Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior, pela concessão da bolsa durante o período do mestrado.

Ao CNPq pelo financiamento desse estudo através do Projeto do Pesquisador Visitante Especial (PVE). Agradeço a Joana Patricia, coordenadora do PVE, por toda atenção e troca de ideias.

Agradeço a minha orientadora, Joseline Molozzi, por ver em mim um potencial que muitas vezes nem eu mesma enxergo. Por me motivar a ir muito além do que eu imagino e por ser uma grande amiga. Muito obrigada por todos os ensinamentos, disponibilidade e paciência. Você é para mim um exemplo de profissional e ser humano. Serei sempre grata por tudo!!!

Ao meu co-orientador, Luiz Hepp, por apensar da distância, sempre está disponível. Obrigada por toda paciência, por tirar minhas inúmeras dúvidas e me auxiliar no que fosse necessário. Sem sua parceria com certeza esse trabalho não seria o mesmo! Agradeço também pelo suporte durante o período que estive no Sul, foi uma oportunidade impar estar com teu grupo de pesquisa, um período de muito crescimento. Muito obrigada!!!

Agradeço a todos que fazem parte do laboratório de Ecologia de Bentos, por toda ajuda no processamento das amostras, identificação... Essa dissertação é fruto de um trabalho conjunto e que sem o empenho de toda a equipe nada disso seria possível. Agradeço em especial a equipe dos estuários, Kelly, Monalisa, Climélia e Jessica. A Climélia, agradeço por ter acompanhado todo o processamento das amostras do período da seca, e também por ter me auxiliado na identificação dos poliquetas da chuva. Muito obrigada!

Agradeço a Dani e Iza, pela amizade construída até aqui. Vocês que sempre estão dispostas a me ouvir e compartilhar das minhas angústias. Obrigada pela amizade fiel e verdadeira. Essa amizade que a academia me proporcionou eu quero para o resto da vida!

Agradeço a todos o laboratório de Biomonitoramento da URI, por toda receptividade e por todo conhecimento e amizade construída durante o período em Erechim.

A todos que participaram das coletas, Genetton, Pop, André e Rosa. Em especial, Genetton, muito obrigada por todo trabalho realizado em campo e laboratório. Você foi uma peça fundamental.

Agradeço a toda equipe do Laboratório de Biologia Marinha, coordenado pela professora Thelma, pela identificação de todos os moluscos coletados.

A todos do Laboratório de Ecologia Aquática, coordenado pelo professor Ethan, agradeço por todo suporte técnico.

Ao Laboratório de Bentos do Centro de Estudos do Mar - UFPR, em especial ao professor Paulo Lana, por me auxiliar na identificação dos poliquetas. A esse profissional admirável, agradeço pela receptividade quando estive em Pontal do Sul e pelos valiosos ensinamentos.

Agradeço a toda minha turma de mestrado, por todo conhecimento compartilhado e parceria.

Ao professor Paulo Santos e a professora Thelma Dias, por ter aceitado compor a banca e contribuir com esse trabalho.

Agradeço a Lion, pelo grande companheirismo durante o mestrado. Por me encorajar a acreditar em dias melhores e a lutar por eles. Por compartilhar das minhas alegrias e me acalmar nas minhas tristezas. Obrigada por fazer parte dessa fase da minha vida e por tornar minha jornada mais leve.

Agradeço a toda minha família, em especial aos meus pais (Ronaldo e Leonide), irmãos (Rayff e Lorraine) e sobrinho (Rhyan). Em vocês encontro forças para continuar e lutar pelos meus sonhos. Obrigada pelo amor incondicional, por acreditar nas minhas escolhas e me impulsionar a dar saltos maiores. Os amo infinitamente!

Enquanto estiver vivo, sinta-se vivo.
Se sentir saudades do que fazia, volte a fazê-lo.
Não viva de fotografias amareladas...
Continue, quando todos esperam que desistas.
Não deixe que enferruje o ferro que existe em você.
Faça com que em vez de pena, tenham respeito por você.
Quando não conseguir correr através dos anos, trote.
Quando não conseguir trotar, caminhe.
Quando não conseguir caminhar, use uma bengala.

Mas nunca se detenha.

Madre Teresa de Calcutá

RESUMO

Compreender a composição e distribuição das comunidades biológicas em nível de paisagem ou região, frente às condições do ambiente é um dos principais desafios enfrentados pela comunidade científica. A compreensão desses processos proporciona a obtenção de informações sobre o funcionamento dos ecossistemas, facilitando a tomada de decisões voltadas à conservação da biodiversidade. Assim, esta dissertação é composta por dois capítulos, cujos objetivos são, respectivamente: (i) avaliar a persistência das comunidades de macroinvertebrados bentônicos em resposta aos fatores ambientais de estuários tropicais, e (ii) avaliar se a diversidade beta das comunidades macrobentônicas são estruturadas por *turnover* (i.e. substituição de espécies) ou aninhamento (i.e. aninhado subconjuntos de espécies). As comunidades de macroinvertebrados bentônicos foram amostradas em dois estuários tropicais, o estuário do Rio Paraíba do Norte e Rio Mamanguape, no período de seca e chuva. Os estuários possuem diferenças em termos de uso e ocupação do solo na bacia de drenagem. Em cada estuário, foi previamente definido o gradiente estuarino, sendo estabelecidas quatro zonas subtidas. Em cada zona, foram definidos 3 pontos de coleta, com 3 unidades amostrais cada. No primeiro capítulo, além das amostras de macroinvertebrados bentônicos subtidas, foram utilizados dados dos fatores ambientais mensurados em cada ponto dos estuários. A persistência da macrofauna bentônica, assim como a variabilidade dos fatores ambientais entre os períodos sazonais e zonas do gradiente estuarino, foi avaliada através da distância dos pontos em relação aos seus centroides no espaço dimensional. Os *taxa* que apresentaram maiores proporções de contribuições para cada período sazonal e zonas do gradiente estuarino foram identificados através da análise de porcentagem de similaridade (SIMPER). No estuário com maior grau de influência antrópica (Paraíba do Norte), os fatores ambientais foram mais variáveis no período de seca e as comunidades de macroinvertebrados bentônicos foram mais persistentes. No estuário com menor grau de influência antrópica (Mamanguape), os fatores ambientais foram mais variáveis no período de chuva, onde as comunidades foram mais persistentes. A maior proporção de contribuição de *taxa* no estuário com maior influência antrópica, em ambos os períodos sazonais, foi registrada para o gênero *Laeonereis* (Polychaeta), indicador de locais organicamente enriquecidos. No estuário com menor influência antrópica, *Polypedilum* (Diptera) foi o gênero com maior contribuição para ambos os períodos sazonais, sendo este um gênero associado a locais com melhor qualidade ambiental. Em conclusão, a variabilidade ambiental gerou a persistência das comunidades de macroinvertebrados bentônicos em estuários tropicais. Para o segundo capítulo, o desenho amostral foi delineado hierarquicamente e aplicado o método de partição aditiva da diversidade para determinar a escala hierárquica com maior dissimilaridade (diversidade beta) na composição das comunidades bentônicas. A diversidade beta geral foi mensurada através do índice de dissimilaridade de Sorensen e particionado nos componentes *turnover* e aninhamento. A maior dissimilaridade na composição das comunidades ocorreu entre as zonas do gradiente estuarino (seca = 58,1%; chuva = 35,3%). No estuário com menor influência antrópica, a diversidade beta das comunidades de macroinvertebrados bentônicos foi gerada por *turnover* em ambos os períodos sazonais. No estuário mais impactado, a diversidade beta foi estruturada por *turnover* no período de seca, enquanto que no período de chuva a combinação dos dois mecanismos gerou a diversidade beta. Em conclusão, o principal mecanismo responsável pela diversidade beta das comunidades de macroinvertebrados bentônicos de estuários tropicais foi o *turnover*. Como conclusão geral da dissertação, as principais

abordagens consideradas neste estudo (persistência das comunidades, particionamento aditivo e diversidade beta geral), foram ferramentas relevantes para a compreensão dos processos ecológicos que geram a distribuição das comunidades de macroinvertebrados bentônicos em estuários tropicais. Essas abordagens devem ser levadas em consideração no desenvolvimento de projetos voltados à gestão de ecossistemas estuarinos e consequente conservação da biodiversidade.

Palavras-chave: Persistência. *Turnover*. Aninhamento. Habitats subtidais. Macrofauna bentônica.

ABSTRACT

Understanding the composition and distribution of biological communities in landscape or region level, in the face of environmental conditions is a major challenge faced by the scientific community. Understanding these processes provides information on the functioning of ecosystems, facilitating decision-making aimed at conserving biodiversity. Thus, this work consists of two chapters, whose aims are, respectively: (i) assess whether the benthic macroinvertebrate communities in response to environmental factors of tropical estuaries, and (ii) assess whether the beta diversity of macrobenthic communities are structured by turnover (i.e., replacement of species) or nesting (i.e., nested subsets of species). The communities of benthic macroinvertebrates were sampled in two tropical estuaries, the estuary of the Paraíba do Norte River and Mamanguape, in the dry and wet seasons. The estuaries have differences in terms of use and occupation of land in the drainage basin. In each estuary, was previously defined the estuarine gradient being established four subtidal zones. In each area, three collection points were set with 3 sample units each. In the first chapter, in addition to samples of benthic macroinvertebrates subtidal, data were considered regarding the environmental factors measured in each estuary. The persistence of benthic macroinvertebrates, and the variability of environmental factors between seasonal periods and zones of the estuarine gradient was evaluated by the distance of the points from their centroids in the dimensional space. The higher proportions of contributions for each seasonal period and zones of the estuarine gradient were identified by analyzing the percentage of similarity (SIMPER). In the heavily impacted estuary, during the dry season, the environmental factors were more variable and communities of benthic macroinvertebrates were more persistent. In the estuary with lesser degrees of anthropogenic influences, environmental factors were more variable in the wet season, where communities were more persistent. The highest rate of contribution ratios in the estuary with higher anthropogenic influences in both seasonal periods was recorded for *Laonereis* gender indicator organically enriched sites. In the estuary with the lowest degree of anthropogenic influence, *Polypedilum* was the taxa with major contributions to both seasonal periods, which is a genre associated with better local environmental quality. In conclusion, the environmental variability boosted the persistence of benthic macroinvertebrate communities in tropical estuaries. For the second chapter, the sample design was designed hierarchically and applied the additive partitioning method of diversity to determine the hierarchy with the highest dissimilarity (beta diversity) in the composition of benthic communities. The general beta diversity was measured by the dissimilarity index of Sorensen and partitioned in turnover and nesting components. The greatest dissimilarity in the composition of the communities occurred between the zones along the estuarine gradient in both seasons (dry = 58.6%; wet = 46.3%). In the estuary with the lowest degree of anthropogenic influence, regardless of the season, benthic macroinvertebrate diversity was generated by turnover. In the heavily impacted estuary, during the dry season, beta diversity was structured by turnover, while in the wet season it was structured by a combination of the two mechanisms. We conclude that the principal mechanism responsible for beta diversity in benthic macroinvertebrate communities of tropical estuaries is turnover (i.e., species substitution). As a general conclusion of the dissertation, the main approaches considered in this study (persistence of communities, additive partitioning and general beta diversity) were important tools for understanding the ecological processes that generate the distribution of benthic macroinvertebrate communities in tropical estuaries. These approaches should be taken

into consideration in the development of projects aimed at management of estuarine ecosystems and consequent biodiversity conservation.

Keywords: Persistence. *Turnover*. *Nestedness*. Subtidal habitats. Macrobenthic communities.

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO GERAL	13
2	OBJETIVOS GERAIS	18
3	PRIMEIRO CAPÍTULO – A Variabilidade ambiental impulsiona a persistência das comunidades de macroinvertebrados bentônicos em estuários tropicais.....	19
3.1	PERGUNTA.....	19
3.2	HIPÓTESE.....	19
4	SEGUNDO CAPÍTULO - As comunidades de macroinvertebrados bentônicos em estuários tropicais são estruturadas por <i>turnover</i> e não por aninhamento.....	20
4.1	PERGUNTA.....	20
4.2	HIPÓTESE.....	20
	REFERÊNCIAS DA INTRODUÇÃO GERAL	21
	PRIMEIRO CAPÍTULO – A Variabilidade ambiental impulsiona a persistência das comunidades de macroinvertebrados bentônicos em estuários tropicais.....	26
	RESUMO	26
5	INTRODUÇÃO	27
6	METODOLOGIA	28
6.1	Área de estudo.....	29
6.2	Delineamento amostral.....	30
6.3	Macroinvertebrados Bentônicos.....	31
6.4	Fatores ambientais.....	31
6.5	Análise dos dados.....	31
7	RESULTADOS	33
7.1	Persistência das comunidades.....	33
7.2	Variabilidade ambiental.....	35
7.3	Contribuição dos <i>taxa</i>	40
8	DISCUSSÃO	43
	REFERÊNCIAS	45
	SEGUNDO CAPÍTULO - As comunidades de macroinvertebrados bentônicos em estuários tropicais são estruturadas por <i>turnover</i> e não por aninhamento.....	49
	RESUMO	49
9	INTRODUÇÃO	50
10	METODOLOGIA	53
10.1	Área de estudo.....	53
10.2	Delineamento amostral.....	54
10.3	Coleta de Macroinvertebrados Bentônicos.....	55
10.4	Análise dos dados.....	55
11	RESULTADOS	58
11.1	Abundância, riqueza e composição das comunidades.....	58

11.2	Partição da diversidade e efeito do espaço.....	59
11.3	<i>Turnover</i> e aninhamento das comunidades de macroinvertebrados bentônicos.....	61
12	DISCUSSÃO.....	63
	REFERÊNCIAS.....	66

1 INTRODUÇÃO GERAL

Os estuários são corpos de água semi-fechados, considerados ecossistemas únicos pela mistura da água doce da drenagem continental com a água salgada proveniente do mar (ODUM; BARRET, 2007; POTTER et al., 2010; RICKLEFS, 2010). Os ecossistemas estuarinos são reconhecidos como importantes áreas de transição, sendo a mistura das águas doce e salobra, uma de suas características mais importantes (ATTRILL, 2002; POTTER et al., 2010).

A descarga de nutrientes e sedimentos da foz dos rios e a ação da maré sustentam uma produtividade biológica extremamente alta, além de fornecer um subsídio de energia aos estuários (BASSET et al., 2013; NUNES et al., 2008; ODUM; BARRET, 2007). A dinâmica dos ecossistemas estuarinos promove o estabelecimento de um gradiente natural (e.g. salinidade, profundidade) e alta variabilidade de fatores ambientais (e.g. temperatura, nitrito) (BASSET et al., 2013; REN; WU, 2014). Essas características facilitam o desenvolvimento de nichos favoráveis e uma grande variedade de organismos biológicos (ODUM; BARRET, 2007).

Em paralelo com a sua elevada dinâmica e variabilidade, os ecossistemas estuarinos também estão sujeitos à ocupação humana nas suas margens através do desenvolvimento de atividades industriais, urbanas e agrícolas, que modificam estes ecossistemas naturais, exercendo pressões antrópicas potenciais nas condições naturais do sistema (DÍAZ-JARAMILLO et al., 2013; MIL-HOMENS et al., 2014). Essas atividades influenciam de forma acentuada a composição dos habitats aquáticos nos estuários, diminuindo a resiliência e levando a um desequilíbrio na estrutura trófica e nas interações biológicas (CHUA; XU, 2014).

Entre as comunidades aquáticas que se estabelecem ao longo dos estuários, está a comunidade de macroinvertebrados bentônicos, que é composta principalmente por poliquetas, moluscos e crustáceos (TWEEDLEY et al., 2012). A macrofauna bentônica é um componente-chave para os estuários, pois executam funções vitais como, auxiliar na decomposição da matéria orgânica, ciclagem de nutrientes e fluxo de energia para níveis tróficos superiores, desempenhando papel crucial na transformação e fluxo de energia nos ecossistemas (NUNES et al., 2008; TWEEDLEY et al., 2012; WILDSMITH et al., 2011). Os macroinvertebrados bentônicos são caracterizados por habitar o sedimento aquático, e sua presença, quantidade e distribuição fornecem

respostas sobre o funcionamento do ecossistema e de sua bacia de drenagem (BROW et al., 2000; DOLBETH et al., 2007; NUNES et al., 2008; PINNA et al., 2013).

Os aspectos estruturais e a distribuição de espécies de macroinvertebrados bentônicos variam de acordo com as condições ambientais (e.g. salinidade, composição do sedimento) existentes nos estuários, sendo este, um dos principais mecanismos estruturadores da macrofauna bentônica (REMANE, 1934). Em casos onde as espécies de uma comunidade são adaptadas e resistentes a variações ambientais ao longo do tempo e do espaço, seus aspectos estruturais variam pouco e a sua persistência é elevada (TOWNSEND et al., 1987). Nesse caso, a persistência de uma comunidade corresponde inversamente à variabilidade biológica e depende da estabilidade do habitat em termos de condições ambientais e interações entre as espécies de uma comunidade (BENGTSSON et al., 1997). A persistência de uma comunidade é descrita como a constância absoluta da abundância, *ranking* das abundâncias ou a ausência ou presença de espécies ao longo do tempo (RAHEL, 1990; SCHNECK et al., 2011).

A persistência das espécies de uma comunidade está relacionada as suas diferentes necessidades e tolerâncias fisiológicas, de tal forma que o gradiente estuarino determina a sobrevivência e reprodução, e portanto os indivíduos persistem em determinadas condições ambientais (RICKLEFS, 2010; REGO et al., 2011). Em áreas próximas ao mar, onde ocorrem os maiores níveis de salinidade, a macrofauna bentônica atinge sua maior riqueza de espécies, em consequência do carreamento de larvas e juvenis proveniente do mar (BLEICH et al., 2011). A mistura das águas dulcícola e salobra, proporciona uma mudança progressiva nos aspectos ambientais do estuário (e.g. diminuição nos níveis de salinidade), promovendo o estabelecimento de um gradiente estuarino e como consequência, a comunidade diminui sua riqueza gradativamente (REMANE, 1934). Nesse caso, a composição de uma comunidade varia espacialmente e é, em última análise, uma consequência de onde as espécies conseguem persistir, através de sua capacidade de se adaptar e resistir a perturbações ambientais (TOWNSEND, 2003). Assim, os estuários possuem um “*pool*” de espécies, ou seja, um conjunto de espécies, adaptadas as variações ambientais, principalmente em termos de salinidade, tipo de sedimento e variação das marés (REMANE, 1934; REN; WU, 2014).

Além de variações espaciais, as comunidades também são temporalmente variáveis (BENGTSSON et al., 1997). A dinâmica sazonal de um ecossistema resulta em variações ambientais que também influenciam na persistência das comunidades (SCHNECK et al., 2011). Em estuários, os períodos de seca e chuva causam variações

sazonais, como alterações nos níveis de salinidade e mudanças na composição dos sedimentos, afetando as comunidades bentônicas e o funcionamento dos ecossistemas estuarinos (DITTMANN et al., 2015). No período de seca, por exemplo, as condições ambientais se tornam mais estáveis (ou seja, menos variáveis) devido à baixa influência da drenagem continental. Nesse contexto, essas variações ambientais causadas por mudanças temporais podem atuar como um “filtro”, selecionando as espécies que possuem atributos funcionais e morfológicos capaz de tolerar as condições de um determinado local (KRAFT et al., 2015). Dessa forma, se um “*pool*” de espécies persiste em determinadas condições ambientais, estes indivíduos possuem características fenotípicas comuns de tolerância (KRAFT et al., 2015).

Interações entre as comunidades de macroinvertebrados bentônicos e o ambiente são gerados em diferentes escalas espaciais e temporais (BOYERO; BAILEY, 2001). Padrões locais de distribuição de espécies podem ser muito diferentes daqueles encontrados ao longo de escalas regionais, pois a maioria dos ecossistemas naturais exibe extrema heterogeneidade ambiental, partindo de microhabitats a ecorregiões (CRIST et al., 2003; FLACH et al., 2012; HEINO et al., 2004). Padrões de múltiplas escalas refletem a heterogeneidade do ecossistema e os fatores que são susceptíveis a favorecer a filtragem ambiental e consequente triagem de espécies, pois diferentes fatores podem atuar de diversas formas, e em diferentes escalas sobre atributos biológicos das espécies (HEINO et al., 2015). Assim, pode-se esperar cada vez maior variação na composição de espécies com o aumento da extensão espacial (HEINO et al., 2015). As variações nas múltiplas escalas espaciais e temporais, auxilia na compreensão dos mecanismos estruturadores das comunidades (BARROS et al., 2014; SÚAREZ, 2008).

Abordando a distribuição de espécies ao longo de escalas espaciais e gradientes ambientais, Whittaker (1960) propôs um modelo para o particionamento da diversidade em componentes alfa, beta e gama. Neste sentido, a diversidade gama (γ) corresponde à diversidade total de espécies em um conjunto de comunidades (LANDE, 1996), e esta é composta por outros dois componentes: diversidade dentro de uma comunidade (alfa, α) e a variação da diversidade entre comunidades dentro da escala regional (beta, β) (CRIST et al., 2003). Aplicado a escalas hierárquicas, os padrões de particionamento da diversidade em múltiplas escalas espaciais e temporais abrange grande parte do recente interesse dos ecólogos (SUURKUUKKA et al., 2012).

Em adição aos conceitos teóricos de Whittaker (1960) e aos estudos hierarquicamente escalonados, a diversidade total de espécies em um conjunto agrupado de comunidades (diversidade γ) pode ser dividida em componentes aditivos ($\gamma = \alpha + \beta$). Inicialmente explorado por Lande (1996), na abordagem do particionamento aditivo da diversidade total (diversidade γ), seus componentes têm as mesmas unidades, e desta forma podem ser diretamente comparados (LANDE, 1996). Esse método prioriza a quantificação da diversidade β , que é uma medida essencialmente de dissimilaridade na composição de espécies entre áreas (ANDERSON et al., 2011; COSTA et al., 2015).

No Brasil, estudos abordando a partição da diversidade tem sido desenvolvidos, entre estes estão os realizados em riachos (COSTA; MELO, 2008; HEPP et al., 2012; HEPP; MELO, 2013; LIGEIRO et al., 2010; MARTELLO et al., 2014), lagos (FLACH et al., 2012), salinas (COSTA et al., 2015), zonas húmidas costeiras (AVILA et al. 2011) e reservatórios (MOLOZZI et al., 2013). Em riachos, Ligeiro et al. (2010) avaliaram a partição aditiva de insetos aquáticos em diferentes tipos de substratos, e observaram nas menores escalas valores observados menores do que o esperado ao acaso. Esse mesmo estudo também constatou que em escala regional, as proporções de variações observadas foram maiores do que o esperado ao acaso, segundo o modelo nulo. No entanto, em riachos com pouca influência antrópica, Hepp e Melo (2013) evidenciaram um efeito espacial mais pronunciado nos níveis mais altos da hierarquia considerada, ou seja, entre os riachos e microbacias. O particionamento da diversidade em reservatórios tropicais brasileiros, indicou que a distribuição da comunidade de macroinvertebrados bentônicos foi impulsionada por fatores locais e que a diversidade foi mais influenciada nos níveis mais baixos da hierarquia (MOLOZZI et al., 2013). Em estuários temperados, Josefson e Goke (2013) encontraram um efeito mais pronunciado da diversidade beta de macroinvertebrados bentônicos nos níveis mais elevados da hierarquia em resposta a diferenças nos regimes de salinidade.

Estudos sobre diversidade beta tem se concentrado na abordagem de mecanismos que causam variações na diversidade entre comunidades, como um aspecto chave para entender sistemas naturais (ANDERSON et al., 2011; MELO et al., 2011). Para isso, tem-se utilizado medidas de similaridade, dissimilaridade e distância na abordagem do particionamento da diversidade beta (ANDERSON et al., 2011).

Uma panóplia de medidas foi descrita por Baselga (2010), para avaliar o particionamento da diversidade beta em aninhamento e *turnover*, baseando-se no pressuposto de que a variação da composição das espécies ao longo de escalas espaciais,

temporais e gradientes ambientais são reflexos da perda ou substituição de espécies. Padrões aninhados de espécies ocorre quando espécies presentes em locais habitados por menos espécies tendem a ser subconjuntos de sites mais ricos (ULRICH; GOTELLI, 2007; WHIGH et al., 1992). Isso reflete o processo de perda não aleatória, como consequência de qualquer fator que promova a desagregação de comunidades biológicas (GASTON; BLACKBURN, 2000). Em contrapartida, o *turnover* consiste na substituição da composição de espécies por outras ao longo de gradientes espaciais ou temporais (BASELGA, 2010; VELLEND, 2001).

Os mecanismos *turnover* e aninhamento têm sido relacionados à distribuição de espécies especialistas ou generalistas ao longo dos ecossistemas (BARROS et al., 2014; GUTIÉRREZ-CÁNOVAS et al., 2013). Quando os subconjuntos de espécies a partir de sites mais ricos são formados por espécies generalistas, ou seja, espécies tolerantes a estresses ambientais, a diversidade beta geral tende a ser gerada principalmente por aninhamento (BARROS et al., 2014). No entanto, em casos onde as espécies de uma comunidade se especializam ao longo do ecossistema, a comunidade tende a ser substituída e dessa forma ser gerada pelo *turnover* de espécies (GUTIÉRREZ-CÁNOVAS et al., 2013).

O entendimento dos mecanismos pelos quais a diversidade beta é criada e mantida torna possível o desenvolvimento de projetos eficientes voltados para a gestão de ecossistemas (LEGENDRE et al., 2005). O conhecimento de tais mecanismos permite compreender os fatores que moldam a estruturação das comunidades ao longo de gradientes ambientais em escalas espaciais e temporais. Essas informações torna possível o conhecimento da dinâmica e manutenção dos ecossistemas aquáticos (NOGUEIRA et al., 2010).

2 OBJETIVOS GERAIS

Avaliar a persistência das comunidades de macroinvertebrados bentônicos em resposta a variações ambientais de estuários tropicais, assim como avaliar se as comunidades de macroinvertebrados bentônicos são estruturadas ao longo do gradiente estuarino pelos mecanismos *turnover* ou aninhamento.

3 PRIMEIRO CAPÍTULO

3. 1 PERGUNTA

A persistência de macroinvertebrados bentônicos está relacionada à variabilidade ambiental de estuários tropicais?

3. 2 HIPÓTESE

As comunidades de macroinvertebrados bentônicos são mais persistentes quando os fatores ambientais variam menos. Desse modo, a macrofauna bentônica será mais persistente no período de seca, em consequência da maior adaptação das espécies a menor variabilidade ambiental.

4 SEGUNDO CAPÍTULO

4.1 PERGUNTA

Turnover ou aninhamento: qual mecanismo determina a diversidade beta das comunidades de macroinvertebrados bentônicos ao longo do gradiente estuarino em estuários tropicais?

4.2 HIPÓTESE

A diversidade beta das comunidades de macroinvertebrados bentônicos será gerada por *turnover* no estuário com menor grau de impacto antrópico, devido à especificidade das espécies ao gradiente estuarino, e por aninhamento no estuário com maior grau de influência antrópica, devido a formação de subconjuntos de espécies generalistas a partir de sites mais diversos biologicamente. Esse padrão de estruturação será o mesmo independente da sazonalidade.

REFERÊNCIAS DA INTRODUÇÃO GERAL

ANDERSON, M. J. et al. Navigating the multiple meanings of β diversity: a roadmap for the practicing ecologist, **Ecology Letters**, v. 14, p. 19-28, 2011.

ATTRILL, M. J.; RUNDLE, S. D. Ecotone or ecocline: ecological boundaries in estuaries. **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, v. 55, n. 6, p. 929-936, 2002.

BARROS, F. et al. A framework for investigating general patterns of benthic β -diversity along estuaries. **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, v. 149, p. 223-231, 2014.

BASELGA, A. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. **Global Ecology and Biogeography**, v. 19, n.1, p. 134-143, 2010.

BASSET, A. et al. Estuarine and lagoon biodiversity and their natural goods and services. **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, v. 132, p. 1-4, 2013.

BENGTSSON, J.; BAILLIE S. R.; LAWTON J. Community variability increases with time. **Oikos**, v. 78, p. 249-56, 1997.

BLEICH, S. et al. beta-diversity as a measure of species turnover along the salinity gradient in the Baltic Sea, and its consistency with the Venice System. **Marine Ecology Progress Series**, v. 436, p. 101-118, 2011.

BROWN, S. S. et al. Effects of sediment contaminants and environmental gradients on macrobenthic community trophic structure in Gulf of Mexico estuaries. **Estuaries**, 23 ed, 2013.

BOYERO, L.; BAILEY, R. C. Organization of macroinvertebrate communities at a hierarchy of spatial scales in a tropical stream. **Hydrobiologia**, v. 464, n.1, p. 219-225, 2001.

CRIST, T. O. et al. Partitioning species diversity across landscapes and regions: a hierarchical analysis of α , β , and γ diversity. **The American Naturalist**, v. 162, p. 734-743, 2003.

COSTA, R. S. et al. Diversity partitioning of a phytoplankton community in semiarid salterns. **Marine and Freshwater Research**, v. 1, p. 1-7, 2015.

COSTA, S. S.; MELO, A. S. Beta diversity in stream macroinvertebrate assemblages: among-site and among-microhabitat components. **Hydrobiologia**, v. 598, p. 131-138, 2008.

CHUA, V. P.; XU, M. Impacts of sea-level rise on estuarine circulation: An idealized estuary and San Francisco Bay. **Journal of Marine Systems**, v. 139, p. 58–67, 2014.

DÍAZ-JARAMILLO, M. et al. Seasonal mercury concentrations and $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ values of benthic macroinvertebrates and sediments from a historically polluted estuary in south central Chile. **Science of the Total Environment**, v. 442, p. 198-206, 2013.

DITTMANN, S. et al. Drought and flood effects on macrobenthic communities in the estuary of Australia's largest river system. **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, v. 165, p. 36-51, 2015.

DOLBETH, M. et al. Anthropogenic and natural disturbance effects on a macrobenthic estuarine community over a 10-year period. **Marine Pollution Bulletin**, v. 54, n. 5, p. 576-585, 2007.

FLACH, P. Z.; OZORIO, C. P.; MELO, A. S. Alpha and beta components of diversity of freshwater nematodes at different spatial scales in subtropical coastal lakes. **Fundamental and Applied Limnology/Archiv für Hydrobiologie**, v. 180, n. 3, p. 249-258, 2013.

GASTON, K. J.; BLACKBURN, T. M. Pattern and process in macroecology. **Blackwell Science: Oxford**, 2000.

GUTIÉRREZ-CÁNOVAS, C. et al. Contrasting effects of natural and anthropogenic stressors on beta diversity in river organisms. **Global Ecology and Biogeography**, v. 22, n. 7, p. 796-805, 2013.

KRAFT, N. J. et al. Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. **Functional Ecology**, v. 29, n. 5, p. 592-599, 2015.

HEPP, L. U.; MELO, A. S. Dissimilarity of stream insect assemblages: effects of multiple scales and spatial distances. **Hydrobiologia**, v. 703, n. 1, p. 239-246, 2013.

HEPP, L. U.; LANDEIRO, V. L.; MELO, A. S. Experimental assessment of the effects of environmental factors and longitudinal position on alpha and beta diversities of

aquatic insects in a Neotropical stream. **International Review of Hydrobiology**, v. 97, p. 157-167, 2012.

HEINO, J.; LOUHI, P.; MUOTKA, T. Identifying the scales of variability in stream macroinvertebrate abundance, functional composition and assemblage structure. **Freshwater Biology**, v. 49, n. 9, p. 1230-1239, 2004.

HEINO, J. et al. A comparative analysis reveals weak relationships between ecological factors and beta diversity of stream insect metacommunities at two spatial levels. **Ecology and evolution**, v. 5, n. 6, p. 1235-1248, 2015.

LANDE, R. Statistic and partitioning of species diversity, and similarity among multiple communities. **Oikos**, v. 76, p. 5-13, 1996.

LEGENDRE, P.; BORCARD, D.; PERES-NETO, P. R. Analyzing beta diversity: partitioning the spatial variation of community composition data. **Ecological Monographs**, v. 75, n.4, p.435-450, 2005.

LIGEIRO, R.; MELO, A. S.; CALLISTO, M. Spatial scale and the diversity of macroinvertebrates in a Neotropical catchment. **Freshwater Biology**, v. 55, p. 424-435, 2010.

MARTELLO, A. R.; HEPP, L. U.; KOTZIAN, C. B. Distribution and additive partitioning of diversity in freshwater mollusk communities in Southern Brazilian streams. **Revista de Biología Tropical**, v. 62, n. 1, p. 47-58, 2014.

MELO, A. S. et al. Focusing on variation: methods and applications of the concept of beta diversity in aquatic ecosystems. **Acta Limnologica Brasiliensia**, v. 23, n. 3, p. 318-331, 2011.

MIL-HOMENS, M. et al. Major factors influencing the elemental composition of surface estuarine sediments: The case of 15 estuaries in Portugal. **Marine Pollution Bulletin**, v. 84, p. 153-146, 2014.

MOLOZZI, J.; HEPP, L. U.; CALLISTO, M. The additive partitioning of macroinvertebrate diversity in tropical reservoirs. **Marine and Freshwater Research**, v. 1, p. 1-14, 2013.

NOGUEIRA, I. D. S. et al. Determinants of beta diversity: the relative importance of environmental and spatial processes in structuring phytoplankton communities in an Amazonian floodplain. **Acta Limnologica Brasiliensia**, v. 22, n. 3, p. 247-256, 2010.

NUNES, M. et al. The macrobenthic community along a mercury contamination in a temperate estuarine system (Ria de Aveiro, Portugal). **Science of the total environment**, v. 405, n. 1, p. 186-194, 2008.

ODUM, E. P.; BARRETT, G. W. **Fundamentos de Ecologia**. 5ªed. São Paulo: Thomson Learning, 2007.

PINNA, M. et al. The usefulness of large body-size macroinvertebrates in the rapid ecological assessment of Mediterranean lagoons. **Ecological Indicators**, v. 29, p. 48-61, 2013.

POTTER, I. C. et al. The concept of an estuary: a definition that incorporates systems which can become closed to the ocean and hypersaline. **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, v. 87, n. 3, p. 497-500, 2010.

RAHEL, F. J. The hierarchical nature of community persistence: a problem of scale. **American Naturalist**, v. 136, p. 328-44, 1990.

REN, J.; WU, J. Sediment trapping by haloclines of a river plume in the Pearl River Estuary. **Continental Shelf Research**, v. 82, p. 1-8, 2014.

REMANE, A. Die Brackwasserfauna. **Zoologischer Anzeiger (Supplement)**, v. 7, p. 34-74, 1934.

REGO, R. C. M. et al. Aninhamento e substituição de espécies: o que promove a diversidade beta ao longo de um gradiente de dessecação em um costão rochoso?, 2011.

RICKLEFS, R. E. Economia da natureza. **Copyright**, 2013.

SCHNECK, F. et al. Environmental variability drives phytoplankton assemblage persistence in a subtropical reservoir. **Austral Ecology**, v. 36, n. 7, p. 839-848, 2011.

SÚAREZ, Y. R. Variação espacial e temporal na diversidade e composição de espécies de peixes em riachos da bacia do Rio Ivinhema, Alto Rio Paraná. **Biota Neotropica**, v. 8, n. 3, p. 197-204, 2008.

SUURKUUKKA, H.; MEISSNER, K. K.; MUOTKA, T. Species turnover in lake littorals: spatial and temporal variation of benthic macroinvertebrate diversity and community composition. **Diversity and Distributions**, v. 18, n. 9, p. 931-941, 2012.

TWEEDLEY, J. R. et al. The use of benthic macroinvertebrates to establish a benchmark for evaluating the environmental quality of microtidal, temperate southern hemisphere estuaries. **Marine pollution bulletin**, v. 64, n. 6, p. 1210-1221, 2012.

TOWNSEND, C. R. et al. The influence of scale and geography on relationships between stream community composition and landscape variables: description and prediction. **Freshwater Biology**, v. 48, n. 5, p. 768-785, 2013.

ULRICH, W.; GOTELLI, N. J. Null model analysis of species aninhamento patterns. **Ecology**, v. 88, p. 1824-1831, 2007.

VELLEND, M. Do commonly used indices of β -diversity measure species turnover?. **Journal of Vegetation Science**, v. 12, n. 4, p. 545-552, 2001.

WHITTAKER, R. H. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon e California. **Ecological Monographs**, v. 30, p. 279-338, 1960.

WRIGHT, D. H.; REEVES, J. H. On the meaning and measurement of aninhamento of species assemblages. **Oecologia**, v. 92, n. 3, p. 416-428, 1992.

WILDSMITH, M. D. et al. Benthic macroinvertebrates as indicators of environmental deterioration in a large microtidal estuary. **Marine pollution bulletin**, v. 62, n. 3, p. 525-538, 2011.

CAPITULO I

RESUMO

As comunidades estuarinas de macroinvertebrados bentônicos variam em escalas espaciais e temporais, em consequência da dinâmica hidrológica e sazonal dos estuários. Esses processos, regulam as condições ambientais e o funcionamento dos ecossistemas, onde as características físicas e químicas do habitat, variabilidade temporal e as interações entre as espécies, alteram o grau de persistência das comunidades. Assim, nós avaliamos (i) a persistência das comunidades de macroinvertebrados bentônicos entre períodos sazonais e ao longo do gradiente estuarino, e (ii) relacionamos a persistência das comunidades à variabilidade dos fatores ambientais em estuários tropicais. Testamos a hipótese que as comunidades de macroinvertebrados bentônicos em estuários tropicais são mais persistentes no período de seca e nas zonas intermediárias do gradiente estuarino. O estudo foi realizado em dois estuários tropicais, nos períodos de seca e chuva. Os estuários divergem em termos de uso e ocupação do solo na bacia de drenagem. Em cada estuário, foi previamente definido o gradiente estuarino, sendo estabelecidas quatro zonas subtidais. Em cada zona, foram definidos 3 pontos de coleta, com 3 unidades amostrais cada. Foram coletadas amostras de macroinvertebrados bentônicos subtidais e fatores ambientais ao longo do gradiente estuarino. A persistência da macrofauna bentônica e a variabilidade das condições ambientais, foram avaliadas através da distância dos pontos em relação aos seus centroides no espaço dimensional. Foram identificados os *taxa* que apresentaram maiores contribuições para cada período sazonal e zonas do gradiente estuarino através da análise de porcentagem de similaridade. No estuário com maior grau de influência antrópica, as comunidades foram mais persistentes no período de seca, quando os fatores ambientais variaram mais. De forma inversa, no estuário com menor grau de influências antrópicas, as comunidades foram mais persistentes no período de chuva, onde as condições ambientais foram mais variáveis. Os *taxa Laeonereis* e *Polypedilum* foram os mais representativos em ambos os períodos sazonais nos estuários com maior e menor grau de influências antrópicas, respectivamente. Concluímos que em estuários tropicais a variabilidade ambiental gerou a persistência das comunidades de macroinvertebrados bentônicos.

Palavras-chave: Zonas subtidais. Estabilidade ambiental. Variáveis ambientais. Fauna bentônica.

5 INTRODUÇÃO

A compreensão das causas e consequências da variabilidade das comunidades biológicas em escalas espaciais e temporais é um tema central em ecologia (HEINO et al., 2015; SCHNECK et al., 2011). A compreensão dos mecanismos estruturadores das comunidades bióticas, que causam variações ao longo do tempo e do espaço, torna possível a tomada de medidas adequadas para o gerenciamento de ecossistemas aquáticos, promovendo a conservação da biodiversidade (LEGENDRE et al., 2005).

A persistência de uma comunidade se refere à capacidade das espécies em resistir a variações ambientais ao longo do tempo e do espaço, nesse caso, a persistência é elevada quando seus aspectos estruturais variam pouco (TOWNSEND et al., 1987). Assim, a persistência de uma comunidade é influenciada e está diretamente relacionada a estabilidade do habitat em termos de características físicas e químicas, estabilidade temporal e interações entre as espécies de uma comunidade (BENGTSSON et al., 1997). Segundo Rahel (1990), o termo persistência está relacionado a constância absoluta da abundância, *ranking* das abundâncias ou a presença ou ausência de espécies ao longo do tempo.

As condições ambientais dos estuários variam espacialmente e promovem um gradiente estuarino e conseqüentemente elevada variabilidade espacial (JOSEFSON; GOKE, 2013; REMANE, 1934). O gradiente estuarino é caracterizado por variações progressivas em fatores ambientais, como o tipo de sedimento, profundidade e salinidade, em consequência da conectividade entre as águas doce e salobra (ATRILL et al., 2002). Além disso, os estuários também apresentam variações temporais relacionadas às mudanças sazonais (CHAINHO et al., 2006; TESKE; WOOLDRIDGE, 2001). A descarga de água dos rios, regulada por períodos de seca e chuva, alteram as condições ambientais dos estuários (e.g. entrada de nutrientes e de sedimento, variações nos teores de salinidade) (TESKE; WOOLDRIDGE, 2001). Desse modo, quando a descarga de água da drenagem continental diminui, os fatores ambientais se tornam menos variáveis (DITTMANN et al., 2015).

Esses fatores que atuam em escala espacial e temporal influenciam a persistência de uma comunidade, atuando como uma barreira fisiológica na distribuição das espécies (e.g. tipo de sedimento), ou na restrição de habitats e nichos adequados para o estabelecimento de uma comunidade (e.g. elevada disponibilidade de nutrientes)

(MANNINO; MONTAGNA, 1997). Dessa forma, a estruturação das comunidades de macroinvertebrados bentônicos está relacionada aos diferentes aspectos biológicos das espécies que são sensíveis ou tolerantes as condições ambientais do ecossistema (CHAINHO et al., 2006). De acordo com a sua capacidade de tolerância, algumas espécies possuem atributos funcionais e morfológicos que permitem sua ocorrência ao longo de um amplo gradiente estuarino, enquanto outras, com nicho ecológico restrito, se estabelecem em habitats mais específicos (CHAINHO et al., 2010).

Estudos tem explorado a persistência de comunidades bióticas como uma forma de abordar os efeitos de variações ambientais que regulam as comunidades, em escalas temporais e espaciais (e.g. OBERDORFF et al., 2001; SCHNECK et al., 2011). Com esse objetivo, em estudos realizados em reservatórios, Schneck et al. (2011) observaram que a menor variabilidade ambiental no verão, em decorrência do período de estiagem, resultou em elevada persistência das assembleias de fitoplâncton. Em ecossistemas lóticos, Scarsbrook (2002) concluiu que invertebrados flutuaram mais em torno de estados relativamente mais estável (ou seja, menos variáveis) das condições ambientais.

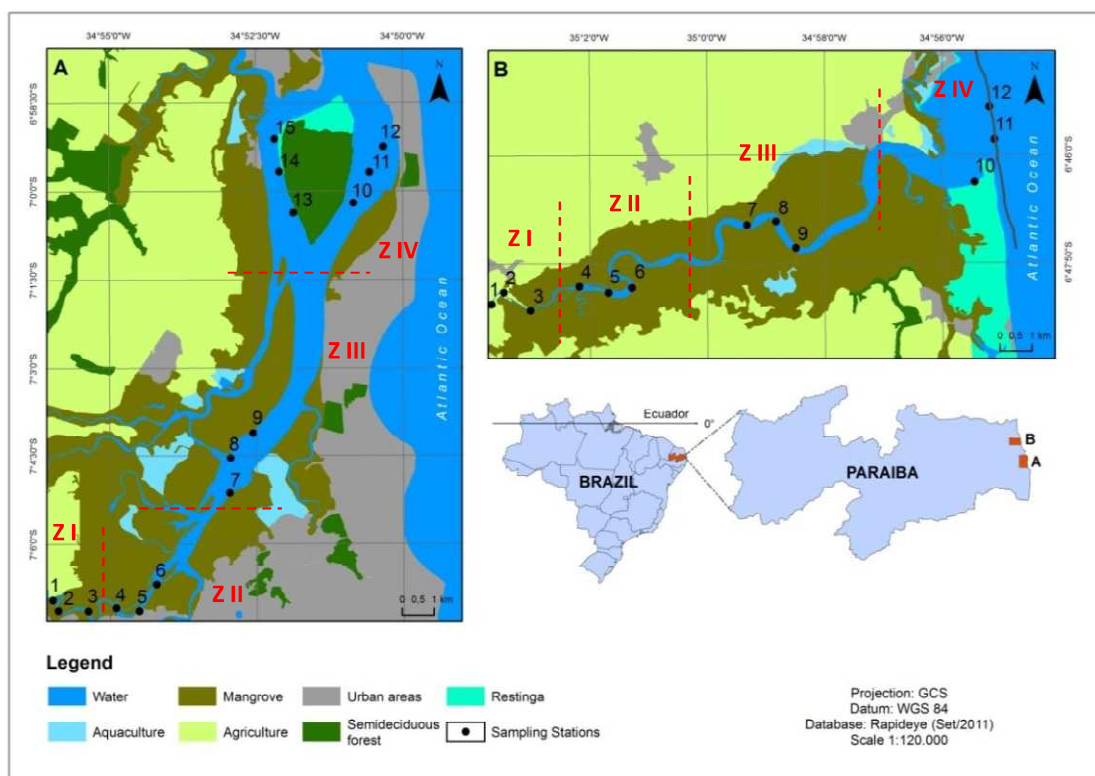
Neste estudo, nós avaliamos (i) a persistência das comunidades de macroinvertebrados bentônicos entre períodos sazonais e entre o gradiente estuarino, (ii) e relacionamos a persistência das comunidades a variabilidade ambiental de estuários tropicais. Testamos a hipótese que as comunidades de macroinvertebrados bentônicos em estuários tropicais são mais persistentes no período de seca, onde as condições ambientais variam menos, e que as comunidades serão menos persistentes nas zonas intermediárias do gradiente estuarino, onde a mistura das águas tornam as condições ambientais mais variáveis.

6 METODOLOGIA

6.1 ÁREA DE ESTUDO

Para testarmos as hipóteses, selecionamos dois estuários - o Paraíba do Norte ($6^{\circ}54'14''$ e $7^{\circ}07'36''$ S; $34^{\circ}58'16''$ e $34^{\circ}49'31''$ O) e o Mamanguape ($6^{\circ}43'02''$ e $6^{\circ}51'54''$ S; $35^{\circ}67'46''$ e $34^{\circ}54'04''$ O), localizados na região de clima tropical do Brasil (Figura 1). O clima da região é do tipo As' de Köppen, quente e úmido (KÖPPEN-GEIGER, 1936), com temperaturas do ar variando entre 25 e 30 °C. O período de chuva ocorre entre os meses de fevereiro e julho e o período de estiagem entre os meses de outubro e dezembro (AESAs, 2010). Os meses de janeiro, agosto e setembro correspondem ao período de transição entre o período de chuva e seca. Os estuários diferem principalmente pelo uso do solo e populações do entorno (Figura 1).

FIGURA 1 - LOCALIZAÇÃO GEOGRÁFICA DOS ESTUÁRIOS DO PARAÍBA DO NORTE (A) E MAMANGUAPE (B), PARAÍBA, BRASIL E ZONAS AMOSTRADAS, DEFINIDAS DE MONTANTE PARA JUSANTE COMO: I, II, III E IV.



Autoria do mapa: Dr. Saulo Vital.

O estuário Paraíba do Norte (Figura 1A) possui uma extensão de 22 km (GUEDES et al., 2011) e é altamente influenciado pela água do mar, devido a baixa vazão dos seus rios (perenes) no período de estiagem. Este estuário é margeado por aglomerados urbanos, totalizando uma população de cerca de 1.000.000 habitantes (IBGE, 2014). Desta forma, recebe influencia direta das atividades urbanas, como por exemplo o despejo de resíduos domésticos (MARCELINO et al., 2005).

O estuário do Mamanguape (Figura 1B) está localizado no interior da Área de Proteção Ambiental (APA) da Barra de Mamanguape, que foi criada em 1993 com o intuito de proteger o mosaico de habitats existente em seu interior (Mata Atlântica, manguezais, recifes costeiros, mata de restinga, dunas e falésias) e garantir o local de alimentação e reprodução do peixe-boi marinho (*Trichechus manatus* Linnaeus, 1758). Apesar disto, ainda há extensos cultivos de cana-de-açúcar no entorno do estuário do Mamanguape e até 2012, o estuário também recebia efluentes de um empreendimento de carcinicultura, localizado próximo ao Rio Gamboa. O manguezal do entorno deste estuário ainda é preservado, apesar das influências antrópicas exercidas no entorno do estuário, como o desmatamento, efluentes do cultivo de cana-de-açúcar e pesca artesanal (ALVES; NISHIDA, 2003). As cidades que circundam o estuário totalizam uma população de 66.000 habitantes.

6.2 DELINEAMENTO AMOSTRAL

Previamente, para definir e caracterizar os habitats subtidais dos estuários Paraíba do Norte e Mamanguape, foi realizada uma coleta piloto em agosto 2013, onde foram definidas quatro zonas subtidais, de montante para jusante dos estuários baseado nos valores de salinidade, granulometria e profundidade (zona I, zona II, zona III e zona IV) (Figura 1). Em cada zona, foram estabelecidos três pontos de amostragem e em cada ponto foram realizadas três unidades amostrais (Mamanguape: Pontos 1 - 3 – zona I, Pontos 4 - 6 – zona II, Pontos 7 - 9 – zona III e Pontos 10 - 12 – zona IV; Paraíba: Pontos 1 - 3 – zona I, Pontos 4 - 6 – zona II, Pontos 7 - 9 – zona III e Pontos 10 - 15 – zona IV). Os pontos de cada zona apresentavam composição granulométrica, salinidade e profundidade semelhante.

6.3 MACROINVERTEBRADOS BENTÔNICOS

As coletas das comunidades de macroinvertebrados bentônicos subtidais foram realizadas em Novembro de 2013, período de seca, e em Julho de 2014, período de chuva na região. Os macroinvertebrados bentônicos foram amostrados com uma draga tipo van Veen (0,1 m²). Posteriormente o sedimento coletado foi fixado *in situ* com formol a 4% tamponado. Em laboratório, as amostras foram lavadas em peneiras de abertura de malha 0,5 mm. Os macroinvertebrados bentônicos foram identificados até nível taxonômico de gênero ou espécie com o auxílio de chaves taxonômicas especializadas para Polychaeta (AMARAL; NONATO, 1996; AMARAL et al., 2006), Mollusca (MIKKELSEN; BIELER, 2008; RIOS, 1985; TUNNELL et al., 2010), Diptera (TRIVINHO-STRIXINO, 2011) e Crustacea (MUGNAI et al., 2010).

6.4 FATORES AMBIENTAIS

Para cada ponto de coleta foi mensurado *in situ*, a transparência, estimada através do disco de Secchi, a temperatura (°C), pH, condutividade elétrica ($\mu\text{S}/\text{cm}^2$), sólidos totais dissolvidos (TDS) e salinidade, mensurados através de um multi-analizador (Horiba/U-50). Em laboratório as concentrações de nutrientes dissolvidos nitrito ($\mu\text{g}/\text{L}$), nitrato ($\mu\text{g}/\text{L}$), amônia ($\mu\text{g}/\text{L}$) e fósforo total ($\mu\text{g}/\text{L}$) foram analisadas de acordo com os procedimentos descritos em Standard Methods for the Examination of Water and Wasterwater (APHA, 2005) e a clorofila-*a* ($\mu\text{g}/\text{L}$) foi estimada utilizando a metodologia proposta por Lorenzen (1967).

6.5 ANÁLISE DOS DADOS

Para avaliar diferenças significativas na composição das comunidades dos macroinvertebrados bentônicos e dos fatores ambientais entre os períodos sazonais e posteriormente entre as zonas do gradiente estuarino, foram realizadas análises de variância multivariada permutacional (PERMANOVA) (Anderson et al., 2008). Para isso foram estabelecidos dois fatores: sazonalidade (dois níveis fixos: seca e chuva) e zonas (quatro níveis fixos: I, II, III e IV), sendo consideradas diferenças significativas ($\alpha \leq 0,05$), utilizando 9999 permutações. Os dados da abundância foram transformamos

em raiz quadrada e utilizado o coeficiente de dissimilaridade de Bray-Curtis (ANDERSON, 2001; ANDERSON et al., 2008). Para os dados dos fatores ambientais foi utilizada a transformação $\log(x+1)$, posteriormente os dados foram normalizados e utilizado o coeficiente de dissimilaridade Distância Euclidiana (ANDERSON, 2001; ANDERSON et al., 2008).

A persistência da macrofauna bentônica e o grau de variabilidade dos fatores ambientais entre as estações de seca e chuva e zonas do gradiente estuarino, foi avaliada através da distância dos pontos em relação aos seus centroides no espaço dimensional (grupos de dispersão). A ordenação dos centroides foi calculada utilizando a Análise de Coordenadas Principais (PCoA). Nesse caso, quando mais dispersos os pontos em relação ao centroide, menor a persistência da comunidade (para os dados de abundância) e maior a variabilidade ambiental (para os fatores ambientais). Para melhor visualização dos padrões da persistência da comunidade a partir dos dados de abundância, foram realizadas médias referente às unidades amostrais de cada ponto. Testes de permutação de homogeneidade de dispersões multivariadas foram utilizados para testar as diferenças significativas na dispersão dos pontos em relação aos centroides para cada fator avaliado, estações de seca e chuva e zonas do gradiente estuarino, sendo consideradas diferenças significativas ($\alpha \leq 0,05$) (ANDERSON, 2006). Em ambas as análises, PCoA e testes de permutação de homogeneidade de dispersões, os dados foram baseados em uma matriz de similaridade Bray-Curtis, previamente transformada em $\log(x+1)$.

Através da análise de Porcentagem de Similaridade (SIMPER) foi identificado os *taxa* que estiveram mais associados à estação de seca e chuva e as zonas do gradiente estuarino (CLARKE, 1993).

As análises PERMANOVA e SIMPER foram realizadas no programa PRIMER-6 + PERMANOVA (Systat Software, Cranes Software International Ltd. 2008), e a Análise de Coordenadas Principais (PCoA) e os testes de permutação de homogeneidade de dispersões multivariadas no programa estatístico R (R Core Team, 2015) utilizando funções do pacote “vegan” (OKSANEN et al., 2012).

7 RESULTADOS

As comunidades de macroinvertebrados bentônicos dos estuários Paraíba do Norte e Mamanguape foi representada por 24.797 indivíduos distribuídos em 129 *taxa*, de Crustacea (4 *taxa*), Polychaeta (85 *taxa*), Mollusca (36 *taxa*) e Diptera (4 *taxa*) em ambos os períodos sazonais. Foi registrada a ocorrência de 5.998 indivíduos no estuário Paraíba do Norte (Seca = 3.551 organismos; Chuva = 2.447 organismos) e 18.799 indivíduos no estuário do Rio Mamanguape (Seca = 14.472 organismos; Chuva = 4.327 organismos). A comunidade do estuário Paraíba do Norte foi representada com maiores proporções por *Laeonereis* (Polychaeta; seca = 42,55%; chuva = 22,92%), seguido por *Anomalocardia brasiliana* (Mollusca; 4,42%) e Ostracoda (Crustacea; 3,77%) para o período de seca e por Ostracoda (Crustacea; 16,63%) e *Anomalocardia brasiliana* (Mollusca; 7,84%) para o período de chuva. No estuário do Rio Mamanguape, o diptera *Polypedilum* (Chironomidae; seca = 70,14%; chuva = 24,08%) foi o *taxa* mais representativo em ambos os períodos sazonais, seguido por *Laeonereis* (Polychaeta; 17,84%) e Ostracoda (Crustacea; 3,24%) no período de seca e por Isopoda (Crustacea; 9,30%) e Ostracoda (Crustacea; 4,70%) no período de chuva.

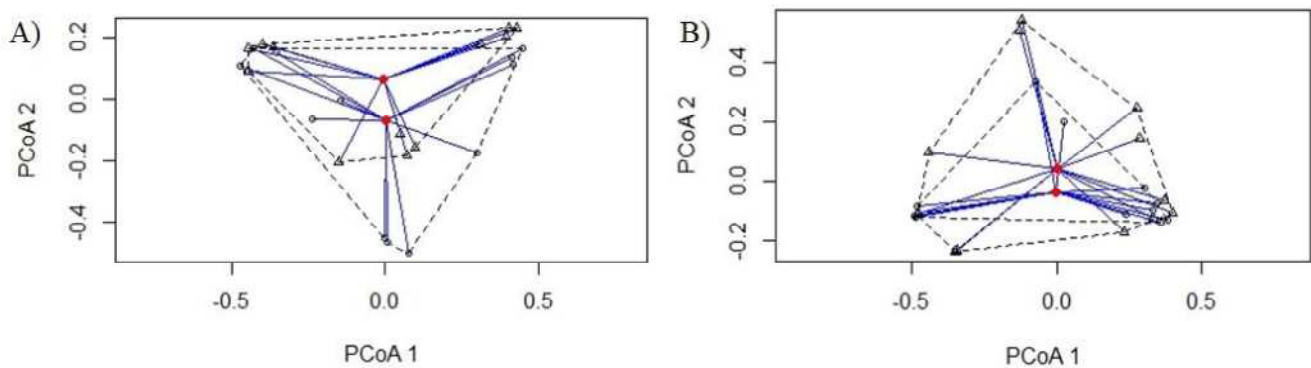
A composição das comunidades dos macroinvertebrados bentônicos do estuário Paraíba do Norte foi diferente entre os períodos de seca e chuva (PERMANOVA: $F_{1;71}=18,23$; $P=0,001$), assim como entre as zonas do estuário (PERMANOVA: $F_{3;71}=8,36$; $P=0,001$). O mesmo ocorreu no estuário do Rio Mamanguape, com diferenças significativas para a composição da comunidade amostrada entre os períodos sazonais (PERMANOVA: $F_{1;71}=5,98$; $P=0,001$), e entre as zonas do gradiente estuarino (PERMANOVA: $F_{3;71}=13,57$; $P=0,001$).

Os fatores ambientais do estuário Paraíba do Norte foram diferentes entre os períodos de seca e chuva (PERMANOVA: $F_{1;23}=16,4$; $P=0,001$), assim como entre as zonas do estuário (PERMANOVA: $F_{3;23}=12,9$; $P=0,001$). No estuário Mamanguape, diferenças significativas para os fatores ambientais também foram observadas entre os períodos sazonais (PERMANOVA: $F_{1;23}=23,9$; $P=0,001$), e entre as zonas do gradiente estuarino (PERMANOVA: $F_{3;23}=4,4$; $P=0,001$).

7.1 PERSISTÊNCIA DAS COMUNIDADES

Os pontos amostrados no estuário Paraíba do Norte na estação da chuva, foram mais dispersos, ou seja, menos persistentes, do que as unidades amostrais do período de seca (Figura 2A). No entanto, os grupos de dispersões não foram diferentes significativamente (teste de permutação de homogeneidade de dispersões multivariada; $F_{1;22} = 0,2$; $P = 0,664$). No estuário do Rio Mamanguape, os pontos amostrados no período de seca foram mais dispersos (menor persistência), embora a distribuição dos pontos entre os períodos não foram diferentes significativamente (teste de permutação de homogeneidade de dispersão multivariada; $F_{1;22}=2,8$; $P=0,115$) (Figura 2B).

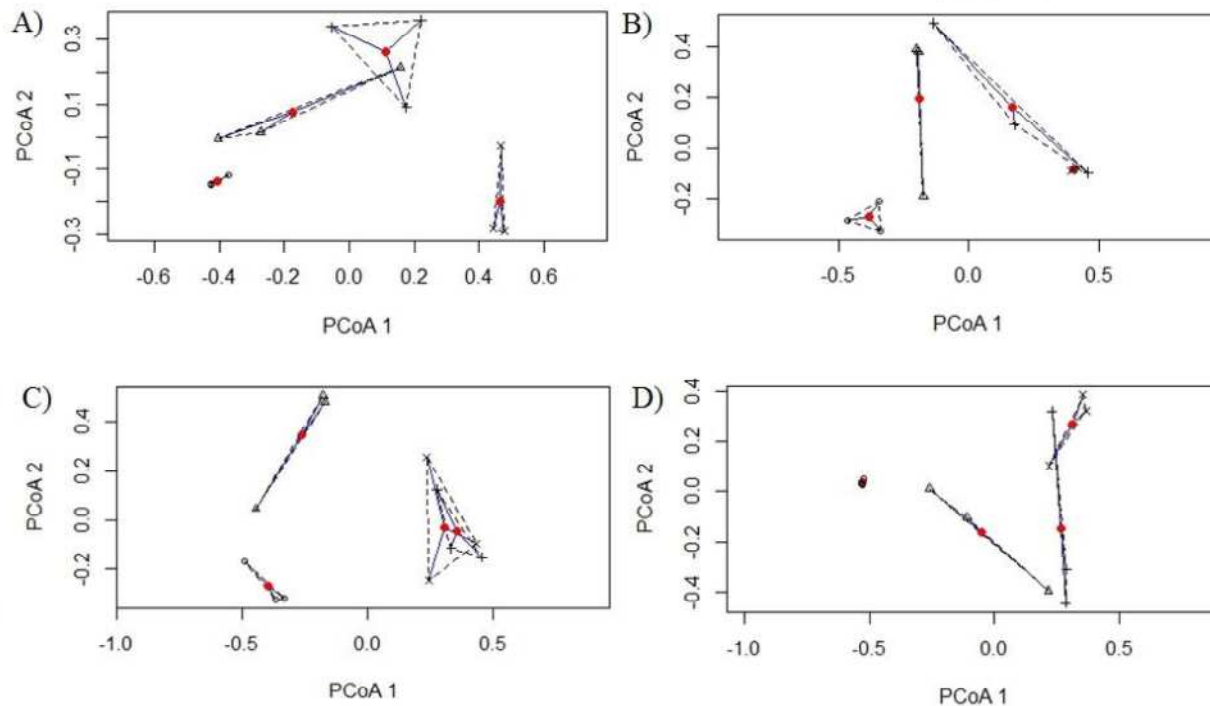
FIGURA 2 - ANÁLISE DE COORDENADAS PRINCIPAIS (PCOA) COM A DISPERSÃO DOS PONTOS PARA OS DADOS DE ABUNDÂNCIA DAS COMUNIDADES DE MACROINVERTEBRADOS BENTÔNICOS DO ESTUÁRIO PARAÍBA DO NORTE (A) E MAMANGUAPE (B) NOS PERÍODOS SAZONAIS. OS SÍMBOLOS “Δ” E “O” NOS GRÁFICOS REPRESENTAM O PERÍODO DE SECA E CHUVA, RESPECTIVAMENTE. OS POLÍGONOS INDICAM A DISPERSÃO MÁXIMA DOS PONTOS AMOSTRADOS. O CÍRCULO NO CENTRO DOS POLÍGONOS REPRESENTAM OS CENTROIDES DOS GRUPOS.



Fonte: Medeiros et al. (2016)

No estuário Paraíba do Norte, tanto no período de seca (Figura 3A) quanto no de chuva (Figura 3B), as zonas intermediárias do gradiente estuarino (II e III) mostraram maior dispersão dos pontos (menor persistência), quando relacionada as demais zonas. A dispersão dos pontos das zonas no período de chuva não foi diferente significativamente (teste de permutação de homogeneidade de dispersões multivariada; $F_{3;8} = 2,8$; $P = 0,105$). Embora diferenças foram observadas na dispersão dos pontos para o período de seca (teste de permutação de homogeneidade de dispersões multivariada; $F_{3;8} = 13,3$; $P = 0,002$).

FIGURA 3 - ANÁLISE DE COORDENADAS PRINCIPAIS (PCOA) COM A DISPERSÃO DOS PONTOS PARA OS DADOS DE ABUNDÂNCIA DAS COMUNIDADES DE MACROINVERTEBRADOS BENTÔNICOS NO ESTUÁRIO PARAÍBA DO NORTE (A E B) E MAMANGUAPE (C E D) NO PERÍODO DE SECA (A E C) E CHUVA (B E D). OS SÍMBOLOS “O”, “Δ”, “+” E “X” NOS GRÁFICOS REPRESENTAM AS ZONAS I, II, III E IV, RESPECTIVAMENTE. OS POLÍGONOS INDICAM A DISPERSÃO MÁXIMA DOS PONTOS AMOSTRADOS. O CÍRCULO NO CENTRO DOS POLÍGONOS REPRESENTAM OS CENTROIDES DOS GRUPOS.



Fonte: Medeiros et al. (2016)

No estuário Mamanguape, as zonas II e IV foram as mais dispersas (menos persistência) no período de seca (Figura 3C), embora no período de chuva, as zonas intermediárias foram as mais dispersas (II e III), ou seja, com menor persistência das comunidades (Figura 3D). A dispersão dos pontos das zonas foi diferente na estação de seca (teste de permutação de homogeneidade de dispersão multivariada; $F_{3,8}=8,5$; $P = 0,004$) e de chuva (teste de permutação de homogeneidade de dispersão multivariada; $F_{3,8}=13,9$; $P = 0,001$).

7.2 VARIABILIDADE DOS FATORES AMBIENTAIS

No estuário Paraíba do Norte, os fatores ambientais transparência da água, temperatura e pH variaram pouco entre as zonas do gradiente estuarino (Tabela 1). Os teores de salinidade aumentaram progressivamente da zona I para a zona IV (Tabela 1). As concentrações de nitrito, amônia e P-total foram mais elevadas nas zonas

intermediárias (zonas II e III) do estuário (Tabela 1). A clorofila-*a*, no período de seca diminuiu da zona I para a zona IV, embora no período de chuva os valores foram mais elevados na zona I, e semelhantes nas demais zonas (II, III, IV) (Tabela 1).

No estuário Mamanguape, a salinidade da água, sólidos totais dissolvidos e amônia (período de seca), aumentaram progressivamente entre as zonas do gradiente estuarino (Tabela 2). Os fatores transparência, clorofila-*a* e a temperatura, variaram pouco ao longo do estuário, embora os teores de nitrito foram mais elevados nas zonas II e III (Tabela 2).

	Paraíba do Norte				Chuva			
	Zona I	Zona II	Zona III	Zona IV	Zona I	Zona II	Zona III	Zona IV
TDS (g/L)	15,23 ± 1,00	20,20 ± 1,31	27,76 ± 0,58	33,03 ± 0,11	0,58 ± 0,02	67,01 ± 107,38	13,70 ± 1,13	31,40 ± 1,64
Transparência (m)	0,93 ± 0,30	1,30 ± 0,10	0,60 ± 0,10	0,50 ± 0,10	0,90 ± 0,10	0,60 ± 0,10	0,83 ± 0,15	1,00 ± 0,51
Temperatura (°C)	28,10 ± 0,00	27,98 ± 0,01	29,05 ± 0,15	28,54 ± 0,09	26,81 ± 0,39	27,23 ± 0,32	27,34 ± 0,14	27,16 ± 0,19
pH	8,49 ± 0,07	8,53 ± 0,07	8,83 ± 0,05	9,39 ± 0,11	7,79 ± 0,24	7,21 ± 0,13	7,58 ± 0,23	7,65 ± 0,44
Salinidade	5,73 ± 2,20	8,73 ± 4,69	21,06 ± 0,68	34,56 ± 0,90	1,63 ± 1,10	7,76 ± 1,90	18,33 ± 1,75	29,16 ± 2,65
Turbidez (NTU)	74,70 ± 9,02	68,86 ± 12,42	24,23 ± 5,54	45,30 ± 8,48	51,96 ± 22,48	18,76 ± 3,38	16,40 ± 7,26	19,66 ± 3,47
Nitrito (µg/L)	70,74 ± 53,56	158,14 ± 107,25	354,07 ± 0,64	36,11 ± 16,94	190,30 ± 72,90	354,80 ± 7,88	301,85 ± 29,20	97,22 ± 65,17
Nitrato (µg/L)	26,64 ± 10,53	43,04 ± 34,40	239,97 ± 380,44	29,36 ± 24,93	50,80 ± 8,23	33,01 ± 28,39	18,38 ± 1,23	26,58 ± 12,66
Amônia (µg/L)	392,16 ± 106,92	1747,16 ± 1402,15	3545,50 ± 67,63	368,83 ± 150,98	2292,10 ± 1564,50	3458,83 ± 172,14	3717,16 ± 414,01	868,00 ± 755,20
P-total (µg/L)	434,44 ± 270,17	668,88 ± 25,24	710,00 ± 18,55	153,88 ± 21,43	561,11 ± 59,75	754,44 ± 94,59	650,00 ± 250,00	238,00 ± 69,36
Clo-a (µg/L)	44,19 ± 18,71	18,27 ± 15,28	4,49 ± 1,18	1,27 ± 1,04	7,34 ± 3,49	2,39 ± 1,13	2,99 ± 2,07	2,02 ± 0,55

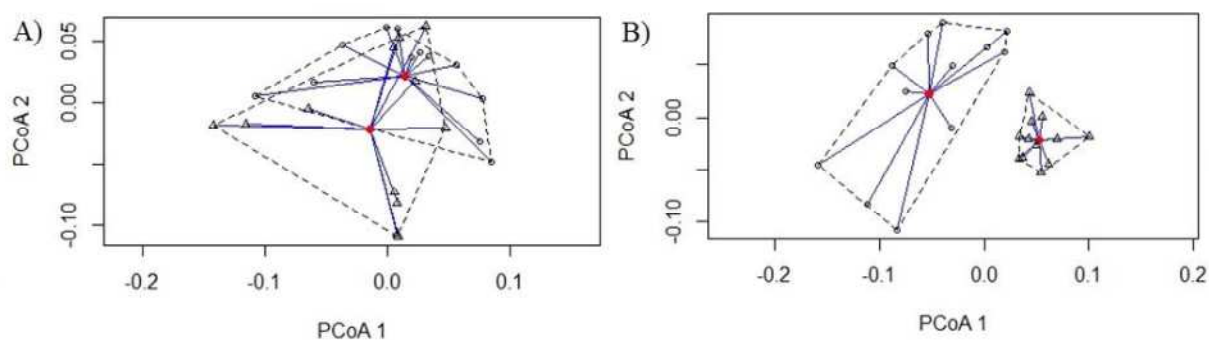
TABELA 2 – MÉDIA E DESVIO PADRÃO DOS FATORES AMBIENTAIS DO ESTUÁRIO MAMANGUAPE NO PERÍODO DE SECA E CHUVA. O (*) INDICAM VALORES NÃO DETECTADOS.

	Seca				Mamanguape			
	Zona I	Zona II	Zona III	Zona IV	Zona I	Zona II	Zona III	Zona IV
TDS (g/L)	6,27 ± 2,21	9,26 ± 4,63	20,5 ± 0,62	31,66 ± 0,32	1,96 ± 1,28	8,36 ± 1,93	18,26 ± 1,50	27,70 ± 2,43
Transparência (m)	0,66 ± 0,05	0,66 ± 0,20	1,10 ± 0,10	1,00 ± 0,17	0,63 ± 0,05	0,73 ± 0,05	0,56 ± 0,05	1,13 ± 0,05
Temperatura (°C)	29,15 ± 0,08	29,37 ± 0,24	29,17 ± 0,23	28,02 ± 0,05	27,60 ± 0,07	27,21 ± 0,04	27,38 ± 0,06	27,39 ± 0,22
pH	8,45 ± 0,03	8,45 ± 0,11	8,41 ± 0,04	9,01 ± 0,03	6,88 ± 0,30	7,43 ± 0,13	7,67 ± 0,30	8,34 ± 0,13
Salinidade	14,96 ± 1,10	20,66 ± 1,46	29,46 ± 0,68	36,66 ± 0,11	0,43 ± 0,05	3,46 ± 1,86	13,30 ± 1,22	34,30 ± 2,33
Turbidez (NTU)	55,93 ± 0,70	61,50 ± 22,44	101,73 ± 23,74	93,00 ± 22,41	26,80 ± 6,30	31,86 ± 6,83	32,16 ± 24,46	36,93 ± 24,48
Nitrito (µg/L)	0,37 ± 0,64	2,96 ± 1,69	6,66 ± 1,92	12,96 ± 15,72	2,59 ± 1,69	25,10 ± 16,10	117,00 ± 6,31	14,40 ± 2,93
Nitrato (µg/L)	2,25 ± 3,89	6,79 ± 5,07	4,39 ± 6,86	39,18 ± 27,53	44,70 ± 18,70	29,30 ± 11,10	*	9,10 ± 10,27

Amônia (µg/L)	247,16 ± 71,47	253,83 ± 25,16	313,83 ± 122,20	408,83 ± 124,93	197,10 ± 211,70	82,10 ± 61,70	40,50 ± 18,00	*
P-total (µg/L)	284,44 ± 284,84	113,33 ± 11,54	131,11 ± 10,71	115,56 ± 27,14	131,11 ± 33,72	163,33 ± 17,30	131,11 ± 19,20	63,30 ± 13,30
Clo-a (µg/L)	5,24 ± 4,02	2,99 ± 0,26	2,54 ± 0,68	2,69 ± 0,01	1,49 ± 0,25	2,69 ± 1,55	1,64 ± 0,51	1,34 ± 0,00

Os pontos do estuário Paraíba do Norte para os fatores ambientais foram mais dispersos (maior variabilidade ambiental) no período de seca (Figura 4A), embora a dispersão dos pontos não foi diferente significativamente entre os períodos sazonais (teste de permutação de homogeneidade de dispersão multivariada; $F_{1,22}=0,5$; $P = 0,50$). No estuário Mamanguape, os pontos foram mais dispersos no período de chuva (maior variabilidade ambiental), e essa distribuição dos pontos foi diferente significativamente (teste de permutação de homogeneidade de dispersão multivariada; $F_{1,22}=19,9$; $P=0,00$) (Figura 4B).

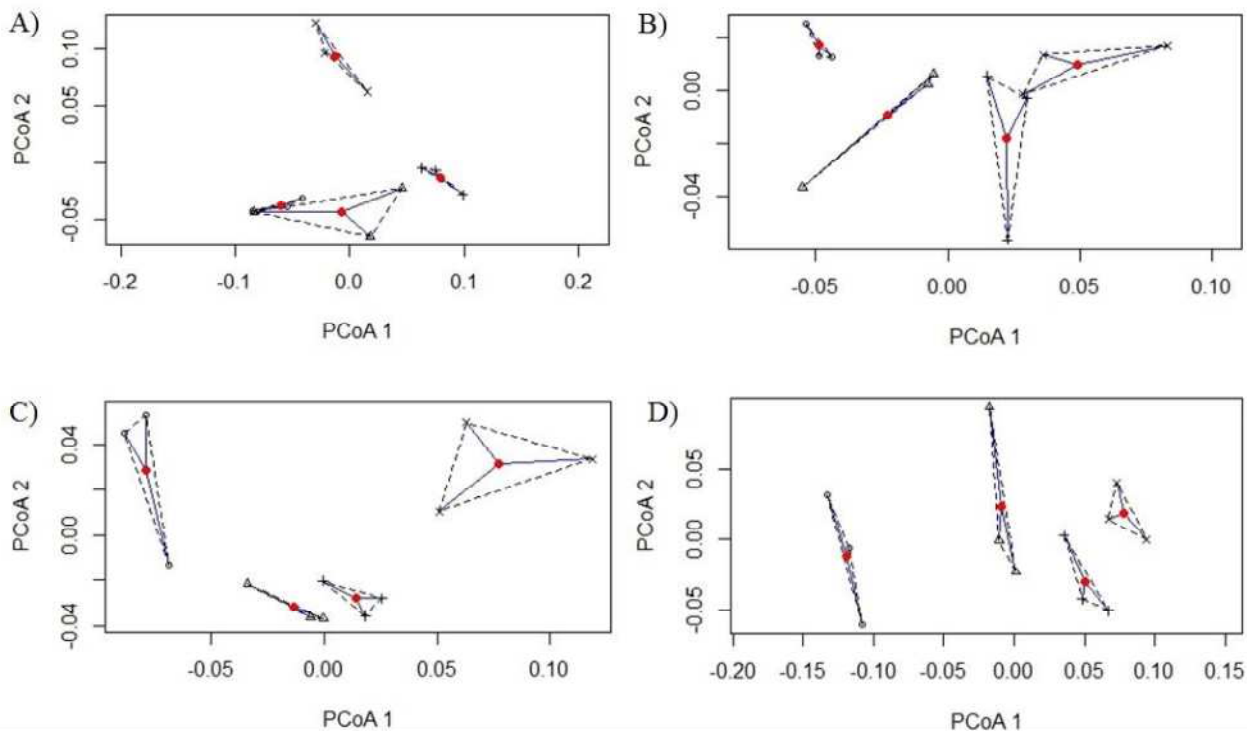
FIGURA 4 - ANÁLISE DE COORDENADAS PRINCIPAIS (PCOA) COM A DISPERSÃO DOS PONTOS PARA OS DADOS DAS VARIÁVEIS AMBIENTAIS DO ESTUÁRIO PARAÍBA DO NORTE (A) E MAMANGUAPE (B) NOS PERÍODOS SAZONAIS. OS SÍMBOLOS “Δ” E “O” NOS GRÁFICOS REPRESENTAM O PERÍODO DE SECA E CHUVA, RESPECTIVAMENTE. OS POLÍGONOS INDICAM A DISPERSÃO MÁXIMA DOS PONTOS AMOSTRADOS. O CÍRCULO NO CENTRO DOS POLÍGONOS REPRESENTAM OS CENTROIDES DOS GRUPOS.



Fonte: Medeiros et al. (2016)

No estuário Paraíba do Norte, os pontos das zonas II e IV para os fatores ambientais, foram mais dispersos (maior variabilidade ambiental), no período de seca, no entanto a distribuição dos pontos das zonas não foi diferente (teste de permutação de homogeneidade de dispersão multivariada; $F_{3,8}=3,5$; $P=0,06$) (Figura 5A). No período de chuva, os pontos das zonas II e III mostraram maior dispersão (maior variabilidade ambiental) e essa distribuição foi diferente entre as zonas (teste de permutação de homogeneidade de dispersão multivariada; $F_{3,8}=5,8$; $P = 0,01$) (Figura 5B).

FIGURA 5 - ANÁLISE DE COORDENADAS PRINCIPAIS (PCOA) COM A DISPERSÃO DOS PONTOS PARA OS DADOS DAS VARIÁVEIS AMBIENTAIS DO ESTUÁRIO PARAÍBA DO NORTE (A E B) E MAMANGUAPE (C E D) NO PERÍODO DE SECA (A E C) E CHUVA (B E D). OS SÍMBOLOS “O”, “Δ”, “+” E “X” NOS GRÁFICOS REPRESENTAM AS ZONAS I, II, III E IV, RESPECTIVAMENTE. OS POLÍGONOS INDICAM A DISPERSÃO MÁXIMA DOS PONTOS AMOSTRADOS. O CÍRCULO NO CENTRO DOS POLÍGONOS REPRESENTAM OS CENTROIDES DOS GRUPOS.



Fonte: Medeiros et al. (2016).

No estuário Mamanguape, quando consideramos os fatores ambientais, os pontos das zonas I e IV do gradiente estuarino foram mais dispersos (maior variabilidade ambiental), no período de seca, com diferenças significativas entre as zonas do estuário (teste de permutação de homogeneidade de dispersão multivariada; $F_{3;8}=6,3$; $P = 0,01$) (Figura 5C). No período de chuva, as zonas I e II mostraram maior dispersão dos pontos para os fatores ambientais (maior variabilidade ambiental) (Figura 5D), e essa distribuição não foi diferente significativamente (teste de permutação de homogeneidade de dispersão multivariada; $F_{3;8}=3,6$; $P=0,08$).

7.3 CONTRIBUIÇÃO DOS TAXA

No estuário Paraíba do Norte o poliqueta *Laeonereis* esteve associado tanto ao período de seca como de chuva, com maiores proporções observadas no período de seca (Tabela 3).

Sequencialmente, *Anomalocardia brasiliiana* e Isopoda mostraram maiores contribuições para o período de seca e Ostracoda e Malacostraca para o período de chuva (Tabela 3).

No estuário Mamanguape, o díptera *Polypedilum* apresentou maiores contribuições em ambos os períodos sazonais, seguido por *Laeonereis* e *Tellina* para o período de seca e por Isopoda e Ostracoda no período de chuva (Tabela 3).

TABELA 3 - ANÁLISE DE PORCENTAGEM DE SIMILARIDADE (SIMPER) COM A CONTRIBUIÇÃO DE 90% DE SIMILARIDADE DOS TAXA NO ESTUÁRIO DO RIO PARAÍBA DO NORTE E MAMANGUAPE NO PERÍODO DE SECA E DE CHUVA (REPRESENTAÇÃO DAS TRÊS PRINCIPAIS ESPÉCIES).

Estuário	Período	Taxa	Contribuição (%)	Total acumulado (%)
Paraíba	Seca	<i>Laeonereis</i>	49,74	49,74
		<i>Anomalocardia brasiliiana</i>	6,13	55,87
		Isopoda	5,31	61,18
	Chuva	<i>Laeonereis</i>	25,92	25,92
		Ostracoda	17,44	43,36
		Malacostraca	7,72	51,09
Mamanguape	Seca	<i>Polypedilum</i>	28,89	28,89
		<i>Laeonereis</i>	11,43	40,32
		<i>Tellina</i>	6,90	47,22
	Chuva	<i>Polypedilum</i>	19,77	19,77
		Isopoda	16,09	35,86
		Ostracoda	9,17	45,03

No estuário Paraíba do Norte, *Laeonereis* e Ostracoda apresentaram maiores contribuições para as zonas I e II. Nas zonas III e IV, o molusco *A. brasiliiana* e o poliqueta *Scoloplos* foram os mais representativos, respectivamente (Tabela 4).

Para o estuário Mamanguape, os indivíduos com maiores proporções de contribuições foram *Polypedilum*, Ostracoda, *Scoloplos* e *Armandia*, nas zonas I, II, III e IV respectivamente (Tabela 4).

TABELA 4 - ANÁLISE DE PORCENTAGEM DE SIMILARIDADE (SIMPER) COM A CONTRIBUIÇÃO DE 90% DE SIMILARIDADE DOS TAXA DAS COMUNIDADES DE MACROINVERTEBRADOS BENTÔNICOS NAS ZONAS DOS ESTUÁRIOS DO RIO PARAÍBA DO NORTE E MAMANGUAPE (REPRESENTAÇÃO DAS DUAS PRINCIPAIS ESPÉCIES).

Estuário	Zonas	Taxa	Contribuição (%)	Total acumulado (%)
Paraíba	ZI	<i>Laeonereis</i>	62,80	62,80
		Ostracoda	20,62	83,42
	ZII	<i>Laeonereis</i>	53,98	53,98
		Ostracoda	16,15	70,14
	ZIII	<i>A. brasiliana</i>	30,03	30,03
		<i>Laeonereis</i>	20,69	50,73
	ZIV	<i>Scoloplos</i>	7,81	7,81
		<i>Glycinde</i>	4,91	12,72
	ZI	<i>Polypedilum</i>	56,69	56,69
		Isopoda	16,72	73,41
Mamanguape	ZII	Ostracoda	22,71	22,71
		<i>Tellina</i>	15,60	38,31
	ZIII	<i>Scoloplos</i>	21,52	21,52
		<i>A. brasiliana</i>	13,69	35,2
	ZIV	<i>Armandia</i>	13,9	13,9
		<i>A. brasiliana</i>	11,09	25

8 DISCUSSÃO

Nossos resultados mostraram que a variabilidade ambiental gerou a persistência das comunidades de macroinvertebrados bentônicos nos estuários tropicais estudados. Quando relacionamos a persistência das comunidades macrobentônicas com os fatores ambientais das zonas do gradiente estuarino, não observamos um padrão definido, embora as comunidades sejam menos persistente nas zonas intermediárias do gradiente, confirmando parcialmente nossas hipóteses.

Alterações na composição das comunidades em decorrência do período de seca e chuva está relacionada a alterações nas condições ambientais, com relação aos níveis de salinidade, composição do sedimento e pela disponibilidade de nutrientes (DITTMANN et al., 2015; POLLACK et al., 2011). Explorando os efeitos dos ciclos hidrológicos sobre a comunidade de macroinvertebrados bentônicos em estuários da Austrália, Dittmann et al. (2015) observaram que os eventos de seca são considerados uma condição estressante para as comunidades. Os autores concluíram que a macrofauna bentônica tende a se recuperar mais lentamente depois de períodos prolongados de estiagem. Essas alterações afetam o funcionamento dos ecossistemas estuarinos e conseqüentemente sua capacidade de constância e resiliência, em respostas a alterações como as mudanças nos teores de salinidade e propriedades dos sedimentos (DITTMANN et al., 2015).

Em períodos de estiagem, a uma diminuição na entrada de água doce no estuário, que favorece o aumento nos níveis de salinidade (ALBER, 2002; PILLAY; PERISSINOTTO, 2008). Em decorrência disso, a maior abundância registrada no período de seca pode está relacionada ao favorecimento das espécies eurialinas, que em condições adversas de salinidade que realizam osmorregulação e persistem no ambiente (TESKE; WOOLDRIDGE, 2001).

O padrão inverso da persistência das comunidades de macroinvertebrados bentônicos entre os estuários Paraíba do Norte e Mamanguape está relacionado à diferença dos estuários em termos de uso e ocupação do solo que é refletido através das condições ambientais que estruturam as comunidades.

No estuário Paraíba do Norte, por ser mais impactado em consequência do uso e ocupação do solo, a comunidade foi principalmente composta por espécies generalistas e tolerantes a distúrbios ambientais (BARROS et al., 2014). Em resposta a poluição ambiental do estuário Paraíba do Norte, as comunidades dos macroinvertebrados bentônicos foram representadas com maiores proporções pelo poliqueta *Laeonereis*, sendo este um indicador de

locais organicamente enriquecidos (AMARAL et al., 1998). Assim, no período de seca, onde as condições ambientais se tornam mais estressantes devido à baixa descarga de água doce da drenagem continental (e.g. maiores teores de salinidade e temperatura na água), a comunidade, principalmente as espécies generalistas, foi mais persistente.

No estuário Mamanguape, devido a baixa influência antrópica, a comunidade é principalmente composta por espécies especialistas (GUTIÉRREZ-CÁNOVAS et al., 2013). Conforme mostrado pela SIMPER, as comunidades dos macroinvertebrados bentônicos no estuário Mamanguape foram principalmente representadas por *Polypedilum*. A presença deste díptera está relacionada a locais com melhor qualidade ambiental (MOLOZZI et al., 2013). Nesse caso, os macroinvertebrados bentônicos foram favorecidos e mais persistentes no período de chuva, onde apesar de neste período hídrico os estuários serem mais dinâmicos e variáveis, a uma diminuição em fatores que atuariam na seleção e favoreceriam a menor persistência das espécies, como por exemplo, a hipersalinidade.

Quando consideramos o gradiente estuarino, as comunidades de macroinvertebrados bentônicos foram menos persistentes nas zonas intermediárias, conforme esperávamos. No entanto, não houve um padrão entre a persistência das comunidades e a variabilidade ambiental nas zonas. A menor persistência das comunidades nas zonas intermediárias do gradiente estuarino está relacionada a mistura das água doce e salina que promove uma barreira fisiológica para espécies que não realizam osmorregulação (BARROS et al., 2014). Conforme observado por outros estudos (ATTRILL; RUNDLE, 2002; ATTRILL, 2002; JOSEFSON; GOKE, 2013; REMANE, 1934), a distribuição das comunidades de macroinvertebrados bentônicos ao longo dos estuários está principalmente relacionada as variações nos teores de salinidade e composição do sedimento, atuando na seleção das espécies (REMANE, 1934).

Em conclusão, a persistência das comunidades de macroinvertebrados bentônicos em estuários tropicais foi menor entre as zonas intermediárias do gradiente estuarino e favorecida pela maior variabilidade ambiental. Influências antrópicas associada a variações sazonais regulam de diferentes formas a persistência das comunidades, sendo fundamentais na estruturação dos macroinvertebrados bentônicos e devem ser considerados em programas de gestão ambiental.

REFERÊNCIAS

AESA. **Agencia executiva de gestão das águas do estado da paraíba**. Disponível em: <<http://site2.aesa.pb.gov.br/aesa/sort.do?layoutCollection=0&layoutCollectionProperty=&layoutCollectionState=1&pagePag e=4>>. Acesso em: 20 jun. 2014.

AMARAL, A. C.; NONATO, E. F. **Annelida Polychaeta - características, glossário e chaves para famílias e gêneros da costa brasileira**. São Paulo: Editora da UNICAMP, 1996.

AMARAL, A. C.; MORGADO, E. H.; SALVADOR, L. B. Polychaetes as bioindicators of organic pollution on the beaches of Sao Paulo. **Revista brasileira de biologia**, v. 58, n. 2, p. 307-316, 1998.

ANDERSON, M. J. Permutation tests for univariate or multivariate analysis of variance and regression. **Can. J. Fish. Aquat. Sci**, v. 58, p. 626-639, 2001.

ANDERSON, M. J.; GORLEY, R. N.; CLARKE, K. R. **PERMANOVA + for PRIMER: Guide to Software and Statistical Methods**. PRIMER-E. Plymouth, 2008.

ANDERSON, M. J. Distance-based tests for homogeneity of multivariate dispersions. **Biometrics**, v. 62, p. 245–53, 2006.

APHA. **Standard Methods for the Examination of Water and Wastewater**. 21. ed. Washington, DC: American Public Health Association, 2005.

ALVES, R. R. N.; NISHIDA, A. K. Aspectos socioeconômicos e percepção ambiental dos catadores de caranguejo-uçá *Ucides cordatus cordatus* (L. 1763) (Decapoda, Brachyura) do estuário do rio Mamanguape, Nordeste do Brasil. **Interciencia**, v. 28, p. 36-43, 2003.

ATTRILL, M. J.; RUNDLE, S. D. Ecotone or ecocline: ecological boundaries in estuaries. **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, v. 55, n. 6, p. 929-936, 2002.

ALBER, M. A conceptual model of estuarine freshwater inflow management. **Estuaries**, v. 25, n. 6, p. 1246-1261, 2002.

BARROS, F. et al. A framework for investigating general patterns of benthic β -diversity along estuaries. **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, v. 149, p. 223-231, 2014.

BENGTSSON, J.; BAILLIE, S. R.; LAWTON, J. Community variability increases with time. **Oikos**, v. 78, p. 249–56, 1997.

CLARKE, K. R. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. **Australian Journal of Ecology**, v. 18, p. 117–143, 1993.

CHAINHO, P. et al. Seasonal and spatial patterns of distribution of subtidal benthic invertebrate communities in the Mondego River, Portugal-a poikilohaline estuary. **Marine Biodiversity**, p. 59-74, 2006.

CHAINHO, P. et al. Long-term trends in intertidal and subtidal benthic communities in response to water quality improvement measures. **Estuaries and coasts**, v. 33, n. 6, p. 1314-1326, 2010.

DITTMANN, S. et al. Drought and flood effects on macrobenthic communities in the estuary of Australia's largest river system. **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, v. 165, p. 36-51, 2015.

GUTIÉRREZ-CÁNOVAS, C. et al. Contrasting effects of natural and anthropogenic stressors on beta diversity in river organisms. **Global Ecology and Biogeography**, v. 22, n. 7, p. 796-805, 2013.

GUEDES, L. S.; AMARO, V. E.; VITAL, H. Caracterização da morfologia de fundo da porção estuarina do canal do Rio Paraíba do Norte por meio do Sonar de Varredura Lateral e do Ecobatímetro. **Anais XV Simpósio Brasileiro de Sensoriamento Remoto - SBSR**, Curitiba, PR, Brasil, p. 3538-3544, 2011.

Köppen, W.; Geiger R. Handbuch der Klimatologie. **Berlin: Gebrüder Bornträger**, 1936.

HEINO, J. A comparative analysis reveals weak relationships between ecological factors and beta diversity of stream insect metacommunities at two spatial levels. **Ecology and evolution**, v. 5, n. 6, p. 1235-1248, 2015.

IBGE. **Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística**. Disponível em: <http://cod.ibge.gov.br/232BX>. Acesso em: 24 de nov. 2014.

JOSEFSON, A. B.; GÖKE, C. Disentangling the effects of dispersal and salinity on beta diversity in estuarine benthic invertebrate assemblages. **Journal of Biogeography**, v. 40, n. 5, p. 1000-1009, 2013.

LEGENDRE, P.; BORCARD, D.; PERES-NETO, P. R. Analyzing beta diversity: partitioning the spatial variation of community composition data. **Ecological Monographs**, v. 75, n. 4, p. 435-450, 2005.

LORENZEN, C. J. Determination of chlorophyll and phaeophytin: spectrophotometric equations. **Limnol. Oceanogr**, v. 12, p. 343-346, 1967.

MARIANO, D. L. S.; BARROS, F. Intertidal benthic macrofaunal assemblages: changes in structure along entire tropical estuarine salinity gradients. **Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom**, v. 95, n.1, p. 5-15, 2015.

MANNINO, A.; MONTAGNA, P. A. Small-scale spatial variation of macrobenthic community structure. **Estuaries**, v. 20, n.1, p. 159-173, 1997.

MARCELINO, R. L. et al. Uma abordagem sócio-econômica e sócio-ambiental dos pescadores artesanais e outros usuários ribeirinhos do Estuário do Rio Paraíba do Norte, estado da Paraíba. **Tropical Oceanography**, v. 33, p. 183-197, 2005.

MIKKELSEN, P. M.; BIELER, R. **Seashells of southern Florida: living marine mollusks of the Florida Keys and adjacent regions, Bivalves**. Princeton (Princeton): University Press, 2008.

MUGNAI, R.; NESSIMIAN, J. L.; BAPTISTA, D. F. **Manual de identificação de macroinvertebrados aquáticos do Estado do Rio de Janeiro: para atividades técnicas, de ensino e treinamento em programas de avaliação da qualidade ecológica dos ecossistemas lóticos**. Technical Books Editora, 2010.

MOLOZZI, J. et al. Maximum ecological potential of tropical reservoirs and benthic invertebrate communities. **Environmental monitoring and assessment**, v. 185, n. 8, p. 6591-6606, 2013.

OBERDORFF, T.; HUGUENY, B.; VIGNERON, T. Is assemblage variability related to environmental variability? An answer for riverine fish. **Oikos**, v. 93, n. 3, p. 419-428, 2001.

OKSANEN, J..L. **Vegan: Community Ecology Package**. (R package version 1.17-0. <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>), 2012.

POLLACK, J. B.; PALMER, T. A.; MONTAGNA, P. A. Long-term trends in the response of benthic macrofauna to climate variability in the Lavaca-Colorado Estuary, Texas. **Marine Ecology Progress Series**, v. 436, p. 67-80, 2011.

PILLAY, D.; PERISSINOTTO, R. The benthic macrofauna of the St. Lucia Estuary during the 2005 drought year. **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, v. 77, n. 1, p. 35-46, 2008.

RAHEL, F. J. The hierarchical nature of community persistence: a problem of scale. **Am. Nat.**, v. 136, p. 328-44, 1990.

REMANE, A. Die Brackwasserfauna. **Zoologischer Anzeiger (Supplement)**, v. 7, p. 34-74, 1934.

R CORE TEAM. **R: A language and environment for statistical computing**. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>, 2015.

RIOS, E. C. **Seashells of Brazil. In Seashells of Brazil**. Museu Oceanográfico da Fundação Universidade do Rio Grande, 1985.

SCHNECK, F. et al. Environmental variability drives phytoplankton assemblage persistence in a subtropical reservoir. **Austral Ecology**, v. 36, n. 7, p. 839-848, 2011.

SCARSBROOK, M. R. Persistence and stability of lotic invertebrate communities in New Zealand. **Freshwater Biology**, v. 47, n. 3, p. 417-431, 2002.

TUNNELL JR, J.W. et al. **Encyclopedia of Texas Seashells: Identification, Ecology, Distribution, and History**. Texas: A&M University Press, 2010.

TRIVINHO-STRIXINO, S. **Larvas de Chironomidae: Guia de identificação**. São Carlos: gráfica UFScar, 2011.

TOWNSEND, C. R.; HILDREW, A. G.; SCHOFIELD K. Persistence of stream invertebrate communities in relation to environmental variability. **Journal of Animal Ecology**, v. 56, p. 597-613, 1987.

TESKE, P. R.; WOOLDRIDGE, T. A comparison of the macrobenthic faunas of permanently open and temporarily open/closed South African estuaries. **Hydrobiologia**, v. 464, n. 1-3, p. 227-243, 2001.

CAPÍTULO II

RESUMO

Turnover (i.e substituição de espécies) e aninhamento (i.e a formação de subconjuntos de espécies a partir de locais mais diversos biologicamente) são os dois principais mecanismos explicativos da diversidade beta de comunidades biológicas. A compreensão de qual é o mecanismo dominante resulta em diferentes implicações para a conservação da biodiversidade. As estratégias de conservação devem priorizar áreas com maior diversidade de espécies, no caso do mecanismo principal ser o aninhamento, ou vários locais devem ser alvo de conservação, se o mecanismo for o *turnover*. Assim, neste estudo pretendemos (i) avaliar a partição aditiva das comunidades de macroinvertebrados bentônicos em estuários tropicais, (ii) avaliar se a diversidade beta das comunidades bentônicas é estruturada por *turnover* ou aninhamento e (iii) avaliar se esses padrões de estruturação são os mesmos, independente da sazonalidade. Testamos as seguintes hipóteses (i) a maior dissimilaridade na composição das comunidades ocorrerá entre as zonas do gradiente estuarino de estuários tropicais, (ii) a diversidade beta das comunidades será gerada por *turnover* no estuário com menor grau de impacto antrópico e por aninhamento no estuário com maior grau de influências antrópica, e (iii) que esses mecanismos estruturadores da comunidade são independentes da sazonalidade. Realizamos o estudo em dois estuários tropicais que divergem em termos de uso e ocupação do solo da bacia de drenagem. As coletas de macroinvertebrados bentônicos subtidais foram realizadas no período de seca e chuva, ao longo do gradiente estuarino de cada estuário, respeitando uma amostragem hierárquica. Foi utilizado o método de partição aditiva da diversidade para determinar a escala hierárquica com maior dissimilaridade na composição das comunidades. A diversidade beta geral foi mensurada através do índice de dissimilaridade de Sorensen e particionado nos componentes *turnover* e aninhamento. Em ambas os períodos amostrados, a maior dissimilaridade na composição das comunidades ocorreu entre as zonas do gradiente estuarino (seca=58,6%; chuva=46,3%). A distância geográfica foi relacionada positivamente com a distância biológica em ambos os estuários e períodos de amostragem. No estuário com menor grau de influencia antrópica, independente do período de amostragem, a diversidade da comunidade de macroinvertebrados bentônicos foi gerada por *turnover*. No estuário mais impactado, a diversidade beta no período de seca, foi estruturada por *turnover* e no período de chuva, pela combinação dos dois mecanismos. Concluímos que o principal mecanismo responsável pela diversidade beta das comunidades de macroinvertebrados bentônicos de estuários tropicais é o *turnover* (i.e. a substituição de espécies).

Palavras-chave: Macrofauna bentônica. Substituição de espécies. Subconjunto de espécies.

9 INTRODUÇÃO

Compreender a composição e distribuição das comunidades biológicas em nível de paisagem ou região, frente às condições do ambiente é um dos principais desafios enfrentados pela ecologia (HEINO et al., 2015). O particionamento da diversidade permite compreender os mecanismos que atuam na estruturação das comunidades ao longo de gradientes ambientais e em escalas espaciais (HEPP; MELO, 2013). A compreensão de qual é o mecanismo dominante resulta em diferentes implicações para a proteção da biodiversidade, sendo distintas as estratégias de conservação a priorizar de acordo com o mecanismo identificado.

A diversidade total de espécies em uma determinada região (gama, γ) é composta pelos componentes alfa (α) e beta (β) (WHITTAKER, 1960). Estes componentes podem variar ao longo de um gradiente espacial, temporal ou ambiental (ANDERSON et al., 2011; WHITTAKER, 1972). A diversidade α , corresponde à diversidade local e pode ser estimada pela riqueza de espécies ou por índices de diversidade (CRIST et al., 2003). Por outro lado, a diversidade β é uma medida essencialmente de dissimilaridade (ou seja, variabilidade) da composição das comunidades entre áreas (HEINO; PECKARSKY, 2014). A comunidade científica tem dado enfoque à diversidade β a partir do particionamento aditivo de seus componentes, acoplado a estudos hierarquicamente organizados, na tentativa de explorar os fatores que geram variação na composição das comunidades entre áreas e atuam na formação e evolução das comunidades biológicas (LANDE, 1996; VELLEND, 2010). Os principais fatores que geram variação na composição (dissimilaridade) das comunidades bentônicas entre áreas são (i) fatores baseados em nichos (e.g. adaptação das espécies a diferentes habitats) ou fatores ambientais (e.g. salinidade) e (ii) os fatores relacionados com a distância geográfica (e.g. dispersão de propágulos) (JOSEFSON; GOKE, 2013). A importância relativa dos mecanismos que causam dissimilaridade na composição de espécies entre localidades varia de acordo com a escala espacial e com as alterações temporais (HEINO; MELO; BINI, 2015; WIENS, 2002).

Fatores limnológicos em escala local (e, g. oxigênio dissolvido e salinidade), podem originar variações na composição das comunidades pelo processo de seleção de espécies (COTTENIE, 2005). As condições ambientais podem atuar como "filtros" que selecionam atributos funcionais intrínsecos das espécies, definindo quem é capaz de persistir como membro de uma comunidade e se reproduzir em um habitat, e deste modo, as espécies que possuem características fenotípicas adequadas as condições do ambiente passam pelos filtros (LAMOUROUX et al., 2004; POFF, 1997). O processo de "filtragem" atua sobre atributos

biológicos das espécies, assim, habitats com características semelhantes devem ter um “*pool*” de espécies com características funcionais e morfológicas semelhantes, que são selecionadas de acordo com variabilidade espacial e temporal frente às condições ambientais (HEINO, 2007).

Em escala regional, como paisagem ou ecorregião, a distância geográfica favorece o aparecimento de barreiras que atuam na limitação da dispersão das espécies (HEINO; PECKARSKY, 2014; HEINO et al., 2015). Quando a dispersão é reduzida, os organismos têm sua dinâmica limitada, e a comunidade apresenta uma estrutura espacial distribuída ao longo de um gradiente (LEIBOLD et al., 2004; MEUTTER; MEESTER; STOKS, 2007). Desta forma, a composição e estrutura das comunidades em escala regional pode ser um resultado de filtros ambientais que atuam em varias escalas e pode ser regulada pela capacidade de dispersão das espécies (BOYERO; BAILEY, 2001; JOSEFSON; HANSEN, 2004; MEUTTER, 2007). A dispersão passiva de invertebrados bentônicos em sistemas marinhos e estuarinos é um processo fundamental, que pode ser influenciado pelo movimento das águas provocado pela descarga de água da drenagem continental e pela variação das marés (HARRISON et al., 1992). Em condições ambientais favoráveis, a dispersão promove a manutenção na distribuição das espécies entre áreas através dos processos de migração e emigração (COTTENIE, 2005).

A diversidade beta pode ser dissociada nos mecanismos *turnover* ou aninhamento (BASELGA, 2007; BASELGA, 2010; HARRISON; ROSS; LAWTON, 1992), e estes componentes são regulados de acordo com as condições limnológicas dos sistemas que moldam a distribuição de espécies. O *turnover* corresponde a substituição direcional de espécies por outras, podendo haver um acréscimo ou decréscimo de espécies ao longo de um gradiente espacial, temporal ou ambiental (BASELGA, 2010). O aninhamento está relacionado com a formação de subconjuntos de espécies com menor diversidade a partir de locais mais diversos biologicamente (BASELGA, 2010). Ambos os componentes são antitéticos e há um equilíbrio entre a substituição e o aninhamento de espécies em diferentes tipos e intensidades de impacto ambiental (BARROS et al., 2014; GUTIERREZ-CÁNOVAS, 2013).

As comunidades de macroinvertebrados bentônicos estuarinas, estão adaptadas aos habitats e nichos ecológicos disponíveis e variam em consequência da dinâmica desses ecossistemas em termos de sua estrutura e funcionamento (ATTRIL, 2002; BLANCHET et al., 2014; REMANE, 1934; SOUZA et al., 2008). A dinâmica dos estuários proporciona o estabelecimento de um gradiente ambiental, como composição do sedimento, quantidade de

matéria orgânica e salinidade (ALVES et al., 2013; BLANCHET et al., 2014; PUENTE et al., 2008; ZONTA et al., 2007). Assim, se as espécies se especializam e se adaptam às condições locais do gradiente estuarino e exibem um elevado grau de especificidade ao longo do sistema, a distribuição da comunidade ocorre por *turnover* (BARROS et al., 2014; GUTIERREZ-CÁNOVAS et al., 2013). Em contrapartida, em estuários onde determinados locais possuem menor diversidade de espécies que são generalistas e tolerantes a distúrbios ambientais, é possível que estes indivíduos estejam presentes ao longo de todo o gradiente estuarino (inclusive em áreas com maior diversidade de espécies) resultando em aninhados subconjuntos de espécies de locais mais ricos (BARROS et al., 2014).

A diferença na composição das comunidades é resultado da atuação de diferentes mecanismos (*turnover* ou aninhamento) que geralmente é considerado somente como diversidade beta (BASELGA, 2010). Quando os componentes da diversidade beta são dissociados, eles resultam em diferentes implicações para a conservação da biodiversidade (ZONTA et al., 2007). Em casos onde a diversidade beta é regulada por aninhamento, planejamentos de estratégias de conservação devem priorizar áreas com maior diversidade de espécies, ou seja, o subconjunto de espécies com maior diversidade, em contrapartida, em casos onde as comunidades se estruturam por *turnover*, vários locais devem ser alvos de conservação, devido a especificidade de taxa a determinadas áreas do sistema (WRIGHT; REEVES, 1992; SI; BASELGA; DING, 2015).

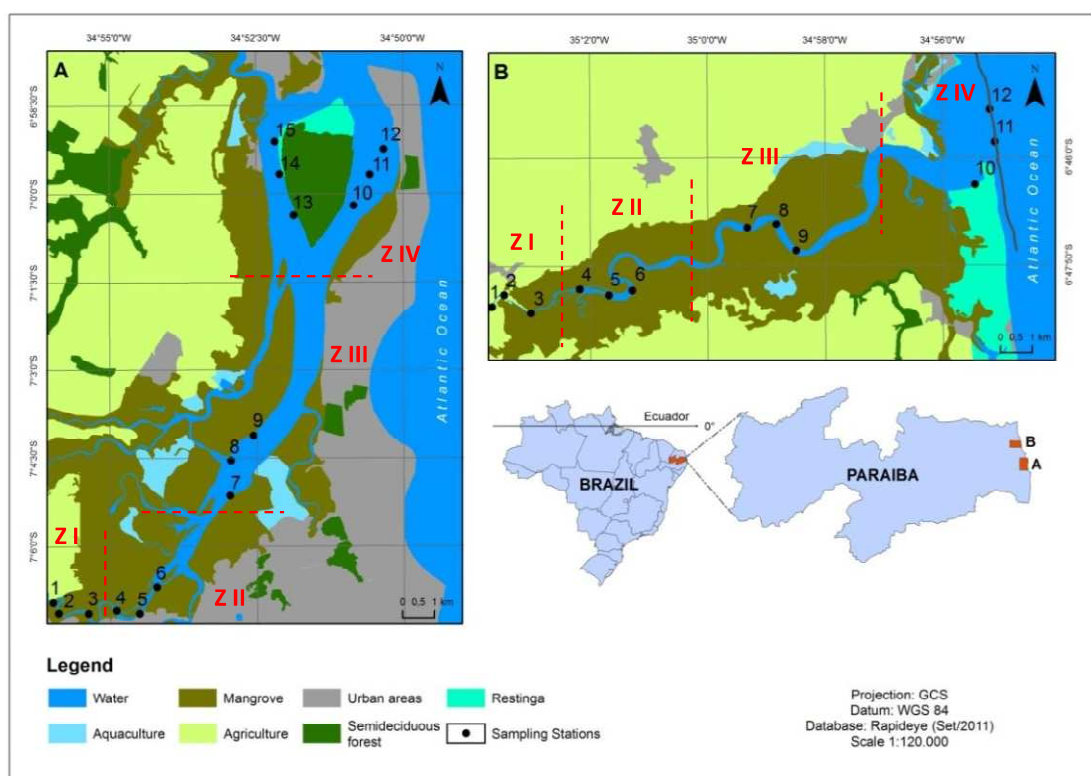
Neste estudo, pretendemos (i) avaliar a partição aditiva da comunidade de macroinvertebrados bentônicos em estuários tropicais, (ii) avaliar se a diversidade beta das comunidades bentônicas é estruturada por *turnover* ou aninhamento e (iii) avaliar se esses padrões de estruturação são os mesmos, independente da sazonalidade. Testamos as hipóteses que (i) a maior dissimilaridade na composição das comunidades ocorrerá entre as zonas dos estuários, visto que o gradiente estuarino atua como um filtro seletivo para as comunidades, (ii) a diversidade beta das comunidades de macroinvertebrados bentônicos será gerada por *turnover* no estuário com menor grau de impacto antrópico devido à especificidade das espécies ao gradiente estuarino e por aninhamento no estuário com maior grau de influência antrópica, devido a formação de subconjuntos de espécies generalistas e (iii) que esses padrões serão os mesmos independente do período sazonal, pois os mecanismos *turnover* e aninhamento estão principalmente relacionados com a intensidade de influencia antrópica nos estuários.

10 METODOLOGIA

10.1 ÁREA DE ESTUDO

Para testarmos as hipóteses, selecionamos dois estuários - o Paraíba do Norte (6°54'14" e 7°07'36"S; 34°58'16" e 34°49'31"O) e o Mamanguape (6°43'02" e 6°51'54"S; 35°67'46" e 34°54'04"O), localizados na região de clima tropical do Brasil (Figura 1). O clima da região é do tipo As' de Köppen, quente e úmido (KÖPPEN, GEIGER, 1936), com temperaturas do ar variando entre 25 e 30 °C. O período de chuva ocorre entre os meses de fevereiro e julho e período de estiagem entre os meses de outubro e dezembro (AESAs, 2014). Os meses de janeiro, agosto e setembro correspondem ao período de transição entre o período de chuva e seca. Os estuários diferem principalmente pelo uso do solo e populações do entorno (Figura 1).

FIGURA 1 - LOCALIZAÇÃO GEOGRÁFICA DOS ESTUÁRIOS DO PARAÍBA DO NORTE (A) E MAMANGUAPE (B), PARAÍBA, BRASIL E ZONAS AMOSTRADAS, DEFINIDAS DE MONTANTE PARA JUSANTE COMO: I, II, III E IV.



Autoria do mapa: Dr. Saulo Vital

O estuário Paraíba do Norte (Figura 1A) possui uma extensão de 22 km (GUEDES; AMARO; VITAL, 2011) e é altamente influenciado pela água do mar, devido a baixa vazão

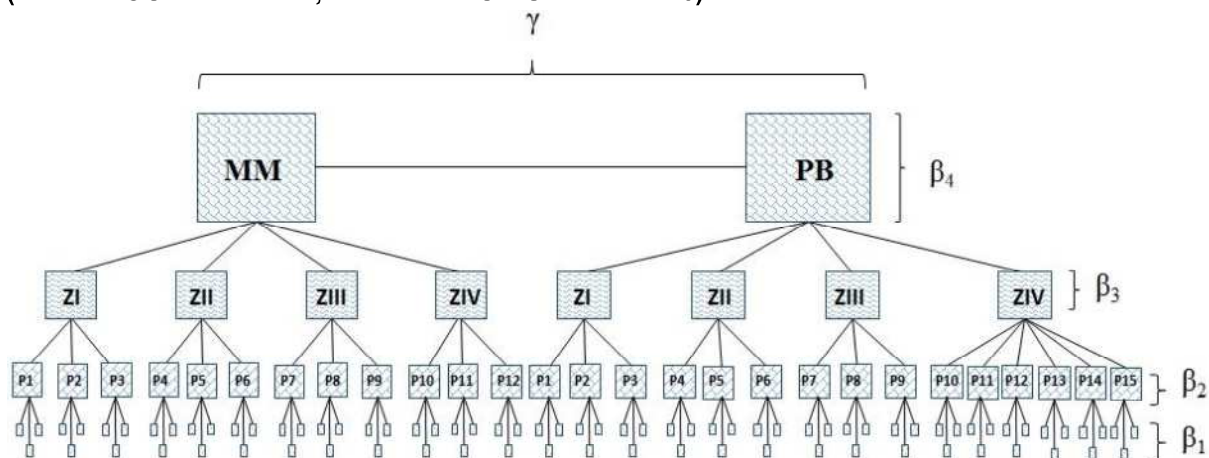
dos seus rios (perenes) no período de estiagem. Este estuário é margeado por aglomerados urbanos, totalizando uma população de cerca de 1.000.000 habitantes (IBGE, 2014). Desta forma, recebe influencia direta das atividades urbanas, como por exemplo o despejo de resíduos domésticos (MARCELINO et al., 2005). O estuário do Mamanguape (Figura 1B) está localizado no interior da Área de Proteção Ambiental (APA) da Barra de Mamanguape, que foi criada em 1993 com o intuito de proteger o mosaico de habitats existente em seu interior (Mata Atlântica, manguezais, recifes costeiros, mata de restinga, dunas e falésias) e garantir o local de alimentação e reprodução do peixe-boi marinho (*Trichechus manatus* Linnaeus, 1758). Apesar disto, ainda há extensos cultivos de cana-de-açúcar no entorno do estuário do Mamanguape, e até 2012, o estuário também recebia efluentes de um empreendimento de carcinicultura, localizado próximo ao Rio Gamboa. O manguezal do entorno deste estuário ainda é preservado, apesar das influências antrópicas exercidas no entorno do estuário, como o desmatamento, efluentes do cultivo de cana-de-açúcar e pesca artesanal (ALVES; NISHIDA, 2003). As cidades próximas ao estuário totalizam uma população com cerca de 66.000 habitantes.

10.2 DELINEAMENTO AMOSTRAL

Previamente, para definir e caracterizar os habitats subtidais dos estuários Paraíba do Norte e Mamanguape, foi realizada uma coleta piloto em agosto 2013, onde foram definidas quatro zonas subtidais, de montante para jusante dos estuários baseado nos valores de salinidade, granulometria e profundidade (zona I, zona II, zona III e zona IV) (Figura 1). Em cada zona, foram estabelecidos três pontos de amostragem e em cada ponto foram realizadas três unidades amostrais (Mamanguape: Pontos 1 - 3 – zona I, Pontos 4 - 6 – zona II, Pontos 7 - 9 – zona III e Pontos 10 - 12 – zona IV; Paraíba: Pontos 1 - 3 – zona I, Pontos 4 - 6 – zona II, Pontos 7 - 9 – zona III e Pontos 10 - 15 – zona IV). Os pontos de cada zona apresentavam composição granulométrica, salinidade e profundidade semelhantes.

O estudo foi delineado hierarquicamente, de forma que a diversidade alfa (α) corresponde à diversidade dentro das unidades amostrais, seguido pelos níveis que correspondem a variação da diversidade entre as unidades amostrais (β_1), a variação da diversidade entre os pontos de amostragem (β_2), variação da diversidade entre as zonas (β_3) e a variação da diversidade entre os estuários (β_4) (Figura 2).

FIGURA 2 - DESENHO HIERÁRQUICO UTILIZADO NAS COLETAS DE MACROINVERTEBRADOS NOS ESTUÁRIOS MAMANGUAPE (MM) E PARAÍBA DO NORTE (PB) E SUAS RESPECTIVAS ZONAS (ZI, ZII, ZIII, ZIV) E PONTOS DE AMOSTRAGEM (MAMANGUAPE: P1-P12; PARAÍBA DO NORTE: P1-P15).



Fonte: Medeiros et al. (2016).

10.3 COLETA DE MACROINVERTEBRADOS BENTÔNICOS

As coletas das comunidades de macroinvertebrados bentônicos subtidais foram realizadas em Novembro de 2013, período de seca, e em Julho de 2014, período de chuva na região. Os macroinvertebrados bentônicos foram amostrados com uma draga tipo van Veen ($0,1 \text{ m}^2$). Posteriormente o sedimento coletado foi fixado *in situ* com formol a 4% tamponado. Em laboratório, as amostras foram lavadas em peneiras de abertura de malha 0,5 mm. Para este estudo, selecionamos apenas os grupos Polychaeta, Mollusca e Diptera que foram identificados até nível taxonômico de gênero ou espécie com o auxílio de chaves taxonômicas especializadas para os Polychaeta (AMARAL; NONATO, 1996; AMARAL; MORGADO; SALVADOR, 1998), Mollusca (MIKKELSEN; BIELER, 2008; RIOS, 1985; TUNNELL, 2010) e Diptera (TRIVINHO-STRIXINO, 2011).

10.4 ANÁLISE DOS DADOS

Para avaliar as diferenças na composição das comunidades de macroinvertebrados bentônicos entre os períodos sazonais, estuários e zonas foi utilizada uma análise de variância multivariada permutacional (PerMANOVA, com 9999 permutações; $\alpha \leq 0,05$). O design considerou três fatores: “sazonalidade” (dois níveis: seca e chuva), “estuários” (dois níveis: Paraíba do Norte e Mamanguape) e “zona” (quatro níveis: zona I, zona II, zona III e zona IV).

Os dados foram transformados em $\log(x+1)$ e utilizado Bray-Curtis como medida de similaridade.

Para avaliar as diferenças na riqueza taxonômica entre os três fatores, “sazonalidade” (dois níveis: seca e chuva), “estuários” (dois níveis: Paraíba do Norte e Mamanguape) e “zona” (quatro níveis: zona I, zona II, zona III e zona IV), foi utilizada uma análise de variância (Three way ANOVA; $\alpha \leq 0,05$).

Para avaliar a partição aditiva da diversidade, foi considerado o esquema hierárquico realizado no estudo (Figura 2). A variabilidade de cada nível hierárquico foi quantificada pela abordagem de partição aditiva, que consiste na comparação da variabilidade gerada entre os níveis hierárquicos, gerando valores diretos de porcentagem de variabilidade (CRIST et al., 2003). Para a análise foi utilizado um modelo nulo do tipo *individual-based* para determinar se os componentes da diversidade observada diferem da diversidade esperada ao acaso, se os indivíduos fossem distribuídos aleatoriamente entre as escalas espaciais (CRIST et al., 2003). A significância de cada nível hierárquico é obtida pela diferença dos valores esperados com os obtidos em 9999 randomizações (CRIST et al., 2003). Proporções elevadas ($\text{Prop}_{\text{exp}>\text{obs}} > 0,975$) indicam que os valores observados são mais baixos do que aqueles esperados ao acaso. Por outro lado, a baixa proporção ($\text{Prop}_{\text{exp}>\text{obs}} < 0,025$) indica que os valores observados são mais elevados do que os esperados. A diversidade regional (γ) foi obtida pela soma dos componentes α e β indicados anteriormente ($\gamma = \alpha + \beta_1 + \beta_2 + \beta_3 + \beta_4$).

Para avaliar o efeito do gradiente estuarino, consideramos a distância geográfica (de montante para jusante), sobre a dissimilaridade das comunidades de macroinvertebrados bentônicos entre os períodos sazonais. Para isso utilizamos uma análise de regressão linear entre matrizes de distância geográfica (coordenadas geográficas; distância euclidiana) e distância biológica (composição das comunidades; Bray-Curtis).

Os padrões espaciais de beta diversidade foram mensurados medindo a dissimilaridade entre múltiplos sites, selecionados aleatoriamente a partir de uma matriz de presença e ausência (R CORE TEAM, 2015). Foi mensurada a diversidade beta geral dos estuários no período de seca e de chuva, através do índice de dissimilaridade de Sorensen (β_{sor}), por sua vez particionado nos componentes *turnover* (β_{sim}) e aninhamento (β_{nes}). Deste modo conseguimos avaliar se a dissimilaridade na composição das comunidades biológicas ocorreu pela substituição de algumas espécies por outras (β_{sim}), ou pela formação de subconjuntos aninhados de espécies com a biota mais diversa (β_{nes}) (BASELGA, 2010).

Todas as análises foram realizadas no programa estatístico R (R CORE TEAM, 2015), utilizando funções do pacote “vegan” (OKSANEM et al., 2012) e “betapart” (BASELGA;

ORME, 2012), exceto a partição aditiva, que foi realizada com o software Partition 3.0 (VEECH; CRIST, 2009).

11 RESULTADOS

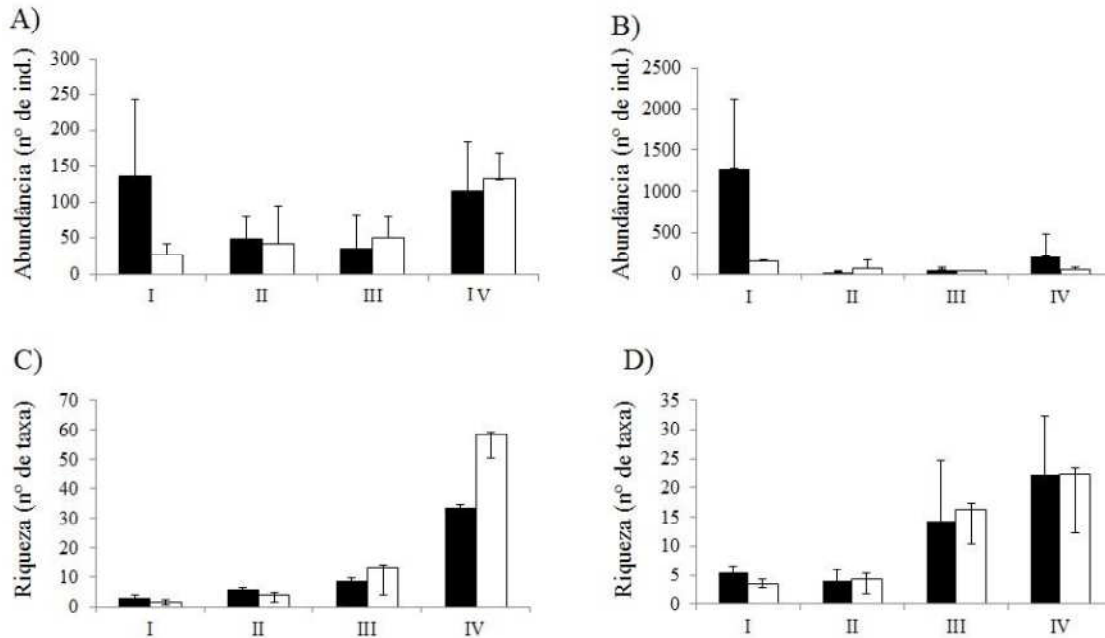
11.1 ABUNDÂNCIA, RIQUEZA E COMPOSIÇÃO DAS COMUNIDADES

As comunidades de macroinvertebrados bentônicos dos estuários Paraíba do Norte e Mamanguape foi representada por 24.438 indivíduos distribuídos em 130 táxons de Polychaeta, Mollusca e Diptera. Foi registrada a ocorrência de 17.407 indivíduos no período da seca e 7.031 indivíduos no período de chuva nos dois estuários. A composição da comunidade foi diferente entre os períodos de seca e chuva para os dois estuários (PerMANOVA: $F_{1,46}=3,23$; $P=0,001$). Para ambos os períodos amostrados, a comunidade foi representada com maiores proporções por *Polypedilum* (Chironomidae; seca = 62,08%; chuva = 41,19%), *Laeonereis* (Polychaeta; seca = 24,96%; chuva = 13,77%) e *Anomalocardia brasiliiana* (Mollusca; seca = 1,29%; chuva = 4,03%).

A composição das comunidades dos macroinvertebrados bentônicos foi similar entre os estuários no período de seca (PerMANOVA: $F_{1,22}=1,45$; $P=0,14$) e de chuva (PerMANOVA: $F_{1,22}=1,70$; $P=0,09$). No entanto, foi diferente significativamente entre as zonas do gradiente de salinidade do estuário Paraíba do Norte (seca: PerMANOVA: $F_{3,8}=3,92$; $P=0,001$; Chuva: PerMANOVA: $F_{3,8}=4,05$; $P=0,001$) e Mamanguape (seca: PerMANOVA: $F_{3,8}=4,73$; $P=0,001$; Chuva: PerMANOVA: $F_{3,8}=5,21$; $P=0,001$) em ambos os períodos amostrados (Figuras 3A e 3B).

A riqueza de taxa dos macroinvertebrados bentônicos nas zonas do estuário Paraíba do Norte (Figura 3C) foi mais representativa no período de chuva em todas as zonas (I:2; II:15; III:28; IV:80), quando relacionado ao período de seca (I:6; II:13; III:20; IV:52), exceto na zona I. O mesmo ocorreu no estuário Mamanguape (Figura 3D), que também apresentou maior riqueza de taxa no período de chuva (I:4; II:10; III:35; IV:45), quando comparado ao período da seca (I:10; II:6; III:32; IV:40).

FIGURA 3 - ABUNDÂNCIA MÉDIAS (\pm DESVIO PADRÃO) (A; B) E RIQUEZA DE TAXA (C; D) DA COMUNIDADE DE MACROINVERTEBRADOS BENTÔNICOS DAS ZONAS I, II, III E IV DO ESTUÁRIO PARAÍBA DO NORTE (A; C) E MAMANGUAPE (B; D). AS BARRAS PRETAS REPRESENTAM O PERÍODO SECA, E AS BARRAS BRANCAS O PERÍODO DE CHUVA DOS ESTUÁRIOS.



Fonte: Medeiros et al. (2016).

A riqueza taxonômica das comunidades bentônicas não foi diferente entre os períodos sazonais (ANOVA: $F_{1,32}=0,024$; $P=0,87$), e entre os estuários (ANOVA: $F_{2,32}=0,058$; $P=0,94$). No entanto, diferenças significativas foram observadas entre as zonas do gradiente de salinidade dos estuários (ANOVA: $F_{3,32}=45,524$; $P=0$) (Figuras 3C e 3D).

11. 2 PARTIÇÃO DA DIVERSIDADE E EFEITO DO ESPAÇO

A maior dissimilaridade na diversidade dos macroinvertebrados bentônicos ocorreu entre as zonas dos estuários em ambos os períodos (β_3 , seca = 58,6%; chuva = 46,3%) e entre os estuários (β_4 , seca = 17,1%; chuva = 27,5%). As escalas β_3 e β_4 apresentaram valores médios de riqueza observados maiores do que os valores esperados ao acaso ($\text{Prop}_{\text{exp}>\text{obs}} < 0,001$), para ambos os períodos amostrados (Tabela 1). Por outro lado, a riqueza observada nos níveis hierárquicos mais baixos (unidades amostrais, escala α ; entre as unidades amostrais, escala β_1 ; entre os pontos, escala β_2) foram menores que o esperado ao acaso ($\text{Prop}_{\text{exp}>\text{obs}} > 0,999$). Suas proporções de variação foram, respectivamente, 8,4%, 6,4% e 9,5% da diversidade total no período da seca e 11,5%, 5,9% e 8,7% para o período da chuva. A diversidade γ foi mais representativa no período de chuva (Tabela 1).

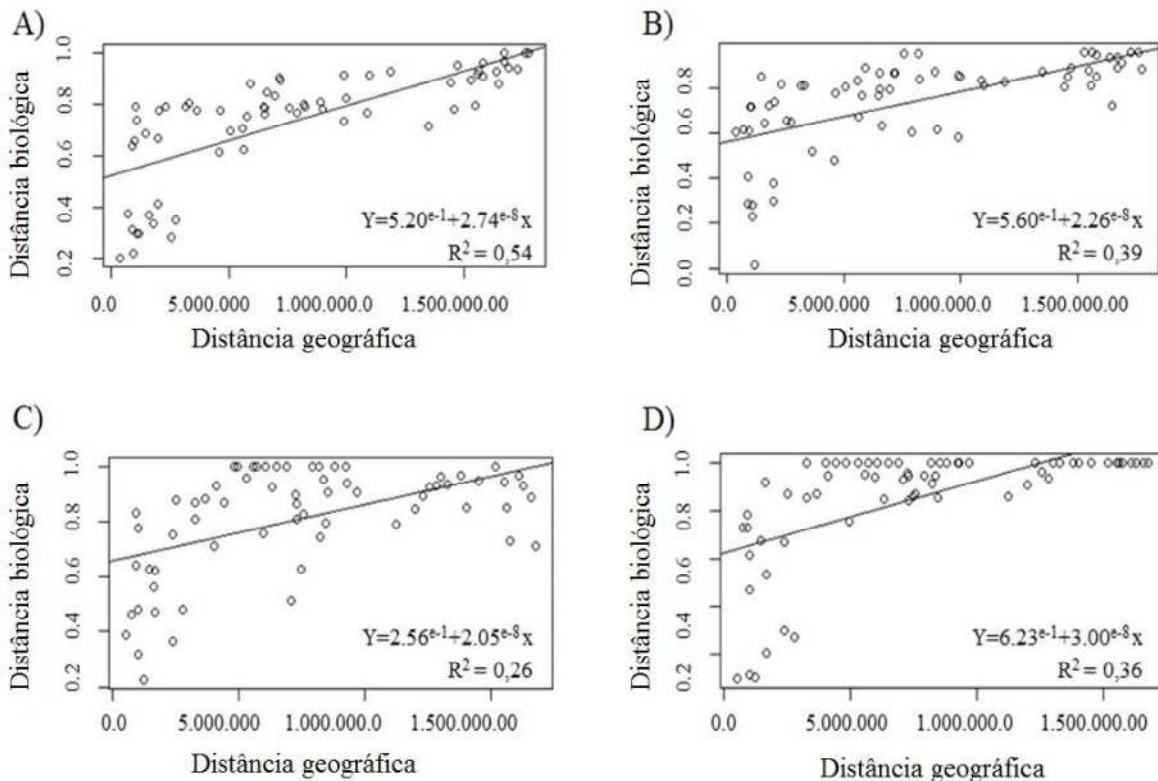
TABELA 1 - VALORES OBSERVADOS E ESPERADOS, GERADOS A PARTIR DO PARTICIONAMENTO ADITIVO NO PERÍODO DE SECA E CHUVA NOS ESTUÁRIOS DO PARAÍBA DO NORTE E MAMANGUAPE, BRASIL.

Escala	Seca			Chuva		
	Obs	Esp	Prop _{exp>obs}	Obs	Esp	Prop _{exp>obs}
Diversidade das réplicas (α)	5,51	37,37	>0,999	11,87	31,09	>0,999
Diversidade entre as réplicas (β_1)	4,18	9,94	>0,999	6,18	18,63	>0,999
Diversidade entre os pontos (β_2)	6,28	8,43	>0,999	9,09	18,80	>0,999
Diversidade entre as zonas (β_3)	38,70	6,73	<0,001	48,22	23,32	<0,001
Diversidade entre os estuários (β_4)	11,33	3,53	<0,001	28,64	12,16	<0,001
Diversidade Total (γ)	65			104		

Fonte: Medeiros et al. (2016).

A distância geográfica mostrou um efeito positivo sobre a distância biológica em ambos os estuários e períodos de seca (Mamanguape: $F_{1,64}=23,9$; $p < 0,001$; Paraíba: $F_{1,64}=76,6$; $p < 0,001$) e de chuva (Mamanguape: $F_{1,64}=37,8$; $p < 0,001$; Paraíba: $F_{1,64}=44,3$; $p < 0,001$) (Figura 4).

FIGURA 4 - REGRESSÃO LINEAR MOSTRANDO A RELAÇÃO DA DISTÂNCIA GEOGRÁFICA SOBRE A DISTÂNCIA BIOLÓGICA DA COMUNIDADE DE MACROINVERTEBRADOS BENTÔNICOS PARA O ESTUÁRIO DO PARAÍBA DO NORTE NO PERÍODO DE SECA (A) E CHUVA (B) E ESTUÁRIO DO MAMANGUAPE, PERÍODOS DE SECA (C) E CHUVA (D).



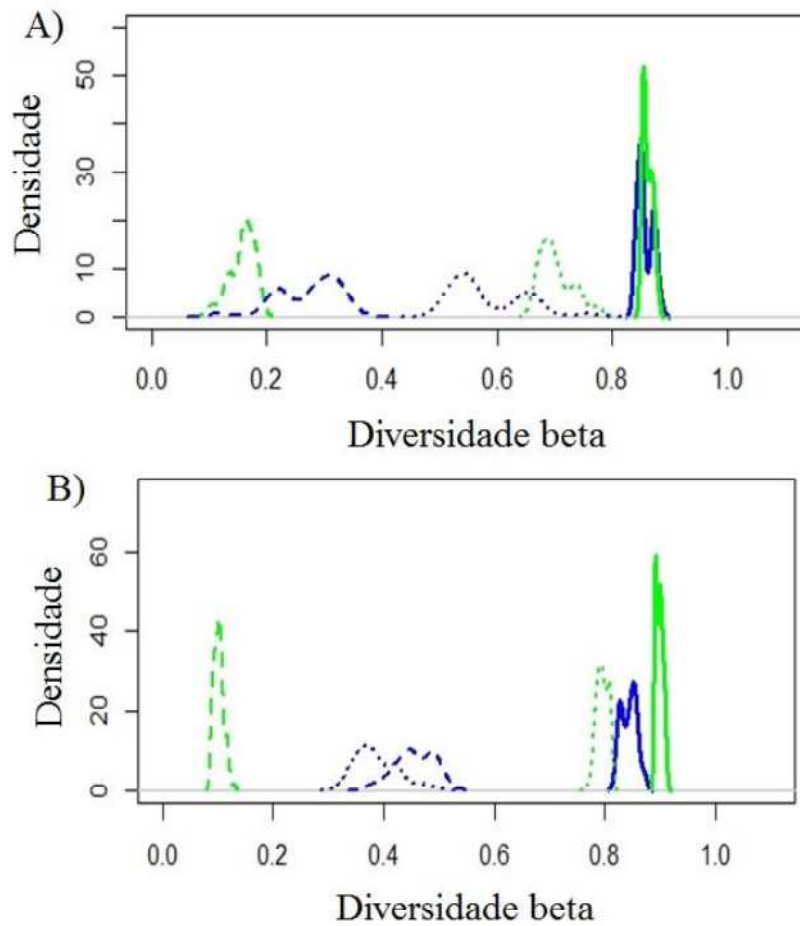
Fonte: Medeiros et al. (2016).

11. 3 *TURNOVER* E ANINHAMENTO DAS COMUNIDADES DE MACROINVERTEBRADOS BENTÔNICOS

No período de seca, os estuários Paraíba do Norte e Mamanguape apresentaram semelhante diversidade beta geral (Figura 5A). Em adição, no período de seca, esta variabilidade na composição das comunidades foi gerada por *turnover* em ambos os estuários (Figura 5A).

No período chuva, a diversidade beta geral foi mais representativa no estuário Mamanguape, principalmente impulsionada por *turnover* (Figura 5B). Porém, no estuário Paraíba do Norte os componentes *turnover* e aninhamento contribuíram de forma semelhante para a diversidade beta geral (Figura 5B).

FIGURA 5 - PARTICIONAMENTO DA DIVERSIDADE BETA NOS COMPONENTE *TURNOVER* E ANINHAMENTO NO PERÍODO DE SECA (A) E CHUVA (B). A COR AZUL REPRESENTA O ESTUÁRIO PARAÍBA DO NORTE E A COR VERDE O ESTUÁRIO MAMANGUAPE. AS LINHAS CONTINUAS REPRESENTAM A DIVERSIDADE BETA GERAL, AS LINHAS TRACEJADAS REPRESENTAM O ANINHAMENTO DE ESPÉCIES E AS LINHAS PONTILHADAS REPRESENTAM O *TURNOVER*.



Fonte: Medeiros et al. (2016).

12 DISCUSSÃO

O gradiente estuarino exerceu maior influência na dissimilaridade das comunidades de macroinvertebrados bentônicos (escala β_3), com maiores proporções de variabilidade nos níveis hierárquicos mais elevados (escalas β_3 ; β_4) para ambos os períodos sazonais, corroborando com nossa primeira hipótese. No entanto, nossa segunda e terceira hipóteses foram parcialmente confirmadas, visto que as comunidades foram principalmente substituídas (*turnover*) no estuário com menor grau de influências antrópicas, em ambos os períodos amostrados, conforme esperávamos, embora no estuário com maior grau de influências antrópicas (estuário Paraíba do Norte) as comunidades de macroinvertebrados bentônicos também foram estruturadas por *turnover* no período de seca, e de forma semelhante pelos mecanismos *turnover* e aninhamento no período de chuva.

O gradiente estuarino atuou como um "filtro ambiental" sobre a distribuição das comunidades com cada zona sustentando apenas espécies com traços funcionais ou fenótipos adequados para se estabelecer e persistir (COSTA et al., 2015; KRAFT, 2015). Deste modo a seleção dos organismos entre as zonas dos estuários pode ser explicada pela capacidade de regulação das concentrações internas de íons nos organismos. Ao se dispersar para outros níveis de salinidade, a regulação nas concentrações de íons pode se tornar exaustivo em termos de gasto energético e o indivíduo pode morrer por falta de adaptações morfológicas e anatômicas ou reduzir suas taxas de reprodução e desenvolvimento (CARTIER, 2011). Resultados semelhantes foram observados ao longo do gradiente de salinidade no Mar Báltico por Bleich et al. (2011). Estes autores constataram que a variação de espécies ocorre principalmente entre o gradiente de salinidade. Em um estuário temperado, Josefson e Goke (2013) também concluíram que houve uma maior diversidade beta entre diferentes regimes de salinidade. Além disso, uma maior dissimilaridade nos níveis mais altos da hierarquia, como constatado neste estudo (entre zonas e entre estuários), com proporções observadas maiores do que o esperado ao acaso, sugerem que a dispersão foi limitada nessas escalas, quando comparado com as menores escalas hierárquicas analisadas.

As comunidades de macroinvertebrados bentônicos estuarinas encontradas neste estudo, foram principalmente representadas por poliquetas, moluscos e dípteros, e em resposta a seleção de espécies, apresentaram uma estrutura espacial refletida nos níveis mais altos da hierarquia. A zona I dos estuários foi representada principalmente por *Polypedilum* e *Laeonereis*, atingindo as maiores riquezas de taxa na zona IV. A elevada riqueza na zona IV é um resultado das vazões do mar que carregam larvas e juvenis de invertebrados bentônicos

para os estuários (BLEICH et al., 2011). Embora, quando adultos, a maioria destas espécies especialistas sejam dispersas pela dinâmica dos estuários para áreas com salinidades mais baixas, eles não podem se reproduzir sob tais condições porque são incapazes de gerar os altos níveis de energia necessários para osmorregulação, e manter as suas funções vitais (BLEICH et al., 2011). Em consequência disso e em resposta ao gradiente de salinidade, os dípteros foram encontrados somente nas zonas I e II dos estuários, e a riqueza taxonômica das comunidades foi diferente apenas entre o gradiente estuarino.

Nossos resultados coincidem com outros estudos que mostram uma relação linear entre a riqueza de espécies e a salinidade no sentido, montante para jusante dos estuários (BLEICH, 2011; BARROS et al., 2014; JOSEFSON, 2004; JOSEFSON; GOKE, 2013; RUNDLE; ATTRILL; ARSHAD, 1998) com uma relação positiva entre a distância geográfica e a distância biológica. Esse padrão de diminuição da riqueza de espécies se enquadra na Teoria proposta por Remane (1934), que enfatizou como ocorre a distribuição da comunidade ao longo do gradiente de salinidade no mar Báltico: na região mais salina do estuário a comunidade atinge uma alta riqueza e entra em declínio a medida que a salinidade da água diminui até a região do estuário onde os teores de salinidade varia de 5 a 8, região caracterizada como “*Artemimum*”. Depois, a riqueza volta a aumentar em áreas de águas doce, com o aparecimento de espécies típicas desses ambientes.

A variabilidade na composição das comunidades entre os estuários pode estar relacionada à diferença destes em termos do uso e ocupação do solo, onde o estuário Paraíba do Norte é margeado por aglomerados urbanos, enquanto que o estuário Mamanguape está inserido em uma área de proteção ambiental e é margado por uma área de mangue que dificulta atividades antrópicas. Influências antrópicas têm sido reconhecidas como causa principal das alterações nos processos ecossistêmicos e da composição dos habitats aquáticos nos estuários (DÍAZ-JARAMILLO et al., 2013; MIL-HOMENS et al., 2014). Analisando a relação entre diversidade beta e perturbações ambientais, Barros et al. (2014) propõem um modelo conceitual mostrando que a condição ecológica dos estuários influenciam no particionamento da diversidade beta geral de macroinvertebrados bentônicos nos componentes *turnover* e aninhamento. No nosso estudo, observamos que os componentes da diversidade beta em estuários tropicais, são dependentes não só da intensidade de influências antrópicas, mas esta principalmente relacionada a atuação do gradiente estuarino e da variação dos períodos sazonais, que atuam como um filtro ambiental. Estes fatores influenciam a dispersão passiva, gerando as variações entre os componentes *turnover* ou aninhamento.

A seleção da comunidade pelo gradiente estuarino pode ter impulsionado a substituição de espécies no estuário Mamanguape (menor grau de influências antrópicas), em ambos os períodos amostrados, e no estuário Paraíba do Norte (maior influência antrópica), principalmente no período de seca, com táxons específicos nas zonas ao longo do gradiente de salinidade (BARROS et al., 2014). No período de chuva do estuário Paraíba do Norte, por ser um estuário com elevada influência antrópica, além das espécies especialistas, a comunidade pode ser composta pelas espécies generalistas (BARROS et al., 2014). Em consequência disso, no período de chuva, a drenagem continental, exerce forte influência com a descarga de água doce no estuário e isso favorece a dispersão passiva das espécies generalistas, que por ter um nicho ecológico amplo, conseguem se dispersar, causando um padrão aninhado, além da substituição das espécies especialistas.

A escala temporal considerada neste estudo (período sazonal da região - seca e chuva) foi fundamental na estruturação da comunidade de macroinvertebrados bentônicos, com diferenças significativas para a abundância. A variação na diversidade β e γ também foi fortemente influenciada pelo período de seca e chuva. Neste sentido, o regime pluviométrico em estuários tropicais e que sofrem influências de rios temporários, também pode ser considerado um filtro para as comunidades bentônicas.

As tendências de diversidade dentro e entre estuários têm sido testadas de forma robusta, principalmente em regiões temperadas (ATTRILL, 2002; HEWITT et al., 2005; JOSEFSON; GOKE, 2013), com pouco enfoque para regiões de clima tropical (BARROS et al., 2014). Neste sentido, a compreensão dos processos pelos quais a diversidade beta é criada e mantida, é essencial para compreensão dos mecanismos estruturadores das comunidades e no desenvolvimento de estratégias voltadas para conservação da biodiversidade através do estabelecimento de áreas prioritárias para conservação da biodiversidade (LEGENDRE; BORCARD; PERES-NETO, 2005).

Concluimos que as comunidades de macroinvertebrados bentônicos são principalmente estruturadas pela substituição de espécies em estuários tropicais, devido ao gradiente estuarino e a influência da sazonalidade, que atuou como um "filtro ambiental", selecionando e proporcionando o carreamento de espécies. O gradiente de salinidade em estuários tropicais exerceu forte influencia relativa na dissimilaridade das comunidades de macroinvertebrados bentônicos, com uma estrutura espacial refletida nos níveis mais altos da hierarquia e uma relação linear entre a riqueza de espécies e o gradiente estuarino no sentido da montante para jusante dos estuários.

REFERÊNCIAS

- AESA. **Agencia executiva de gestão das águas do estado da paraíba**. Disponível em: <<http://site2.aesa.pb.gov.br/aesa/sort.do?layoutCollection=0&layoutCollectionProperty=&layoutCollectionState=1&pagerPage=4>>. Acesso em: 20 jun. 2014.
- ANDERSON, M. J. et al. Navigating the multiple meanings of β diversity: a roadmap for the practicing ecologist. **Ecology Letters**, v. 14, n. 1, p. 19-28, 2011.
- ANGELER, D. G. Revealing a conservation challenge through partitioned long-term beta diversity: increasing turnover and decreasing aninhamento of boreal lake metacommunities. **Diversity and Distributions**, v. 19, n. 7, p. 772-781, 2013.
- ALVES, R. R. N.; NISHIDA, A. K. Aspectos socioeconômicos e percepção ambiental dos catadores de caranguejo-uçá *Ucides cordatus cordatus* (L. 1763) (Decapoda, Brachyura) do estuário do rio Mamanguape, Nordeste do Brasil. **Interciencia**, v. 28, p. 36-43, 2003.
- ALVES, A. S. et al. Benthic meiofauna as indicator of ecological changes in estuarine ecosystems: The use of nematodes in ecological quality assessment. **Ecological Indicators**, v. 24, p. 462-475, 2013.
- AMARAL, A. C.; NONATO, E. F. **Annelida Polychaeta - características, glossário e chaves para famílias e gêneros da costa brasileira**. São Paulo: Editora da UNICAMP, 1996.
- AMARAL, A. C.; MORGADO, E. H; SALVADOR, L. B. Poliquetas bioindicadores de poluição orgânica em praias paulistas. **Revista Brasileira de Biologia**, v. 58, p. 307-316, 1998.
- ATTRILL, M. J. A testable linear model for diversity trends in estuaries. **Journal of Animal Ecology**, v. 71, p. 262-269, 2002.
- BASELGA, A., ORME, C. D. L. betapart: an R package for the study of beta diversity. **Methods in Ecology and Evolution**, v. 3, n. 5, p. 808-812, 2012.
- BARROS, F. et al. A framework for investigating general patterns of benthic β -diversity along estuaries. **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, v. 149, p. 223-231, 2014.

BASELGA, A. Disentangling distance decay of similarity from richness gradients: response to Soininen et al. 2007. **Ecography**, v. 30, n. 6, p. 838-841, 2007.

BASELGA, A. Partitioning the turnover and aninhamento components of beta diversity. **Global Ecology and Biogeography**, v. 19, n. 1, p. 134-143, 2010.

BLANCHET, H. et al. Multiscale patterns in the diversity and organization of benthic intertidal fauna among French Atlantic estuaries. **Journal of Sea Research**, v. 90, p. 95-110, 2014.

BLEICH, S. et al. Beta-diversity as a measure of species turnover along the salinity gradient in the Baltic Sea, and its-consistency with the Venice System. **Marine Ecology Progress Series**, v. 436, p. 101-118, 2011.

BOYERO, L; BAILEY, R. C. Organization of macroinvertebrate communities at a hierarchy of spatial scales in a tropical stream. **Hydrobiologia**, v. 464, n. 1-3, p. 219-225, 2001.

CARTIER, V. et al. How salinity affects life cycle of a brackish water species, *Chironomus salinarius* KIEFFER (Diptera: Chironomidae). **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 405, p. 93-98, 2011.

COTTENIE K. Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics. **Ecology Letters**, v. 8, p. 1175-1182, 2005

COSTA, R. S. et al. Diversity partitioning of a phytoplankton community in semiarid salterns. **Marine and Freshwater Research**, v. 1, p. 1-7, 2015.

CRIST, T. O. et al. Partitioning species diversity across landscapes and regions: a hierarchical analysis of α , β , and γ diversity. **The American Naturalist**, v. 162, n. 6, p. 734-743, 2003.

CRIST, et al. Partitioning species diversity across landscapes and regions: a hierarchical analysis of α , β , and γ diversity. **The American Naturalist**, v. 162, n.6, p. 734-743, 2003.

DÍAZ-JARAMILLO, M. et al. Seasonal mercury concentrations and $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ values of benthic macroinvertebrates and sediments from a historically polluted estuary in South Central Chile. **Science of the Total Environment**, v. 442, p. 198-206, 2013.

GUEDES, L.S.; AMARO, V. E.; VITAL, H. Caracterização da morfologia de fundo da porção estuarina do canal do Rio Paraíba do Norte por meio do Sonar de Varredura Lateral e

do Ecobatímetro. **Anais XV Simpósio Brasileiro de Sensoriamento Remoto - SBSR**, p. 3538-3544, 2011.

GUTIÉRREZ-CÁNOVAS, C. Contrasting effects of natural and anthropogenic stressors on beta diversity in river organisms. **Global Ecology and Biogeography**, v. 22, n. 7, p. 796-805, 2013.

HARRISON, S.; ROSS, S. J.; LAWTON, J. H. Beta diversity on geographic gradients in Britain. **Journal of Animal Ecology**, p. 151-158, 1992.

HEWITT, J. E. et al. The importance of small-scale habitat structure for maintaining beta diversity. **Ecology**, v. 86, p. 1619-1626, 2005.

HEINO, J. et al. Ecological filters and variability in stream macroinvertebrate communities: do taxonomic and functional structure follow the same path?. **Ecography**, v. 30, p. 217-230, 2007.

HEINO, J.; PECKARSKY, B. L. Integrating behavioral, population and large-scale approaches for understanding stream insect communities. **Current Opinion in Insect Science**, v. 2, p. 7-13, 2014.

HEINO, J.; MELO, A. S.; BINI, L. M. Reconceptualising the beta diversity-environmental heterogeneity relationship in running water systems. **Freshwater Biology**, v. 60, p. 223-235, 2015.

HEINO, J. et al. A comparative analysis reveals weak relationships between ecological factors and beta diversity of stream insect metacommunities at two spatial levels. **Ecology and Evolution**, v. 5, p. 1235-1248, 2015.

HEPP, L. U.; MELO, A. S. Dissimilarity of stream insect assemblages: effects of multiple scales and spatial distances. **Hydrobiologia**, v. 703, n. 1, p. 239-246, 2013

JOSEFSON, A. B.; HANSEN, J. L. S. Species richness of benthic macrofauna in Danish estuaries and coastal areas. **Global Ecology and Biogeography**, v. 13, p. 273-288, 2004.

IBGE. **Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística**. Disponível em: <http://cod.ibge.gov.br/232BX>. Acesso em: 24 nov. 2014.

JOSEFSON, A. B.; GÖKE, C. Disentangling the effects of dispersal and salinity on beta diversity in estuarine benthic invertebrate assemblages. **Journal of Biogeography**, v. 40, p. 1000-1009, 2014.

KÖPPEN, W.; GEIGER, R. Handbuch der Klimatologie. **Berlin: Gebrüder Bornträger**, 1936.

KRAFT, N. J. et al. Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. **Functional Ecology**, n. 29, p. 592-599, 2015.

LAMOUREUX, N.; DOLÉDEC, S.; GAYRAUD, S. Biological traits of stream macroinvertebrate communities: effects of microhabitat, reach, and basin filters. **Journal of the North American Benthological Society**, v. 23, p. 449-466, 2004.

LANDE, R. Statistic and partitioning of species diversity, and similarity among multiple communities. **Oikos**, v. 76, p. 5-13, 1996.

LEGENDRE, P.; BORCARD, D.; PERES-NETO, P. R. Analyzing beta diversity: partitioning the spatial variation of community composition data. **Ecological Monographs**, v. 75, p. 435-450, 2005.

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

MARCELINO, R. L. et al. Uma abordagem sócio-econômica e sócio-ambiental dos pescadores artesanais e outros usuários ribeirinhos do Estuário do Rio Paraíba do Norte, estado da Paraíba. **Tropical Oceanography**, v. 33, p. 183-197, 2005.

MEUTTER, F. V. D.; MEESTER, L. D.; STOKS, R. Metacommunity structure of pond macroinvertebrates: effects of dispersal mode and generation time. **Ecology**, n. 88, p. 1687-1695, 2007.

MIKKELSEN, P. M.; BIELER, R. **Seashells of southern Florida: living marine mollusks of the Florida Keys and adjacent regions, Bivalves**. Princeton: Princeton University Press, 2008.

MIL-HOMENS, M. et al. Major factors influencing the elemental composition of surface estuarine sediments: The case of 15 estuaries in Portugal. **Marine Pollution Bulletin**, v. 84, p. 135-146, 2014.

OKSANEN, J. et al. **Vegan: Community Ecology Package**. (R package version 1.17-0. <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>), 2012.

POFF, N. L. Landscape filters and species traits: towards mechanistic understanding and prediction in stream ecology. **Journal of the North American Benthological Society**, p. 391-409, 1997.

PUENTE, A. et al. Ecological assessment of soft bottom benthic communities in northern Spanish estuaries. **Ecological Indicators**, n. 8, p. 373-388, 2008.

R Core Team. R: **A language and environment for statistical computing**. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>, 2015.

REMANE, A. Die Brackwasserfauna. **Zoologischer Anzeiger (Supplement)**, n. 7; p. 34–74, 1934.

RIOS, E. C. **Seashells of Brazil**. In Seashells of Brazil. Museu Oceanográfico da Fundação Universidade do Rio Grande, 1985.

RUNDLE, S. D.; ATTRILL, M. J.; ARSHAD, A. Seasonality in macroinvertebrate community composition across a neglected ecological boundary, the freshwater-estuarine transition zone. **Aquatic Ecology**, n. 32; p. 211-216, 1998.

SI, X.; BASELGA, A.; DING, P. Revealing Beta-Diversity Patterns of Breeding Bird and Lizard Communities on Inundated Land-Bridge Islands by Separating the Turnover and Aninhamento Components. **PLoS ONE**, v. 10, n. 5, p. 1-19, 2015.

SOUSA, R. et al. Subtidal macrozoobenthic assemblages along the River Minho estuarine gradient (north-west Iberian Peninsula). **Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems**, v. 18; p. 1063-1077, 2008.

TRIVINHO-STRIXINO, S. **Larvas de Chironomidae: Guia de identificação**. São Carlos: gráfica UFScar, 2011.

TUNNELL, J. R. J. W. et al. **Encyclopedia of Texas Seashells: Identification, Ecology, Distribution, and History**. Texas: A&M University Press, 2010.

VELLEND, M. Conceptual synthesis in community ecology. **The Quarterly Review of Biology**, v. 85, p. 183-206, 2008.

VEECH, J. A.; CRIST, T. O. **PARTITION: software for hierarchical partitioning of species diversity, version 3.0**. Available: <http://www.users.muohio.edu/cristto/partition>, 2009.

ZONTA, R. et al. Measuring and managing changes in estuaries and lagoons: morphological and eco-toxicological aspects. **Marine Pollution Bulletin**, n. 55, p. 403-406, 2007.

WHITTAKER, R. H. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon e California. **Ecological Monographs**, n. 30, p. 279-338, 1960.

WHITTAKER, R. H. Evolution and measurement of species diversity. **Taxon**, p. 213-251, 1972.

WIENS, J. A. Riverine landscapes: taking landscape ecology into the water. **freshwater biology**, n. 47, p. 501-515, 2002.

WRIGHT, D. H.; REEVES, J. H. On the meaning and measurement of aninhamento of species assemblages. **Oecologia**, n. 9, p. 416-428, 1992.