



**UNIVERSIDADE ESTADUAL DA PARAÍBA
CAMPUS I – CAMPINA GRANDE
PRÓ-REITORA DE PÓS-GRADUAÇÃO E PESQUISA
PROGRAMA DE PÓS GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO
MESTRADO EM ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO**

ELIZABETH AMORIM DA SILVA

**PARTIÇÃO DOS COMPONENTES DA DIVERSIDADE BETA DO FITOPLÂNCTON
EM RESERVATÓRIOS DO SEMIÁRIDO: EFEITOS DA PRECIPITAÇÃO EM
DIFERENTES ESCALAS ESPACIAIS**

**CAMPINA GRANDE-PB
2022**

ELIZABETH AMORIM DA SILVA

**PARTIÇÃO DOS COMPONENTES DA DIVERSIDADE BETA DO FITOPLÂNCTON
DE RESERVATÓRIOS TROPICAIS: EFEITOS DA PRECIPITAÇÃO EM
DIFERENTES ESCALAS ESPACIAIS**

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

Área de concentração: Processos Ecológicos e Funcionamento em Ecosistemas Terrestres e Aquáticos.

Orientador: Prof^a. Dr^a. Juliana Severiano dos Santos
Coorientador : Prof. Dr. Rosemberg Fernandes de Menezes

**CAMPINA GRANDE-PB
2022**

É expressamente proibido 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 do trabalho.

S586p Silva, Elizabeth Amorim da.

Partição dos componentes da diversidade beta do fitoplâncton de reservatórios tropicais [manuscrito] : efeitos da precipitação em diferentes escalas espaciais / Elizabeth Amorim da Silva. - 2022.

45 p. : il. colorido.

Digitado.

Dissertação (Mestrado em Ecologia e Conservação) - Universidade Estadual da Paraíba, Pró-Reitoria de Pós-Graduação e Pesquisa, 2022.

"Orientação : Profa. Dra. Juliana Severiano dos Santos, UEPB - Universidade Estadual da Paraíba."

"Coorientação: Prof. Dr. Rosemberg Fernandes de Menezes, UFPB - Universidade Federal da Paraíba"

1. Cianobactérias. 2. Heterogeneidade ambiental. 3. Metacomunidade. 4. Semiárido. 5. Fitoplâncton. I. Título

21. ed. CDD 628.162

ELIZABETH AMORIM DA SILVA

**PARTIÇÃO DOS COMPONENTES DA DIVERSIDADE BETA DO FITOPLÂNCTON
DE RESERVATÓRIOS TROPICAIS: EFEITOS DA PRECIPITAÇÃO EM
DIFERENTES ESCALAS ESPACIAIS**

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

Área de concentração: Processos Ecológicos e Funcionamento em Ecossistemas Terrestres e Aquáticos

Aprovada em: 23/02/2022

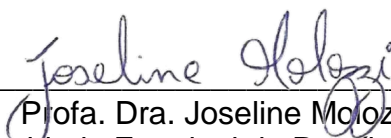
BANCA EXAMINADORA



Prof^a. Dr^a. Juliana Severiano dos Santos (Orientadora)
Universidade Estadual da Paraíba (UEPB)



Prof. Dr. Natalice dos Santos Sales
Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro (UFRRJ)



Prof^a. Dra. Joseline Molozzi
Universidade Estadual da Paraíba (UEPB)

Dedico a todos que me apoiaram e que
me deram forças para poder
completar este trabalho.

Em ecologia, o produto do meio tem de ser igual
à soma dos nossos esforços extremos.
José Coutinho

AGRADECIMENTOS

Tenho tantos motivos para agradecer que não sei por onde começar. Durante o mestrado quantas coisas eu não sabia, quanto medo senti quando fiquei sabendo que a minha oportunidade de fazer o mestrado era trabalhar com aquilo que nunca trabalhei, ter que me relacionar com pessoas que muito pouco encontrei nos corredores e a mulher que um dia troquei um simples bom dia no portão das três Marias, a partir daquele momento seria minha orientadora. Ou seja, não sabia de me aguardava.

Porém, uma música que ouço desde de criança acalmava meu coração soava em minha cabeça “Não sei o que mal ou bem é destinado a mim [...], mas eu sei em quem tenho crido e estou bem certo que é poderoso”. Então, muito obrigada Deus por todo o cuidado e zelo que o Senhor sempre teve comigo, acalmando minha mente ansiosa, por selecionar com tanta maestria minha rede de apoio, eu sei que a forma como as coisas conduziram era parte do roteiro que tem para minha vida, mas uma vez obrigada minha sorte personificada.

Agradeço a minha rede de apoio, familiares e amigos, “Enquanto houver vocês do outro lado aqui do outro eu consigo me orientar”. Aos meus pais Rute e Damião por me apoiar como podem em cada processo da minha vida, me fortalecendo em oração e me incentivar a não desistir dos meus estudos. As minhas irmãs, Elis Raquel e Emilly por todo companheirismo, brincadeiras, cantorias e danças. Em particular a Kel pôr as me acompanhar em alguns exercícios, as 150 mil dietas e rever meus textos faltando palavras e etc. A Emilly por me acompanhar nas aulas de natação mesmo nos dias que só poderia ir a noite pois tinha que fazer algo do mestrado. Ao meu vô Miguel por acreditar em mim e me acompanhar (literalmente rsrs), mesmo não entendendo bem o que eu faço, mas sempre me apoiando. A Riva e Alessandra por toda torcida. A Patrícia, minha fisioterapeuta favorita por todas conversas (bobas e serias), ventosas, por ver todos meus slides kkk. Amo muitíssimo cada um de vocês.

Não poderia deixar de agradecer a Dona Socorro, Seu Bebé, Zé, Karla, Alisson, Emanuel, Ribamar, Antônio, Manu e Samara por toda hospitalidade, cuidado e carinho que vocês por mim e minha família. Vocês são presentes de Deus na minha vida. Amo vocês.

Se tem uma coisa chata é ter uma pessoa ao lado que só fala da pós, mas só fazemos isso pois é o que consome boa parte do nosso tempo. E que bom que eu tive você Lili, pois nossas conversas foram produtivas, supérfluas. Então, desabafamos, trocamos receitas, nós ajudamos. Obrigada por tudo, tenho uma sorte danada em ter você.

Camila Bezerra Amaral, Camila de Ju ou Camila II (é assim que você esta salvo meu whatsapp kkk), dona e proprietária das melhores figurinhas de whatsaap kkkk.. Tua parceria e amizade foi uma das melhores coisas que aconteceu no meu mestrado e espero um dia te conhecer pessoalmente. Obrigada por me ajudar tanto nesse mestrado, por torcer tanto mim.

Agradeço as meninas de Ju (é assim que alto nos denominamos kkkk,) Emanuele, Dayrla e Camila (olha ela aqui novamente rsrs) por todas parceria durantes esses anos foi muito bom troca que tive com cada uma, aprendi muito com vocês.

Agradeço a Universidade Estadual da Paraíba, por toda estrutura e condições para meu crescimento acadêmico, tenho muito orgulho em dizer que faço parte dela.

Agradeço ao CAPES por um ano de bolsa concedida no mestrado.

Agradeço ao meu Co-orientador Rosenberg pela confiança a mim depositada.

Agradeço aos professores que fazem parte do Programa de Pós Graduação em Ecologia e Conservação-UEPB e os professores de outras instituições por contribuir com a evolução do meu trabalho. Especialmente a professora Joseline Molozi, professor Luiz Hepp e professora Natalice dos Santo por dedicarem uma parcela do precioso tempo ao meu trabalho.

Não poderia esquecer de agradecer ao laboratório de ecologia aquática (LEAQ) por todo acolhimento, em especial ao professor Ethan por me permitir fazer também parte do laboratório. A todos o meu muito obrigada, por tornar essa caminhada um pouco mais tranquila, me tratando tão bem, por toda troca, todas as risadas. Que mesmo esses dois anos a distância, saber que podia contar com cada um de vocês foi muito bom.

Juliana, minha orientadora. Deixe a senhora por último de propósito, pois normalmente é espaço destinado aos orientadores. Sou muito honrada em ser sua primeira orientanda real oficial kkkk. Confesso que tive muito medo principalmente no início, era tudo muito novo, confuso e muitas novas informações. Mas a senhora soube lidar com tudo isso com muito maestria, me cobrava, mas também acalmava, falou, mas também ouviu, afinal a senhora é o orientador da fábula “Tese do coelho” que a professora Joseline conta na graduação por vezes deixou de ser a senhora Juliana e foi simplesmente Ju. Obrigada por me ajudar tanto e quando digo isso não é só na função de orientadora, mas por me ensinar ao mesmo tempo que cobrava dizia que precisávamos descansar, principalmente quando tive COVID acho que foi o melhor e longo carão da minha vida kkkk. O meio acadêmico, e principalmente nós seus orientandos temos a sorte em ter uma profissional como a senhora, competente, produtiva, dedicada e um excelente ser humano.

RESUMO

Por sua alta capacidade de dispersão, a comunidade fitoplanctônica não era considerada como uma comunidade que poderia ser estudada em diferentes escalas, sendo seus estudos no semiárido priorizados amostragem em escala local (dentro dos reservatórios) e, muito raramente, considerando-a como uma metacomunidade que com efeito da precipitação são realizados nesses ambientes. Nosso objetivo foi avaliar a influência da variação espaço-temporal da precipitação sobre a diversidade beta e seus componentes (substituição e diferença de riqueza) da comunidade fitoplanctônica dos reservatórios do semiárido em diferentes escalas espaciais. Nossas hipóteses são (i) que a resposta da comunidade fitoplanctônica à precipitação varia com a escala espacial estudada, de forma que, em escala local (dentro dos reservatórios), a diversidade beta aumenta com a precipitação e é explicada majoritariamente pelo componente substituição de espécies. Enquanto, em escala regional (entre reservatórios e entre mesorregiões), há redução da diversidade beta e a diferença de riqueza é prevalente; (ii) que a precipitação reduz importância relativa dos fatores espaciais na estruturação da comunidade fitoplanctônica nas escalas mais amplas estudadas. Para isso, investigamos quatorze reservatórios distribuídos no Planalto da Borborema em duas mesorregiões climáticas (Borborema úmida e Borborema seca), nas estações chuvosa e seca. Para avaliar a diversidade particionada foi elaborado um esquema hierárquico, cujos α representa a diversidade das unidades amostrais, β_1 a diversidade entre as unidades amostrais (sites), β_2 a diversidade entre os reservatórios em cada mesorregião e β_3 a diversidade entre as mesorregiões. Observamos que a precipitação causou efeitos significativos sobre a diversidade beta da comunidade fitoplanctônica e que esses efeitos variaram com a escala espacial estudada, entretanto, com maior diversidade beta em escala local na estação seca. Além disso, confirmamos que a precipitação atuou aumentando a substituição de espécies em escala local. Também observamos que a precipitação reduziu a importância dos fatores espaciais na estruturação da comunidade fitoplanctônica na escala Borborema seca, porém, a importância foi maior à nível de Planalto da Borborema e Borborema úmida durante a estação chuvosa. Concluímos que a presença de cianobactéria não é capaz de reduzir a diversidade em escala local na estação seca no nosso estudo e fatores espaciais auxiliaram na dispersão no período chuvosa em larga escala sendo a comunidade regida pelos efeitos de massa.

Palavras-Chave: Cianobactérias, Fatores locais e espaciais, Heterogeneidade ambiental, Metacomunidade, Semiárido

ABSTRACT

Due to its high dispersal capacity, the phytoplankton community was not considered a community that could be studied at different scales, and its studies in the semiarid region prioritized sampling at a local scale (within the reservoirs) and, very rarely, considering it as a metacommunity. that, as a result of precipitation, are carried out in these environments. Our objective was to evaluate the influence of spatial-temporal variation of precipitation on beta diversity and its components (substitution and difference in richness) of the phytoplankton community of semiarid reservoirs at different spatial scales. Our hypotheses are (i) that the response of the phytoplankton community to precipitation varies with the spatial scale studied, so that, at the local scale (within the reservoirs), beta diversity increases with precipitation and is mainly explained by the species substitution component . While, on a regional scale (between reservoirs and between mesoregions), there is a reduction in beta diversity and the difference in richness is prevalent; (ii) that precipitation reduces the relative importance of spatial factors in the structuring of the phytoplankton community on the broader scales studied. For this, we investigated fourteen reservoirs distributed in the Planalto da Borborema in two climatic mesoregions (Borborema humid and Borborema seca), in the rainy and dry seasons. To evaluate the partitioned diversity, a hierarchical scheme was elaborated, whose α represents the diversity of the sampling units, β_1 the diversity between the sampling units (sites), β_2 the diversity between the reservoirs in each mesoregion and β_3 the diversity between the mesoregions. We observed that precipitation caused significant effects on the beta diversity of the phytoplankton community and that these effects varied with the spatial scale studied, however, with greater beta diversity at the local scale in the dry season. In addition, we confirmed that precipitation acted by increasing species replacement on a local scale. We also observed that precipitation reduced the importance of spatial factors in the structuring of the phytoplankton community in the dry Borborema scale, however, the importance was greater at the Borborema Plateau and wet Borborema levels during the rainy season. We conclude that the presence of cyanobacteria is not able to reduce the

diversity at a local scale in the dry season in our study and spatial factors helped in the dispersion in the rainy season on a large scale, with the community governed by mass effects.

Keywords: Cyanobacteria, Local and spatial factors, Environmental heterogeneity, Metacommunity, Semiarid

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

- Figura 1. Localização dos reservatórios estudados nas mesorregiões Borborema úmida e Borborema seca, localizadas no Planalto da Borborema, estado da Paraíba, Brasil. 23
- Figura 2. Esquema do particionamento aditivo da diversidade realizado em nosso estudo nos reservatórios do Planalto da Borborema. α , unidades amostrais (sites); β_1 , entre sites dentro do reservatório; β_2 , entre reservatórios em cada mesorregião; β_3 , entre mesorregiões. 29
- Figura 3. Heterogeneidade ambiental nas estações chuvosa e seca no Planalto da Borborema, entre as mesorregiões, entre os reservatórios em cada mesorregião e dentro dos reservatórios, localizados no estado da Paraíba, Brasil. As extremidades inferior e superior dos *box-plots* são o primeiro e o terceiro quartis, respectivamente, e a linha central representa a média aritmética. Os círculos (o) representam os *outliers*. *Box-plots* com a mesma letra não diferem significativamente ($p < 0,05$). 31
- Figura 4. Análise de agrupamento com a abundância dos grupos taxonômicos da comunidade fitoplanctônica nas estações de chuva e seca das mesorregiões Borborema úmida e Borborema seca, localizadas no Planalto da Borborema, estado da Paraíba, Brasil 33
- Figura 5. Diversidade observada e esperada da partição de diversidade aditiva para a riqueza de espécies da comunidade fitoplanctônica no Planalto da Borborema, estado da Paraíba, Brasil. α , diversidade nas unidades amostrais (sites); β_1 , diversidade entre sites dentro do reservatório; β_2 , diversidade entre reservatórios em cada mesorregião; β_3 , diversidade entre mesorregiões; e γ , diversidade total (Planalto da Borborema). 34
- Figura 6. Contribuição dos componentes substituição de espécies e diferença de riqueza para a diversidade beta da comunidade fitoplanctônica nas estações chuvosa e seca no Planalto da Borborema, entre as mesorregiões, entre os reservatórios em cada mesorregião e dentro dos reservatórios, localizados no estado da Paraíba, Brasil. 35
- Figura 7. Análise de Redundância Parcial (pRDA) representada pelo diagrama de Venn com a importância relativa (%) da heterogeneidade ambiental (Het) e do espaço (Esp) na diversidade da comunidade fitoplanctônica no Planalto da Borborema e dentro das mesorregiões Borborema úmida e Borborema seca, estado da Paraíba, Brasil. 36

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO GERAL	12
REFERÊNCIAS	Erro! Indicador não definido.
Artigo I - Capítulo I	16
1 Introdução	16
2. Material e Métodos	19
2.1. Área de Estudo	19
2.2 Delineamento amostral	21
2.2.1. Análise quali-quantitativa da comunidade fitoplanctônica	22
2.2.2. Variáveis físicas e químicas da água	23
2.2.4. Uso e cobertura da terra	24
2.3 Análise de dados	25
3. Resultados	28
3.1. Heterogeneidade ambiental	28
3.2. Estrutura da comunidade fitoplanctônica	29
4. Discussão	33
5. Conclusões	35
Referencias	Erro! Indicador não definido.

1 INTRODUÇÃO GERAL

Há um imenso interesse da ecologia na metacomunidades de compreender o padrão de distribuição das espécies ao longo do tempo e no espaço (Leibold et al., 2004). Metacomunidades podem ser explicadas como um conjunto de comunidades locais de determinadas áreas geográficas, as quais podem estar interconectadas por meio da dispersão onde as espécies estão interagindo (Wilson, 1992; Leibold et al. 2004; Holyoak et al. 2005). Mostraram-se duas visões opostas sobre a montagem das metacomunidades: a teoria de nicho e a teoria neutra.

Na teoria de nicho, a influência que os fatores ambientais locais e as interações bióticas têm sobre a organização das metacomunidades é bastante enfatizada (Leibold et al., 2004, Logue et al., 2011). Em que as condições bióticas e abióticas são limitantes das espécies, assim os indivíduos da população se estabelecem em ambientes que apresentem condições propícias para a sobrevivência e reprodução das espécies, desta forma as características ambientais determinam o padrão da composição das espécies (Hutchinson, 1957). Enquanto para a teoria neutra os indivíduos possuem as mesmas possibilidades de reprodução, mortalidade ou migração (Hubbell, 2005). Para essa teoria, a composição das espécies está relacionada à capacidade que os indivíduos têm em se dispersar (Mcgill et al., 2006). Em vista disso, comunidades próximas tendem a ser mais semelhantes que as distantes (Gaston; Chown, 2005).

Ao estudar tais teorias à luz da metacomunidade, levou a modelos que testam hipóteses perante diferentes abordagens que podem ser complementares: os modelos mecanísticos e os modelos baseados em padrões (Leibold et al., 2002; Braga et al., 2017). Os modelos baseados em padrões são exclusivamente inseridos dentro da teoria de nicho em que as características das espécies são agrupadas e distribuídas ao longo de gradientes ambientais (Cottenie 2005, Logue et al. 2011). Enquanto modelos mecanísticos avaliam e quantificam a estrutura da metacomunidade que estão alocadas em quatro paradigmas (alocação de espécies, dinâmica de manchas, efeito de massa e modelos nulos), os quais percorrem entre a teoria de nicho e teoria neutra, o que faz dos mesmos não serem mutuamente excludentes (Cottenie 2005, Logue et al. 2011).

A dispersão é um fator importante para a compreensão da organização das metacomunidades, pois a variação da composição de espécies (diversidade beta) entre habitats pode estar tanto associada à mobilidade dos organismos bem como pelos filtros ambientais (Leibold et al., 2004). Sendo assim, os padrões de diversidade beta dependem dos filtros que estão agindo dentro de cada escala (local *versus* regional) (Leibold et al., 2004). Uma forma de estudar essas variações em diferentes escalas é utilizando a partição aditiva da diversidade. Nesse método, a diversidade é particionada de forma hierárquica de modo que a diversidade alfa representa as escalas locais, já a diversidade beta consiste na diferença entre os componentes locais, enquanto que diversidade gama define a diversidade total da escala regional.

Para mais, a β -diversidade pode ser analisada nos componentes de substituição de espécies dependem a substituir-se ao longo de gradientes ecológicos. Essas substituições podem ocorrer devido ao histórico (colonização e especialização), seleção ambiental, ou limitações espaciais (Baselga, 2010; Podani & Schmera, 2011). Enquanto, a diferença de riqueza compreende quando as espécies de locais menos diversos são feitas parte de locais mais diversos, o que torna locais mais pobres subconjuntos de locais mais ricos (Podani & Schmera, 2011; Legendre, 2014; Schmera et al., 2020). Isto devido à existência de qualquer fator que possa está promovendo consequências que leve a perda de espécies (Baselga, 2010). Nesse contexto, a dispersão é um fator importante para a compreensão da organização das metacomunidades, pois a diversidade beta pode estar tanto associada à mobilidade dos organismos quanto aos filtros ambientais (Leibold et al., 2004).

Quando os organismos são seres microscópicos, maior é seu potencial de dispersão, sendo suas comunidades, principalmente, estruturadas por fatores ambientais locais (Jenkins et al., 2007). O fitoplâncton, por exemplo, é formado por seres fotossintetizantes com escala de tamanho entre 2 a 200 μm (Field et al., 1998) e estudos mostram que quanto menor forem, maior a capacidade de atingir largas distâncias com auxílio de vetores de dispersão (e.g. peixes, pássaros, correntes de ar), possibilitando que as espécies cheguem em ambientes potencialmente adequados, explicando a vasta distribuição em vários táxons (Leibold et al., 2004; Santos et al., 2016). Beisner et al., (2006) ao realizarem um estudo comparando vários grupos tróficos do mesmo conjunto de reservatórios, verificaram que os peixes e o zooplâncton são mais limitados pela dispersão, operando melhor como metacomunidade que o fitoplâncton e as bactérias.

Como as espécies de fitoplâncton se dispersam bem, os fatores ambientais são os principais preditores estruturais dessas comunidades (Padial et al., 2014). Contudo, estudos recentes mostram que os fatores espaciais também podem contribuir para a estrutura da comunidade, considerando a grande capacidade de dispersão desses organismos (Vanormelingen et al., 2008). Assim, bons dispersores tendem a ser tolerantes ou intolerantes às variações ambientais locais (Beisner et al., 2006). Portanto, fatores ambientais e espaciais contribuem para distribuição da composição do fitoplâncton, podendo variar com o tempo (Bortolini et al., 2017). Outros fatores que podem influenciar nas regras de montagem são a variação temporal e espacial da precipitação, sendo estes de grande importância, pois a precipitação influencia no desempenho da capacidade hídrica, especialmente em regiões semiáridas em que o clima é regente na dinâmica ambiental (Silva et al., 2010).

Em reservatórios, durante períodos chuvosos ocorre diluição dos nutrientes possibilitando a homogeneização das comunidades, bem como condições ambientais locais e entre locais (Brasil et al., 2016; Melo Lins et al., 2017). Entretanto, nos períodos secos há maior concentração de nutrientes devido à alta evaporação, permitindo que comunidades locais tenham características próprias, desta forma levando a heterogeneidade desses ambientes (Jeppesen et al., 2015; Da Costa et al., 2016; Brasil et al., 2020). Brasil et al., (2020) observaram que, durante períodos chuvosos, os processos ambientais locais foram mais importantes para organização das comunidades fitoplanctônicas, ao passo que nos períodos de seca tanto os processos locais como espaciais regularam as variações de composição de espécies de fitoplâncton. Além disso, o período chuvoso levou a homogeneização dos habitats (reservatórios) e facilitou a dispersão do fitoplâncton, reduzindo assim a diversidade beta do fitoplâncton entre reservatórios.

No presente estudo, avaliamos a diversidade beta do fitoplâncton considerando múltiplas escalas, uma abordagem ainda pouco considerada em reservatórios do semiárido. Acreditamos que a diversidade em estudo pode mudar tanto na escala quanto com a variação da precipitação, bem como a contribuição dos componentes da diversidade beta (isto é, substituição e diferença de riqueza). Mesmo lidando com área de estudo relativamente pequenas para o alto poder de capacidade dispersivo do grupo estudado, como é característica da região semiárida, a área é composta por precipitações espacialmente distintas que podem interferir na estrutura da

metacomunidade aquática, sobretudo em sistemas como os reservatórios com especificidades próprias.

ESTRUTURA GERAL DA DISSERTAÇÃO

O presente estudo está organizado em um capítulo redigidos no formato de manuscrito com objetivo principal de avaliar a influência da variação espaço-temporal da precipitação sobre a diversidade beta da comunidade fitoplanctônica dos reservatórios do semiárido em diferentes escalas espaciais (dentro do reservatório, entre reservatórios e entre mesorregiões climáticas), bem como sobre a importância relativa dos fatores ambientais locais e espaciais. O manuscrito está intitulado “Partição dos componentes da diversidade beta do fitoplâncton de reservatórios tropicais: efeitos da precipitação em diferentes escalas espaciais e será submetido ao periódico *Freshwater Biology*.

Artigo I - Capítulo I

Partição dos componentes da diversidade beta do fitoplâncton em reservatórios do semiárido: efeitos da variação espaço-temporal da precipitação em diferentes escalas espaciais

Elizabeth Amorim da Silva^a, Rosemberg Fernandes de Menezes^b, Juliana dos Santos Severiano^a

^aPrograma de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação, Universidade Estadual da Paraíba - UEPB, Campus I, Rua Baraúnas, 351, Bairro Universitário, Campina Grande, Paraíba 58429-000, Brazil

^bUniversidade Federal da Paraíba, Centro de Ciências Agrárias, Departamento de Fitotecnia e Ciências Ambientais, 58397-000, Areia, PB, Brasil

1 Introdução

A compreensão da diversidade biológica baseada na identificação dos fatores que determinam a estruturação das comunidades em diferentes escalas espaciais e temporais é uma consideração fundamental nos esforços atuais de conservação da biodiversidade (Heino et al., 2004; Da Silva et al., 2021). Na perspectiva da abordagem espacial hierárquica (isto é, de uma escala local para regional), os estudos são focados na determinação da importância relativa dos fatores ambientais locais (por exemplo, heterogeneidade ambiental) e espaciais (por exemplo, limitação de dispersão) para explicar a dissimilaridade na composição das espécies entre sites, a chamada diversidade beta (Pires et al., 2016), bem como na avaliação do quanto dessa dissimilaridade é regida pelos componentes substituição de espécies e diferença de riqueza (Gianuca et al. 2017). Tais questões são abordadas na teoria de metacomunidades, a qual é explicada como um conjunto de comunidades locais conectadas pela dispersão de espécies que potencialmente interagem (Wilson, 1992).

Quatro modelos são propostos para caracterizar processos mecânicos que atuam em metacomunidades - alocação de espécies, efeito de massa,

dinâmica de manchas e modelo neutro, os quais percorrem entre as teorias de nicho e neutra (Leibold et al. 2004), não sendo mutuamente excludentes (Cottenie 2005; Logue et al. 2011). A alocação de espécies e o efeito de massa são ditos os principais mecanismos que explicam a dinâmica de metacomunidades de microrganismos, tais como o fitoplâncton, a parcela do plâncton capaz de realizar fotossíntese (Naselli-Flores et al., 2016; De Bie et al., 2012; Padial et al., 2014; Ng et al., 2009). Ou seja, para esses organismos, a diferença observada na diversidade beta entre os sites é prevista ser causada predominantemente pelos fatores ambientais locais. Essa afirmação é baseada no argumento que microrganismos têm alta taxa de dispersão, não sendo, assim, limitados por barreiras de dispersão (Martiny et al. 2006). Adicionasse a isto, o fato das espécies possuírem ciclo de vida curto e resposta rápida às variações nas condições ambientais locais (por exemplo, luz, nutrientes e herbivoria), o que as fazem ser altamente sensíveis às mudanças nessas condições (Pineda, 2020).

Ao particionar a diversidade beta em seus componentes (isto é, substituição e diferença de riqueza), o destaque para a comunidade fitoplanctônica é a substituição de espécies, uma vez que esta reflete em sua essência a pelos fatores ambientais locais ou espaciais (Soininen et al. 2018). A substituição de espécies ocorre pela mudança na identidade das espécies entre os sites, sem que haja perda de espécies, enquanto na diferença de riqueza, há ganho ou perda de espécies, ou seja, há diferença no número de espécies entre os sites (a chamada diversidade alfa) (Legendre, 2014). A diferença de riqueza está relacionada a dinâmica não aleatória de extinção-colonização, que frequentemente está ligada a processos determinísticos de filtragem ambiental (Si et al. 2016; Soininen et al. 2018).

Apesar dessas constatações, estudos recentes têm mostrado que os fatores espaciais também são importantes na estruturação da comunidade fitoplanctônica bem como que a diferença de riqueza pode exercer um papel tão importante quanto à substituição de espécies na geração dos padrões de diversidade beta (Hillebrand et al., 2001; Soininen et al., 2007; Ptacnik et al., 2010; Soininen et al., 2011; Ribeiro et al. 2018). Tem sido observado, por exemplo, que, assim como ocorre com macrorganismos como animais e plantas, há decaimento da similaridade na composição de espécies (isto é, aumento da diversidade beta) do fitoplâncton com a distância geográfica (Wetzel et al. 2012; Zorzal-Almeida et al. 2017). Outros estudos têm destacado que a importância relativa dos fatores espaciais para o fitoplâncton tem

relação com a conectividade hidrológica (isto é, com os diferentes graus de conectividade entre os corpos d'água) (Angeler et al. 2010; Rojo et al. 2016; Zhang et al. 2019; Brasil et al. 2020), de forma que a diversidade beta aumenta significativamente quando a conectividade é baixa.

A redução da conectividade entre os corpos d'água funciona como um processo de isolamento geográfico e, como este, influencia na diversidade beta e seus componentes porque limita a dispersão das espécies e aumenta a heterogeneidade ambiental. A heterogeneidade ambiental é resultado da diferença nas condições ambientais e aumenta a diversidade beta porque oferece mais oportunidades de nicho (Heino et al., 2015), permitindo a colonização de diferentes combinações de espécies com diferentes requerimentos ambientais (Veech & Crist, 2007; Maloufi et al., 2016). A contribuição do componente diferença de riqueza é prevista aumentar sob essas condições, uma vez que as extinções são mais evidentes com o aumento do isolamento dos habitats (Gianuca et al. 2017).

Os padrões espaço-temporais de precipitação determinam a dinâmica de (des)conectividade dos corpos aquáticos (Soininen 2010; Brasil et al., 2020). Isto é particularmente importante na região semiárida, a qual é marcada pela baixa umidade e irregularidade de chuvas, com longos períodos de escassez pluviométrica – que podem chegar a oito ou nove meses (Barbosa et al. 2012). A variabilidade espacial da precipitação é marcada pela formação de gradientes que se estendem de áreas mais secas à mais úmidas (Augustine, 2010), constituindo diferentes mesorregiões climáticas dentro do semiárido.

Foi observado que, em nível de paisagem, a precipitação levou a homogeneização dos habitats e facilitou a dispersão do fitoplâncton em reservatórios do semiárido tropical, com consequente efeito de redução da diversidade beta (Brasil et al. 2020). Nessa condição, fatores ambientais locais foram mais importantes na estruturação da comunidade, ao passo que sob condições de menor precipitação, durante a estação seca, tanto os fatores locais quanto os espaciais foram importantes (Brasil et al. 2020). Esses resultados, no entanto, contrapõem-se a diversos estudos que mostram a condição de seca ser a promotora da homogeneização biótica e ambiental na água doce que atua reduzindo o *pool* de espécies regional. Isto ocorre, em grande parte, porque a seca favorece a eutrofização e a formação de intensas florações de cianobactérias, as quais são amplamente reconhecidas como uma das grandes ameaças à biodiversidade aquática. Espécies fitoplanctônicas são eliminadas

durantes as florações porque as cianobactérias são melhores competidoras pelos recursos luz e nutrientes, além de serem pouco palatáveis para os herbívoros (Severiano et al. 2018; Vanderley et al., 2021).

A resposta de redução da diversidade do fitoplâncton à seca tem sido observada em reservatórios do semiárido, particularmente, em estudos cuja amostragem considera apenas a avaliação “dentro” dos reservatórios, ou seja, em uma escala local. No entanto, não há efetivamente estudos que mostrem a resposta da comunidade fitoplanctônica à precipitação considerando múltiplas escalas espaciais, desde uma escala local (entre locais dentro do reservatório) até escalas mais amplas (entre reservatórios dentro de uma ecorregião ou entre ecorregiões). A contribuição dos componentes substituição de espécies e diferença de riqueza para os padrões de diversidade beta gerados também são negligenciados.

Diante do exposto, o objetivo do nosso estudo é avaliar a influência da variação espaço-temporal da precipitação sobre a diversidade beta da comunidade fitoplanctônica dos reservatórios do semiárido em diferentes escalas espaciais (dentro do reservatório, entre reservatórios e entre mesorregiões climáticas), bem como sobre a importância relativa dos fatores ambientais locais e espaciais. Temos como hipóteses que a resposta da comunidade fitoplanctônica à precipitação varia com a escala espacial estudada, de forma que, em escala local (dentro dos reservatórios), a diversidade beta aumenta com a precipitação e é explicada majoritariamente pelo componente substituição de espécies. Enquanto, em escala regional (entre reservatórios e entre mesorregiões), há redução da diversidade beta e a diferença de riqueza é prevalente. Por último, hipotetizamos que a precipitação reduz importância relativa dos fatores espaciais na estruturação da comunidade fitoplanctônica nas escalas mais amplas estudadas.

2. Material e Métodos

2.1 Área de Estudo

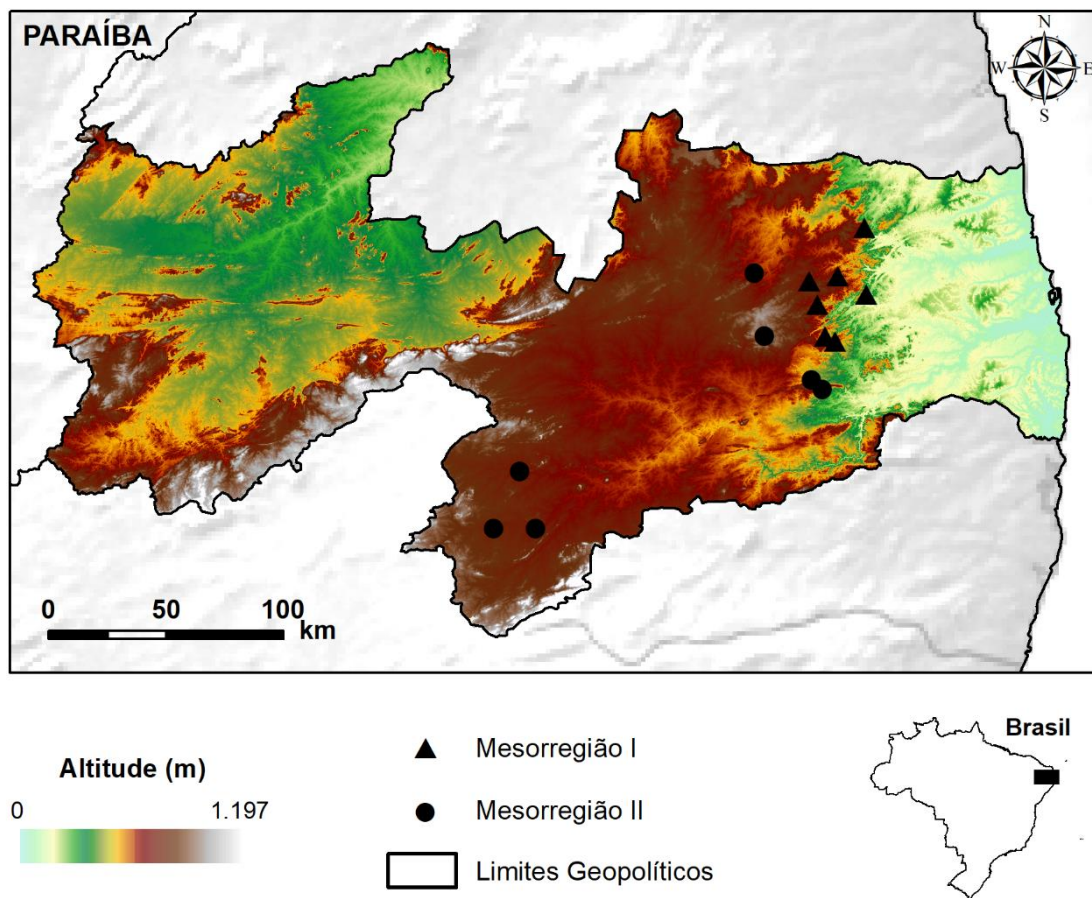
A área de estudo compreende o Planalto da Borborema (entre 06° e 08° de latitude sul e 35° e 36° de longitude oeste), o qual é considerado a principal unidade do relevo do setor oriental da região Nordeste do Brasil. Esse Planalto tem uma área de ~900 km comprimento e ~600 km de largura e atinge altitudes superiores a 600 m

(máxima de 1.197 m), que funcionam como uma barreira orográfica semelhante à um Mar de cordilheiras (Salgado et al. 2019; Maia e Bezerra, 2020).

A porção do Planalto da Paraíba estudado está inserida especificamente no estado da Paraíba, a qual compreende uma área total de drenagem de 26.908,1 Km² e é banhado pelas bacias hidrográficas dos rios Curimataú, Mamanguape e Paraíba (AESAs, 2019). Atualmente, contempla 40 reservatórios utilizados, principalmente, no abastecimento da população e dessedentação animal, além de atividades de irrigação, pesca e lazer (AESAs, 2019).

O clima na região é tipicamente semiárido (BSh' de acordo com a classificação de Köppen), mas pode exibir grande variação em resposta à topografia e altitude. Essa variação permite a distinção de duas mesorregiões climáticas, aqui denominadas de Borborema úmida e Borborema seca. A Borborema úmida está localizada à vertente do barlavento (leste) e apresenta clima mais úmido, em decorrência das chuvas orográficas abundantes na região (~1200 mm/ano), e mais frio, com média térmica em torno de 22°C. Escarpas orientais dessa mesorregião são influenciadas pelas precipitações pluviométricas elevadas, solos mais profundos e formações florestais úmidas associadas aos ventos úmidos reconhecidas como Brejos de Altitude. A Borborema seca é localizada à vertente do sotavento (oeste), apresenta clima mais seco (~500 mm/ano) e mais quente, com média térmica anual em torno dos 25°C (IBGE, 1985). A vertente norte-ocidental dessa mesorregião é caracterizada por solos mais rasos e vegetação xerófila.

Figura 1. Localização dos reservatórios estudados nas mesorregiões Borborema úmida e Borborema seca, localizadas no Planalto da Borborema, estado da Paraíba, Brasil.



Fonte: Autor.

2.2 Delineamento amostral

As amostragens foram realizadas em 14 reservatórios no Planalto da Borborema, sendo sete em cada mesorregião (isto é, Borborema úmida e Borborema seca) (Figura 1; Tabela 1), durante as estações de chuva (maio a julho de 2018) e seca (janeiro de 2020). Em cada reservatório, selecionamos aleatoriamente sete locais na região litorânea para coleta de água na subsuperfície da coluna d'água (0,5 m) para análise das variáveis físicas e químicas da água e da comunidade fitoplanctônica. Também obtivemos dados relativos à profundidade nos pontos amostrados, ocupação por macrófitas aquáticas (presença/ausência) e de o uso e cobertura da terra. Todos os pontos foram georreferenciados utilizando o *Global Positioning System* (GPS).

Os dados relativos as variáveis físicas e químicas da água, profundidade, ocupação por macrófita e uso e cobertura da terra foram utilizados para estimar a heterogeneidade ambiental dos reservatórios, a medida utilizada em nosso estudo para determinar a importância dos fatores ambientais locais. Enquanto as

coordenadas geográficas (latitude e longitude) foram utilizadas como variáveis espaciais para mensurar a importância dos fatores espaciais.

Tabela 1. Coordenadas geográficas (latitude e longitude), altitude, área, volume máximo acumulado e profundidade máxima nos reservatórios estudados nas mesorregiões Borborema úmida e Borborema seca, localizadas no Planalto da Borborema, estado da Paraíba, Brasil. -, dado não disponível

Mesorregião/ Reservatórios	Latitude	Longitude	Altitude (m)	Precipitação (mm ano ⁻¹)	Temperatura do ar (°C)	Área (m ²)	Volume máximo acumulado (m ³)	Profundidade e máxima (m)
Borborema úmida								
Saulo Maia	6°55'36.8"	35°40'38.4"	442,82	1300	22,1	991.902,92	9.833.615	31,0
Camará	7°53'19.0"	36°50'30.0"	447,18	1240	22,1	1.631.552	26.500.000	44,0
Lagoa de Remígio	6°58'03.5"	35°47'38.5"	531,40	1114	21,7	-	-	-
Pitombeira	6°59'30.8"	35°38'57.0"	359,81	1037	24,5	267.000,00	2.955.820	20,0
Massaranduba	7°09'9.35"	35°43'52.3"	357,47	1023	23,3	86400.00	604.390	24,0
Lagoa do Matias	6°44'7.56"	35°34'46.3"	446,44	1002	23,7	273440.00	1.239.883	21,0
Chupadouro II	7°11'32.8"	35°40'49.7"	455,09	992	23,5	119000.00	634.620	16,0
Borborema seca								
Gavião	7°21'34.2"	35°46'51.8"	481,00	761	24,0	170.240,00	1.450.840	21,0
Galante	7°19'12.2"	35°47'18.7"	308,00	715	24,0	-	22.332.348	-
Milhã	7°08'54.7"	35°57'45.1"	654,00	635	21,7	186.941,00	802.684	13,0
Poções	7°53'40.0"	37°00'33.0"	568,00	592	22,9	7744125.00	29.861.562	13,5
Sumé	7°40'13.0"	36°54'32.0"	532,00	553	22,9	8518250.00	44.864.100	15,8
Camalaú	7°53'19.0"	36°50'30.0"	533,00	545	23,0	7.894.320,00	48.107.240	22,0
Algodão	6°54'36.0"	36°00'17.0"	459,00	507	22,7	409.850,00	1.025.425	8,0

Fonte: Autor.

2.2.1. Análise quali-quantitativa da comunidade fitoplanctônica

As amostras para análise da comunidade fitoplanctônica foram obtidas diretamente da água dos reservatórios, armazenadas em recipientes plásticos de 100 mL e fixadas com solução de Lugol acético 1%.

A identificação das espécies foi realizada a partir da confecção de lâminas semi-permanentes e posterior observação em microscópio óptico Zeiss Axioskop 40 (Carl Zeiss, Jena, Alemanha), utilizando bibliografia especializada (Komarek; Agnostidis, 1986; Baker, 1991, 1992; Bicudo; Menezes, 2005). A análise quantitativa foi realizada utilizando o método de sedimentação de Utermöhl (1958), em microscópio invertido Zeiss, modelo Axiovert10, com aumento de 400x. O tempo de

sedimentação foi de pelo menos três horas para cada centímetro de altura da câmara (Margalef 1983). Um transecto da câmara foi contado para cada amostra e a densidade (célula mL⁻¹) foi mensurada utilizando a fórmula descrita por Ross (1979): $[(n \times 1000) / s \times h \times c]$, onde n= número de células contadas, s= área do campo, h= altura da câmara de sedimentação, c= número de campos contados. O biovolume (mm³ L⁻¹) foi estimado multiplicando a densidade celular pela média do volume das células (~30 indivíduos) calculado a partir de modelos geométricos aproximados às formas das células, conforme descrito por Hillebrand et al. (1999). Por fim, cada mm³ L⁻¹ do biovolume celular foi convertido em mg L⁻¹ de biomassa (Wetzel e Liguens, 2000).

2.2.2. Variáveis físicas e químicas da água

Foram mensurados *in situ* as variáveis temperatura da água (°C), pH, condutividade elétrica (µS cm⁻¹), potencial redox ORP (ppm) e profundidade (m) com a sonda multiparâmetro HORIBA (modelo U-22, Kioto, Japão). A transparência da água (cm) foi medida com a utilização do disco de Secchi.

Amostras de água para análise do nitrogênio total (NT; µg L⁻¹), fósforo total (PT; µg L⁻¹), carbono orgânico total (COT; mg L⁻¹) e sólidos suspensos totais (SST; mg L⁻¹) foram armazenadas em garrafas de polietileno, acondicionadas em caixa térmica e conduzidas ao laboratório. As amostras para NT e PT foram congeladas até o momento da análise, enquanto que para análise de COT foram preservadas por acidificação (H₂PO₄). As concentrações de NT e PT foram analisadas pelo método colorimétrico do ácido ascórbico, posterior à oxidação com persulfato de potássio (Valderrama, 1981). A razão NT:PT foi calculada, tomando-se as frações totais de nitrogênio e fósforo para cada amostra, sendo calculada usando a mesma média ponderada utilizada para o balanço de massa (Bittencourt-Oliveira, 2001). As concentrações de SST foram determinadas após a filtração do material particulado em filtros de fibra de vidro Whatman GF/C que foram previamente secos e pesados (APHA, 1998).

Para os sólidos voláteis (orgânico e inorgânico), os filtros GF/F Whatman foram enxaguados em água destilada, depois incinerados a 500°C por 60 minutos, e levados ao dissecador. Após secos, foram pesados (peso A) e guardados em envelope de alumínio identificado. Em campo, a água foi filtrada com auxílio de uma bomba a vácuo

e os filtros foram armazenados no frio e escuro. Em laboratório, os filtros foram secos a 105 °C por 12 horas, depois levados para o dessecador, pesados até atingir um peso constante (Peso B). Os filtros foram incinerados a 500°C por 3h e pesados novamente (peso C). Os valores dos sólidos voláteis foram a diferença do peso B e o peso C (APHA, 2005).

2.2.3. Ocorrência de macrófitas aquáticas

A ocorrência de macrófitas aquáticas foi determinada através da observação da presença (1) e ausência (0) delas em cada local de amostragem dos reservatórios. Para cada local foi considerado um diâmetro de cinquenta metros ao redor do ponto.

2.2.4. Uso e cobertura da terra

O uso e cobertura da terra foi aferido usando imagens de 4800 x 2912 de resolução, máxima resolução permitida pelo *Google Earth Pro*. Essas imagens foram georreferenciadas e, posteriormente, classificadas com auxílio de um arquivo de assinatura. Como auxílio à classificação, especialmente em reservatórios onde a imagem georreferenciada apresentava nuvem e sombra, utilizou-se o índice de vegetação por diferença normalizada (NDVI) calculado a partir de imagens do satélite Sentinel-2, Level-1C, Sensor MSI (*Multispectral Instrument*), de resolução espacial 10 m nas bandas VNIR (vermelho e infravermelho próximo), com data de passagem em 5 de julho de 2018 e 24 de novembro de 2019. Para tal, transformaram-se as bandas 4 (vermelho) e 8 (infravermelho próximo) em valores de reflectância pela equação $REF = ND / 10.000$ (ND – número digital). Posteriormente, computou-se o NDVI (Rouse et al., 1974), sendo ρ a reflectância das bandas do infravermelho próximo (IVP) e do vermelho (V).

As classes isoladas foram as seguintes: 1. Formação florestal-arbórea: tipos de vegetação de grande porte com predomínio de dossel contínuo; 2. Formação arbórea-arbustiva: tipos de vegetação majoritariamente de médio porte com presença de elementos arbóreos e predomínio de espécies de dossel semi-contínuo; 3. Formação arbustiva: formação de um estrato herbáceo contínuo em associação com um estrato arbustivo-arbóreo descontínuo.; 4. Pastagem: áreas de pastagens naturais ou plantadas, vinculadas a atividade agropecuária; 5. Infraestruturas: inclui as zonas urbanas e outras de uso intensivo, estruturas por edificações e sistema viário; 7. Afloramentos naturais: rocha exposta devido à ação de processos naturais.

As áreas de influência (*buffers*) foram de 50 m, 100 m e 500 m no entorno dos reservatórios (Soininen e Luoto, 2012) e foram delimitadas através da ferramenta geoespacial *buffer*. Para densidade de biomassa lenhosa viva acima do solo, os dados de biomassa lenhosa (*above ground biomass* – AGB) foram obtidos a partir de uma raster de 30 m de resolução disponível em www.globalforestwatch.org (Zarin et al., 2016), grade 00N-040W. Através de uma estatística zonal, obteve-se a média dos pixels presentes em cada um dos *buffers*, em cada um dos reservatórios.

A seleção da escala de *buffer* (50 m, 100 m ou 500 m) mais adequada para representar o uso e cobertura da terra em nosso trabalho foi realizada utilizando a Análise de Correspondência Destendenciada (DCA), conforme descrito por Peng et al. (2021). Nessa análise, as escalas de *buffer* foram avaliadas individualmente como variáveis explicativas das variáveis físicas e químicas da água (variáveis resposta). O uso e cobertura do solo no *buffer* de 50 m mostrou a maior interpretação das variáveis físicas e químicas da água (Variância total explicada igual a 57,47%; Apêndice 1) e, assim, foi selecionado para as análises subsequentes.

2.3 Análise de dados

2.3.1. Heterogeneidade ambiental

A heterogeneidade ambiental foi estimada para resumir a variabilidade no conjunto de dados relativos às variáveis físicas e químicas da água, ocorrência de macrófitas e uso e ocupação da terra. Realizamos essa avaliação considerando as escalas espaciais estudadas (no Planalto da Borborema, entre as mesorregiões, entre os reservatórios em cada mesorregião e dentro dos reservatórios) nas estações de chuva e seca. Para isso, utilizamos o método de homogeneidade multivariada de dispersão de grupos (PERMDISP; Anderson, 2006), com base em distância Euclidiana (Legendre e Legendre, 1998).

O PERMDISP mensura a heterogeneidade ambiental pelo cálculo da distância de cada amostra ao centroide do seu grupo (em nosso caso, cada reservatório para a escala Planalto da Borborema, cada mesorregião na escala entre as mesorregiões, cada reservatório na escala dentro das mesorregiões e entre cada site na escala dentro dos reservatórios) em um espaço multidimensional obtido em uma Análise de Coordenadas Principais (PCoA). Sendo, dessa forma, interpretado que quanto maior a distância média dos reservatórios/sites amostrados ao centróide do grupo, maior é a heterogeneidade ambiental. Avaliamos a existência de diferença significativa na

heterogeneidade ambiental considerando as estações climáticas, as escalas espaciais estudadas e a interação entre esses fatores utilizando o Modelo Linear Generalizado (GLM), com o erro de distribuição Gaussiana e o link “identidade” como função. Diferenças significativas entre as médias foram determinadas utilizando o teste de comparação múltipla *post hoc* de Tukey.

Para resumir a informação sobre uso e cobertura da terra do *buffer* de 50 m e utilizarmos na estimativa da heterogeneidade ambiental, nós realizamos uma Análise de Componentes Principais (PCA; Legendre e Legendre 1998). Para isto, nós utilizamos uma transformação do arco seno nos dados de proporção de uso e cobertura da terra (Crawley 2007). De acordo com o critério Broken-Stick (Jackson 1993), apenas o primeiro componente principal de cada PCA precisa ser mantido.

As variáveis utilizadas na PERMDISP foram logaritimizadas ($\log [x+1]$) e o nível de significância considerado foi de 5% ($p < 0,05$). A PERMDISP foi realizada utilizando a função “betadisper” e a PCA a função “decostand”, ambas no pacote “vegan” (Oksanen et al. 2020), no software R 4.0.4 (R Development Core Team, 2021).

2.2.1. Estrutura da comunidade fitoplanctônica

A similaridade na estrutura da comunidade fitoplanctônica entre as mesorregiões nas estações de chuva e seca quanto a abundância relativa dos grupos taxonômicos foi avaliada através da análise de agrupamento (*Cluster Analysis*). A matriz de similaridade foi baseada no coeficiente de similaridade de Bray-Curtis e a análise foi realizada no software PRIMER® 6.

A significância dos grupos formados na análise de agrupamento foi avaliada com a Análise Permutacional Multivariada de Variância (PERMANOVA) (com 9999 permutações), aplicada no designer de dois fatores: mesorregião (dois fatores fixos: mesorregião Borborema úmida e mesorregião Borborema seca) e estação (dois fatores fixos: chuva e seca) (Anderson et al., 2008). Essa análise foi realizada no software R 4.0.4, utilizando a função “adonis” no pacote “vegan”.

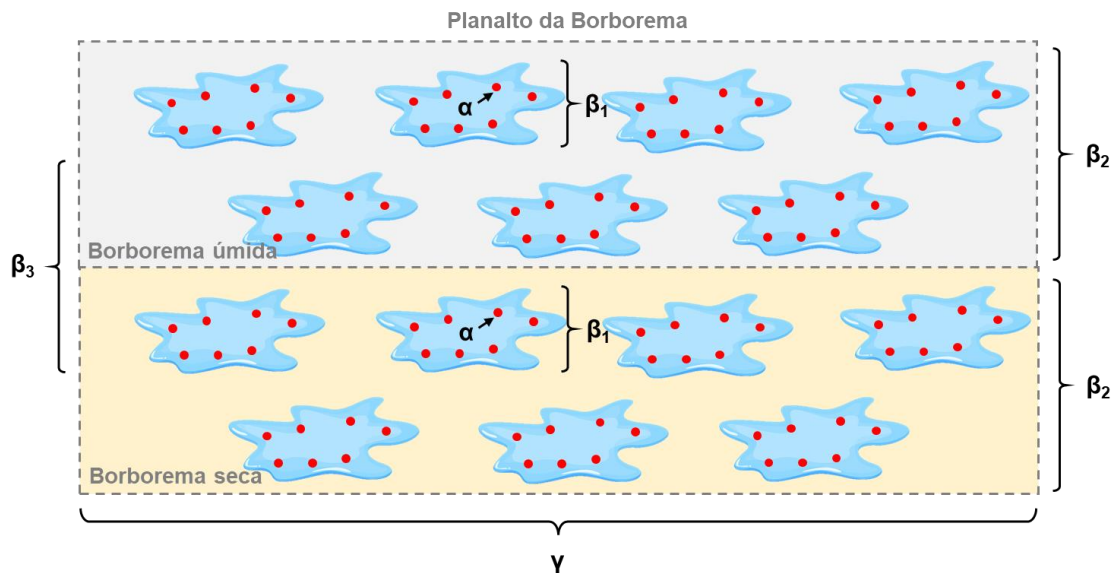
2.2.2. Partição aditiva da diversidade e decomposição da diversidade beta total em substituição e diferença de riqueza

Para avaliar a diversidade beta nas diferentes escalas espaciais estudadas, nós utilizamos a análise de partição aditiva da diversidade. O particionamento de diversidade aditiva tem a vantagem de permitir que a diversidade beta nas diferentes

escalas espaciais seja diretamente comparada quantitativamente entre si e com as diversidades alfa e gama (Steven, 2011).

A riqueza de espécies foi particionada de forma aditiva, com $\gamma = \alpha + \beta_1 + \beta_2 + \beta_3$ (Lande 1996), onde α refere-se à diversidade dentro das unidades amostrais (sites), gama refere-se à diversidade total no planalto da Borborema, e β_1 , β_2 e β_3 referem-se à diversidade beta em cada uma das escalas espaciais estudadas: β_1 , diversidade entre os sites em cada reservatório; β_2 , diversidade entre os reservatórios em cada mesorregião; e β_3 , diversidade entre as mesorregiões (Figura 2).

Figura 2. Esquema do particionamento aditivo da diversidade realizado em nosso estudo nos reservatórios do Planalto da Borborema. α , unidades amostrais (sites); β_1 , entre sites dentro do reservatório; β_2 , entre reservatórios em cada mesorregião; β_3 , entre mesorregiões.



Fonte: Autor.

A análise do significado da contribuição de cada nível hierárquico foi realizada por meio da distribuição aleatória dos indivíduos entre as amostras e dentro delas. O processo de randomização foi repetido 999 vezes para obter distribuições nulas α e β em cada nível hierárquico (Crist et al., 2003). Com este método, testamos se os valores observados foram maiores ou menores do que esperado ao acaso, sendo adotado um nível de significância de 5% ($p < 0.05$) para inferir que a diversidade observada era significativamente diferente do esperado pelo modelo nulo.

A decomposição da diversidade beta total (β_{total}) em substituição (β_{rep}) e diferença de riqueza (β_{rich}) foi realizada de acordo com Podani & Schmera (2011). O valor de β_{total} varia entre 0 e 1 e corresponde a soma da β_{rep} e β_{rich} ($\beta_{total} = \beta_{rep}$

+ β_{rich}). Quanto mais próximo aos valores de β_{total} , maior é a contribuição da substituição ou diferença de riqueza para a diversidade β . Todas as análises estatísticas foram realizadas no software R 4.0.4, usando as funções “betamulti”, “adipart” e “BUT” nos pacotes “betapart” (Baselga et al. 2021), pacote “vegan”, função “beta.div”.

2.2.3. Importância relativa dos processos ambientais locais e espaciais na diversidade fitoplanctônica

Para determinar a importância relativa dos fatores ambientais locais (isto é, heterogeneidade ambiental) e espaciais (isto é, distância geográfica) na determinação da diversidade do fitoplâncton nas escalas espaciais mais amplas estudadas (Planalto da Borborema e mesorregiões Borborema úmida e Borborema seca) foi realizada uma Análise de Redundância Parcial (pRDA; Legendre e Legendre, 1998). Para a realização dessa análise, foram utilizadas três matrizes: (1) uma matriz com os dados da comunidade fitoplanctônica transformada em Hellinger; (2) uma matriz com os dados da heterogeneidade ambiental; e (3) uma matriz de distância geográfica submetida às Coordenadas Principais de Matrizes Vizinhas (PCNM), utilizando as coordenadas geográficas de cada reservatório, nas quais os eixos gerados (autovetores) foram utilizados como variáveis espaciais explicativas.

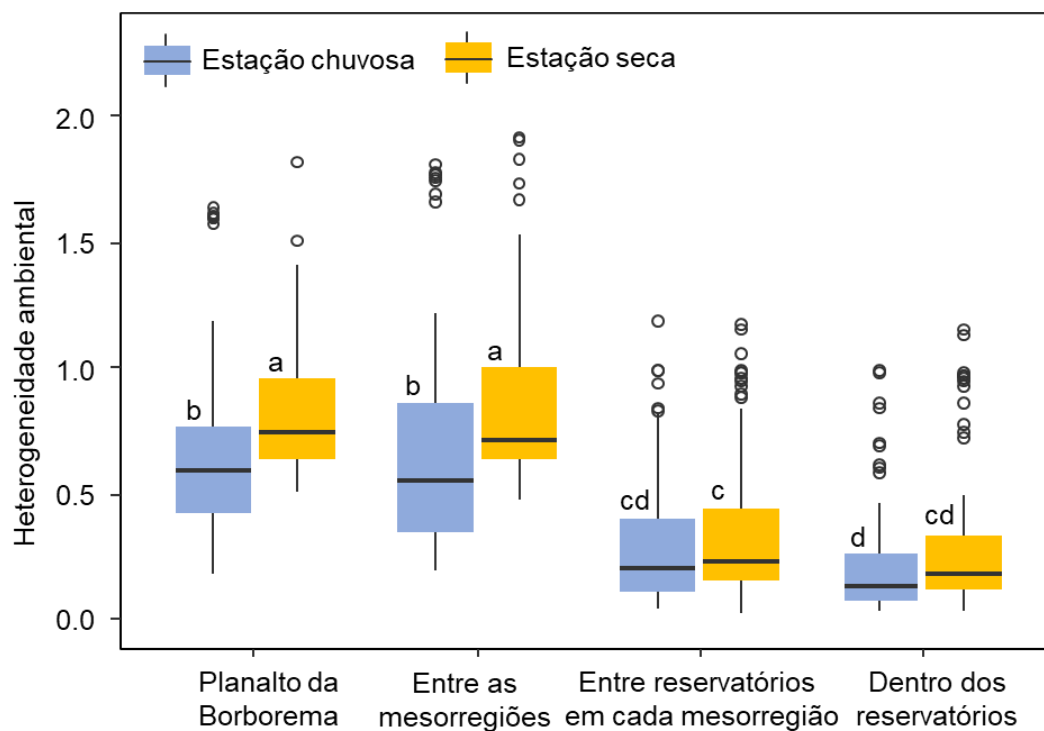
Foi realizado um procedimento *forward selection* nos dados espaciais para identificar o eixo da PCNM explicativo que seria incluída na análise (BLANCHET et al., 2008). Os resultados da pRDA foram baseados em valores ajustados de R^2 , e a significância da variação espacial pura e de heterogeneidade pura ($p < 0,05$) foi determinada usando testes de Monte Carlo com 999 randomizações (Peres-Neto et al., 2006). A análise pRDA foi representada pelo diagrama de Venn. Todas as análises foram realizadas no software R 4.0.4, sendo a transformação da matriz da comunidade fitoplanctônica em Hellinger realizada utilizando a função “decostand”, a PCNM a função “pcnm” e a pRDA a função “varpart”, todas no pacote “vegan”.

3. Resultados

3.1. Heterogeneidade ambiental

Observamos diferença significativa na heterogeneidade ambiental entre as estações climáticas ($F_1= 24,80$; $p < 0,001$), as escalas espaciais estudadas ($F_3= 129,75$; $p < 0,001$) e na interação entre esses fatores ($F_3= 2,39$; $p= 0,042$). A heterogeneidade ambiental foi significativamente maior na estação seca nas escalas planalto da Borborema e entre as mesorregiões (Figura 3). No entanto, não foi observada diferença significativa entre essas escalas espaciais quando comparadas nas estações de chuva e seca. Entre reservatórios em cada mesorregião e dentro dos reservatórios, não observamos diferença significativa na heterogeneidade ambiental entre as estações de chuva e seca e quando comparados entre si (Figura 3).

Figura 3. Heterogeneidade ambiental nas estações chuvosa e seca no Planalto da Borborema, entre as mesorregiões, entre os reservatórios em cada mesorregião e dentro dos reservatórios, localizados no estado da Paraíba, Brasil. As extremidades inferior e superior dos *box-plots* são o primeiro e o terceiro quartis, respectivamente, e a linha central representa a média aritmética. Os círculos (○) representam os *outliers*. *Box-plots* com a mesma letra não diferem significativamente ($p < 0,05$).



Fonte: Autor.

3.2. Estrutura da comunidade fitoplanctônica

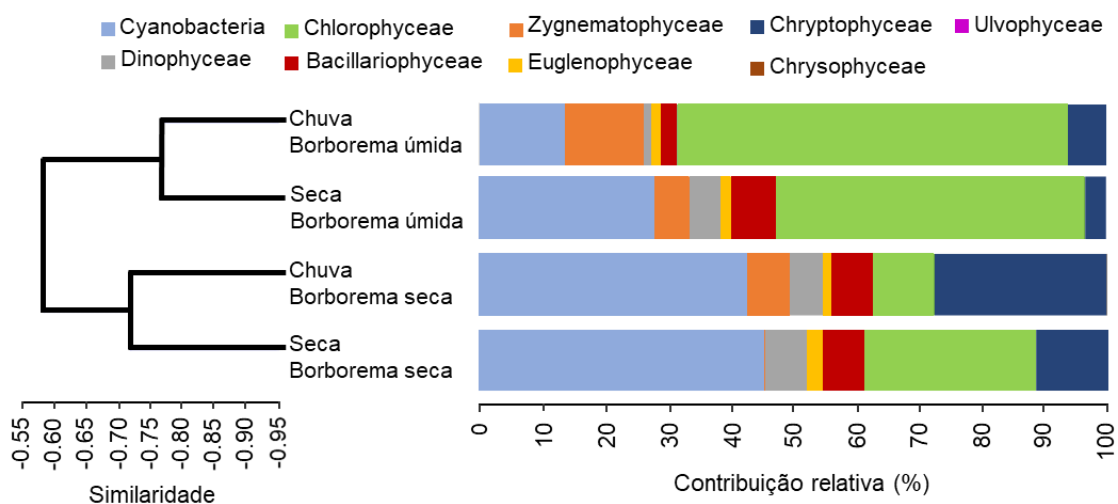
Identificadas 120 espécies fitoplanctônicas no Planalto da Borborema, pertencentes aos grupos taxonômicos Chlorophyceae (44 espécies), Cyanobacteria (23 espécies), Bacillariophyceae (20 espécies), Euglenophyceae (16 espécies),

Zygnemaphyceae (10 espécies), Dinophyceae (3 espécies), Cryptophyceae (2 espécies), Chysophyceae (1 espécie) e Ulvophyceae (1 espécie).

Observamos diferença significativa na estrutura da comunidade fitoplanctônica entre as estações chuvosa e seca (PseudoF= 0.017; $p= 0.0071$), entre as mesorregiões (PseudoF= 0.04; $p= 0.0001$) e dentro de cada mesorregião nas estações chuvosa e seca (PseudoF= 0.011; $p= 0.04$) (Figura 4). Na Borborema úmida, as Chlorophyceae (62,02±14,59%) foram as mais abundantes na estação chuvosa, seguidas das Cyanobacteria (13,82±3,26%) (Figura 4). Na seca, a abundância das Chlorophyceae reduziu significativamente enquanto das Cyanobacteria aumentou (Figura 4). Apesar disso, o padrão de abundância observado na chuva foi mantido, ou seja, as Chlorophyceae continuaram as mais abundantes (49,11±11,13%), seguidas das Cyanobacteria (28,11±8,58%). A clorófitcea *Monoraphidium irregulare* (G.M. Smith) Komárková-Legnerová 1969 foi a espécie mais abundante tanto na estação chuvosa (92,60%) quanto na seca (72,39%) na Borborema úmida (Apêndice 2).

Na Borborema seca, as Cyanobacteria foram as mais abundantes na estação chuvosa (42,66±11,36%), seguidas de Cryptophyceae (27,28±36,05%), enquanto na estação seca as Cyanobacteria (45,68±8,48%) foram mais abundantes, seguidas das Chlorophyceae (27,07± 2,37%) (Figura 4). A cianobactéria *Raphidiopsis raciborskii* foi a espécie mais abundante tanto na estação chuvosa (52,29%) quanto na seca (39,05%) (Apêndice 2).

Figura 4. Análise de agrupamento com a abundância dos grupos taxonômicos da comunidade fitoplanctônica nas estações de chuva e seca das mesorregiões Borborema úmida e Borborema seca, localizadas no Planalto da Borborema, estado da Paraíba, Brasil.

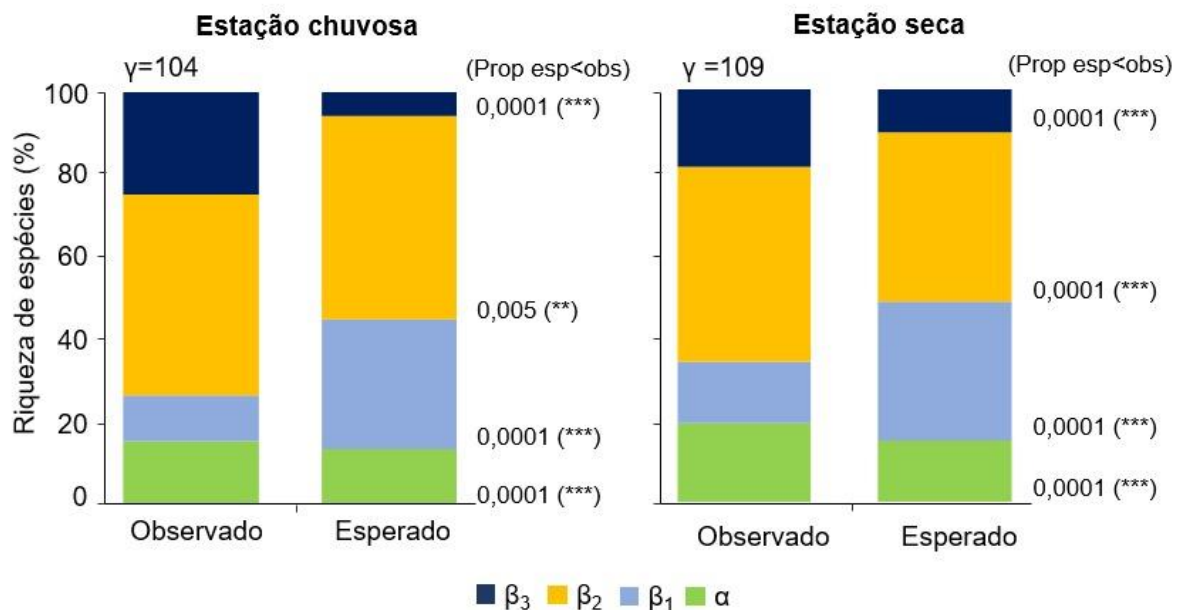


Fonte: Autor.

3.3. Partição aditiva da diversidade e decomposição da diversidade beta total em substituição e diferença de riqueza

A partição aditiva da diversidade mostrou haver maior diversidade dentro dos sites ($\alpha= 19,20\%$), entre os sites ($\beta_1= 44,03\%$) e entre reservatórios ($\beta_2= 21,10\%$), sendo significativamente maior na estação seca (Prop esp<obs=0,0001 em ambos). Em contrapartida, a diversidade entre as mesorregiões ($\beta_3= 27,18\%$) foi significativamente maior na estação chuvosa (Prop esp<obs=0,0001) (Figura 5).

Figura 5. Diversidade observada e esperada da partição de diversidade aditiva para a riqueza de espécies da comunidade fitoplanctônica no Planalto da Borborema, estado da Paraíba, Brasil. α , diversidade nas unidades amostrais (sites); β_1 , diversidade entre sites dentro do reservatório; β_2 , diversidade entre reservatórios em cada mesorregião; β_3 , diversidade entre mesorregiões; e γ , diversidade total (Planalto da Borborema).

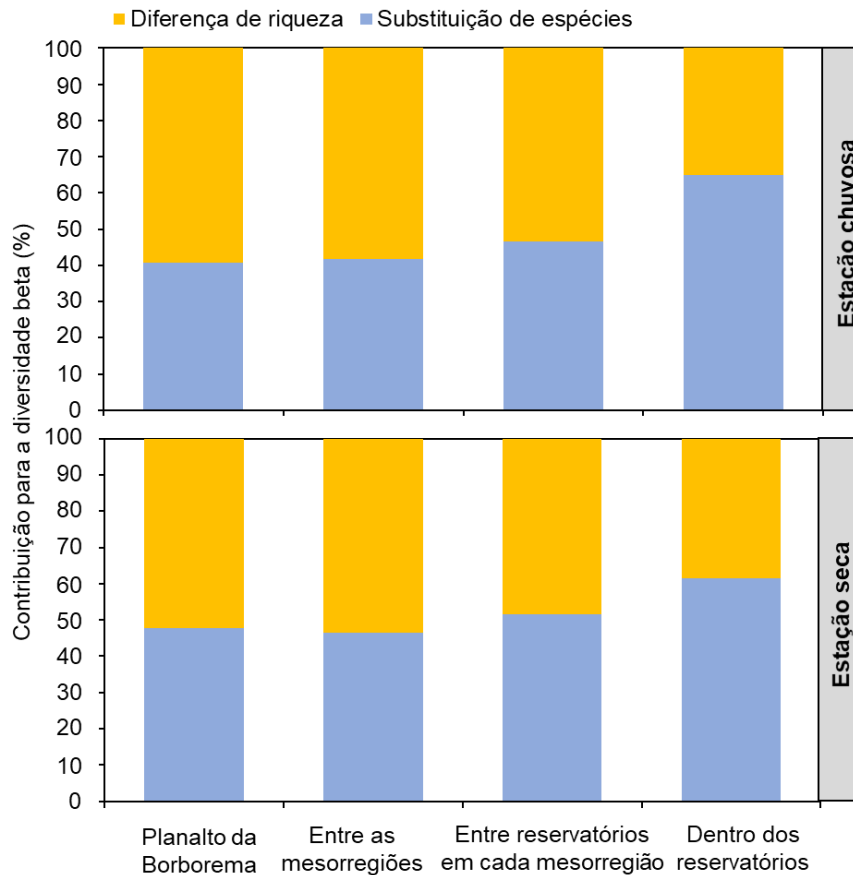


Fonte: Autor.

Ao decompor a diversidade beta em seus componentes (isto é, substituição e diferença de riqueza) (Figura 6), observamos que a substituição de espécies mostrou maior contribuição na escala dentro dos reservatórios (contribuição > 50% em ambas as estações), especialmente na estação chuvosa (64%). Entre reservatórios em cada mesorregião, a substituição de espécies mostrou maior contribuição na estação seca (51%), enquanto na chuva foi a diferença de riqueza (53%). A diferença de riqueza também mostrou maior contribuição na diversidade beta, dessa vez, tanto na estação chuvosa quanto na seca, nas escalas Planalto da Borborema (chuva: 59%; seca:

52%) e entre as mesorregiões (chuva: 58%; seca: 54%), apesar da contribuição desse componente ser maior na estação chuvosa quanto comparado à seca (Figura 6).

Figura 6. Contribuição dos componentes substituição de espécies e diferença de riqueza para a diversidade beta da comunidade fitoplanctônica nas estações chuvosa e seca no Planalto da Borborema, entre as mesorregiões, entre os reservatórios em cada mesorregião e dentro dos reservatórios, localizados no estado da Paraíba, Brasil.

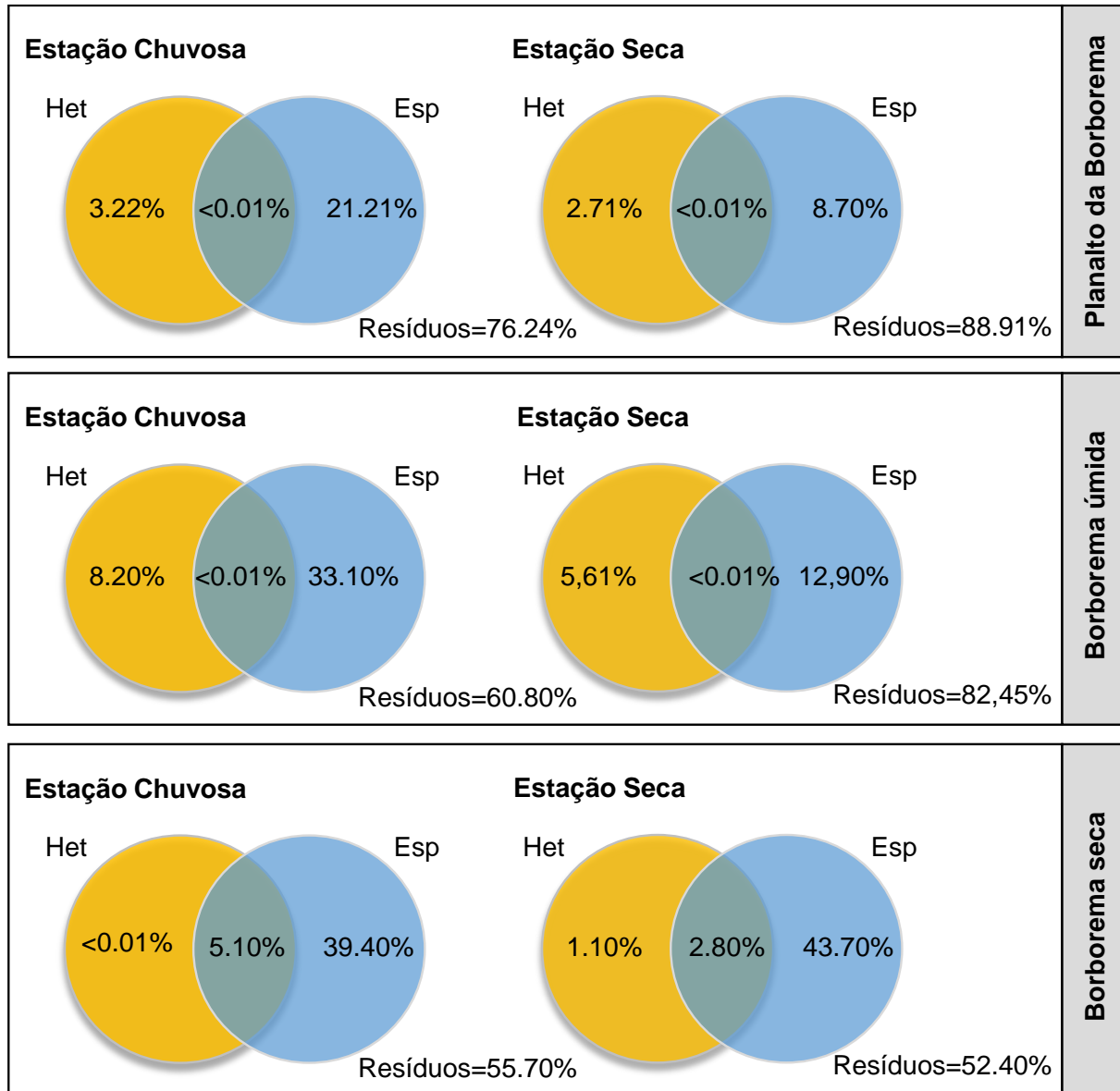


Fonte: Autor.

3.3. Importância dos fatores ambientais locais e espaciais na diversidade fitoplanctônica

A análise de Redundância Parcial (pRDA) mostrou a importância relativa da heterogeneidade ambiental e do espaço na diversidade da comunidade fitoplanctônica no Planalto da Borborema e dentro das mesorregiões Borborema úmida e Borborema seca (Fig. 7). Independente da estação climática, a diversidade da comunidade fitoplanctônica foi explicada predominantemente pelos fatores espaciais puros, especialmente na Borborema úmida. Nesta mesorregião, foi a importância da heterogeneidade ambiental e espaço foi maior na estação seca, enquanto no Planalto da Borborema e na Borborema úmida isso foi observado na estação chuvosa (Figura 7).

Figura 7. Análise de Redundância Parcial (pRDA) representada pelo diagrama de Venn com a importância relativa (%) da heterogeneidade ambiental (Het) e do espaço (Esp) na diversidade da comunidade fitoplanctônica no Planalto da Borborema e dentro das mesorregiões Borborema úmida e Borborema seca, estado da Paraíba, Brasil.



Fonte: Autor.

4. Discussão

Nosso estudo avaliou os efeitos da precipitação sobre a diversidade beta da comunidade fitoplanctônica de reservatórios do semiárido em diferentes escalas espaciais, bem como sobre a importância relativa dos fatores ambientais locais e espaciais na estruturação dessa comunidade. Conforme hipotetizamos, a precipitação

causou efeitos significativos sobre a diversidade beta da comunidade fitoplanctônica e esses efeitos variaram com a escala espacial estudada.

Esse resultado também contraria diversos estudos que mostram a seca sendo um fator de homogeneização biótica que atua como um filtro ambiental, selecionando apenas as espécies que toleram tais condições (Veech & Crist, 2007; Heino et al., 2015; Maloufi et al., 2016). Dentre essas condições estão o aumento na concentração de nutrientes, na salinidade, no pH e a intensificação das florações de cianobactérias (Angeler et al., 2010; Rojo et al., 2012; Jeppesen et al., 2005). Assim como previsto nesses estudos, nós observamos que a seca favorece o crescimento das cianobactérias, uma vez que as maiores abundâncias desses organismos foram registradas na estação seca do local mais seco (isto é, na Borborema seca). Isto indica que as florações de cianobactérias não são um fator promotor da perda da diversidade da comunidade fitoplanctônica em nosso estudo. Na seca, os corpos d'água se tornam mais isolados, o que limita a dispersão e contribui para a heterogeneidade ambiental, resultando no aumento da diversidade beta (Melo Lins et al., 2017; Brasil et al. 2020). O aumento da heterogeneidade ambiental atua aumentando a diversidade porque oferece mais oportunidades de nicho (Heino et al., 2015), permitindo a colonização de diferentes combinações de espécies com diferentes requerimentos ecológicos (Veech & Crist, 2007; Maloufi et al., 2016).

Também foi na estação seca que observamos a maior diversidade beta na escala entre reservatórios em cada mesorregião, o que confirma nossa hipótese do papel da precipitação na homogeneização biótica. No entanto, entre mesorregiões, o mesmo não foi observado, uma vez que registramos a maior diversidade beta na estação chuvosa. Apesar de algumas espécies terem requisitos de nicho muito diferentes e baixa aptidão em alguns reservatórios, na estação chuvosa há o aumento do volume de águas o que possibilita a conexão e facilita a dispersão passiva, mantendo suprimentos dos novos colonizadores (Rocha et al., 2020).

Confirmamos a hipótese que a diversidade beta em escala local é explicada majoritariamente pela substituição de espécies e que a precipitação atuou aumentando a contribuição relativa desse componente nessa escala. A diferença de riqueza prevaleceu nas demais escalas estudadas (Planalto da Borborema, entre mesorregiões e entre reservatórios em cada mesorregião), especialmente na estação chuvosa, o que confirma a hipótese da precipitação aumentar a importância relativa desse componente com o aumento da escala espacial estudada. Tal ocorrido pode ter

acontecido, pois a contribuição da substituição e diferença de riqueza está relacionada com o tipo de dispersão das espécies nos ecossistemas de água doce (Gianuca et al., 2017) e a heterogeneidade ambiental do habitat analisado (Moloufi et al., 2016), na qual táxons que se dispõem passivamente são propensos a substituição de espécies em comunidades locais (Paripatyadar et al., 2019).

Quanto a hipótese que a precipitação reduziria a importância dos fatores espaciais na estruturação da comunidade fitoplanctônica nas escalas mais amplas estudadas, confirmamos na Borborema seca. No entanto, na Borborema úmida e no Planalto da Borborema a importância do espaço foi maior na estação chuvosa. Este achado contrasta com a literatura sobre comunidade microscópicas, como o fitoplâncton, que regularmente evidenciam a heterogeneidade essencial para a estrutura dessas comunidades na estação seca (Wojciechowski et al., 2017; Brasil et al., 2020), confirmando parcialmente nossa hipótese de que os processos espaciais na formação das comunidades fitoplanctônicas são mais importantes na estação seca do que na chuvosa nas escalas mais amplas estudadas.

Estudos anteriores também mostram que por serem planctônicos fatores espaciais foram mais importantes para explicar a estrutura de comunidades em ambientes conectados e que a alta capacidade dispersiva dessas espécies pode esclarecer a baixa intervenção dos fatores ambientais sobre a composição dessas metacomunidades (Heino et al. 2015; Rocha et al., 2020). Durante a estação chuvosa, eventos de altos fluxos podem permitir que esses organismos alcancem locais conectados, influencie na estrutura da comunidade, reduzindo a limitação da dispersão (Vanschoenwinkel et al., 2008; Zhão et al., 2017), assim, a imigração e emigração de indivíduos entre manchas são fortalecidas pelo alto fluxo desses organismos que excede o impacto dos fatores ambientais na estação chuvosa (Vanschoenwinkel et al., 2007; Guélat et al., 2008). Entretanto, Brasil et al. (2020) destacou que a conectividade hidrológica não efetua função clara na estrutura da metacomunidade planctônica em reservatórios do semiárido tropical. Considerando que agentes de transmissores passivos são auxiliares na dispersão, como o vento, ações humanas e aves migratórias (Vanschoenwinkel et al., 2008).

5. Conclusão

Com nosso estudo concluímos que, em escala local, há maior heterogeneidade biótica na estação seca em decorrência ao aumento da heterogeneidade ambiental

possibilitando maiores oportunidades de nicho. Tais condições propiciam à colonização de espécies distintas, bem como à floração de cianobactérias, que em nosso estudo não foi suficiente para promover homogeneização biótica. Em escala regional, a dispersão é facilitada pelas as conexões, suprindo os novos colonizadores, aumentando diversidade beta na estação chuvosa. As contribuições dos componentes da diversidade beta (substituição e diferença de riqueza) nas escalas estudadas foram associadas à dispersão passiva em ecossistemas de água doce e heterogeneidade ambiental analisada. Enquanto que a importância do espaço foi maior na estação chuvosa, onde a imigração e emigração é facilitada com a conectividade ultrapassando os fatores ambientais na estação. A precipitação diminui a importância dos fatores espaciais na Borborema seca em que a heterogeneidade é essencial para estruturar a comunidade onde habitat possui baixa precipitação espacial.

Referências

- AESA. Agência Executiva de Gestão das Águas do Estado da Paraíba. 2020. Volume dos açudes. Disponível em: <<http://www.aesa.pb.gov.br/aesa-website/monitoramento/>>. Acesso em: jan. de 2021.
- AGNOSTIDIS, J.; KOMAREK, J. Modern approach to the classification system of cyanophytes. **Arch. Hydrobiol., Suppl**, v. 73, n. 2, 1986.
- ANDERSON, M. J. Distance-based tests for homogeneity of multivariate dispersions. **Biometrics**, 62 (1), 245-253, 2006
- ANGELER, D. G., Alvarez-Cobelas, M., Rojo, C., & Sanchez-Carrillo, S. . Phytoplankton community similarity in a semiarid floodplain under contrasting hydrological connectivity regimes. **Ecological research**, 25(3), 513-520, 2010.
- APHA , Standard Methods for the Examination of Water and Wastewater, 21st ed., American Public Health Association, American Water Works Association, Water Environment Federation, **Washington DC**, USA, 2005
- APHA, AWWA et al. Standard methods for the examination of water and wastewater, American Public Health Association. **Inc., Washington. DC**, 1998.
- AUGUSTINE, David J. Spatial versus temporal variation in precipitation in a semiarid ecosystem. **Landscape ecology**, v. 25, n. 6, p. 913-925, 2010.
- BAKER, Neil R. A possible role for photosystem II in environmental perturbations of photosynthesis. **Physiologia Plantarum**, v. 81, n. 4, p. 563-570, 1991.
- BARBOSA, José Etham de Lucena et al. Aquatic systems in semi-arid Brazil: limnology and management. **Acta Limnologica Brasiliensia**, v. 24, n. 1, p. 103-118, 2012.

BASELGA, Andrés; GÓMEZ-RODRÍGUEZ, Carola. Avaliando o equilíbrio entre a composição da assembléia e o clima: uma abordagem de decaimento de distância direcional. **Journal of Animal Ecology** , v. 90, n. 8, pág. 1906-1918, 2021.

BEISNER, Beatrix E., et al. The role of environmental and spatial processes in structuring lake communities from bacteria to fish. **Ecology**, 87.12: 2985-2991, 2006.

BICUDO, CE de M.; MENEZES, Mariângela. Gêneros de algas de águas continentais do Brasil. **São Carlos, Rima**, 2006.

BITTENCOURT-OLIVEIRA, Maria do Carmo; OLIVEIRA, Mariana Cabral de; YUNES, João Sarkis. Cianobactérias tóxicas: o uso de marcadores moleculares para avaliar a diversidade genética. **Biotecnologia Ciência & Desenvolvimento**, v. 23, p. 44-47, 2001.

BLANCHET, F. Guillaume; LEGENDRE, Pierre; BORCARD, Daniel. Seleção antecipada de variáveis explicativas. **Ecologia** , v. 89, n. 9, pág. 2623-2632, 2008.

BORTOLINI, Jascieli Carla *et al.* Environmental and spatial processes influencing phytoplankton biomass along a reservoirs-river-floodplain lakes gradient: A metacommunity approach. **Freshwater Biology**, v. 62, n. 10, p. 1756-1767, 2017.

BRAGA, Caryne; DE OLIVEIRA, João Alves; CERQUEIRA, Rui. Metacomunidades: uma introdução aos termos e conceitos. **Oecologia Australis**, p.21.2, 2017

BRASIL, Jandeson *et al.* Drought-induced water-level reduction favors cyanobacteria blooms in tropical shallow lakes. **Hydrobiologia**, v. 770, n. 1, p. 145-164, 2016.

BRASIL, Jandeson, et al. Rainfall leads to habitat homogenization and facilitates plankton dispersal in tropical semiarid lakes. **Aquatic Ecology**, 54.1: p. 225-241, 2020

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

CRIST, T. O., Veech, J. A., Gering, J. C., & Summerville, K. S. . Partitioning species diversity across landscapes and regions: a hierarchical analysis of α , β , and γ diversity. **The American Naturalist**, 162 n.6, p. 734-743, 2003

DA COSTA, Mariana Rodrigues Amaral; ATTAYDE, José Luiz; BECKER, Vanessa. Effects of water level reduction on the dynamics of phytoplankton functional groups in tropical semi-arid shallow lakes. **Hydrobiologia**, v. 778, n. 1, p. 75-89, 2016.

DA SILVA, Natanael José, et al. Spatio-temporal drivers of different oomycete beta diversity components in Brazilian rivers. **Hydrobiologia** , n. 848.20, p. 4695-4712, 2021

DE BIE, T., De Meester, L., Brendonck, L., Martens, K., Goddeeris, B., Ercken, D., ... Declerck, S. A. J. Body size and dispersal mode as key traits determining

metacommunity structure of aquatic organisms. *Ecology Letters*, n.15, p.740–747, 2012

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

DOS SANTOS SEVERIANO, Juliana et al. Effects of increased zooplankton biomass on phytoplankton and cyanotoxins: a tropical mesocosm study. **Harmful algae**, v. 71, p. 10-18, 2018.

FIELD, Christopher B. et al. Primary production of the biosphere: integrating terrestrial and oceanic components. **science**, v. 281, n. 5374, p. 237-240, 1998.

GASCÓN, Stéphanie et al. Environmental filtering determines metacommunity structure in wetland microcrustaceans. **Oecologia**, v. 181, n. 1, p. 193-205, 2016.

GIANUCA, Andros T. et al. Effects of dispersal and environmental heterogeneity on the replacement and nestedness components of β -diversity. **Ecology**, v. 98, n. 2, p. 525-533, 2017.

GUÉLAT, Jérôme et al. Mass effects mediate coexistence in competing shrews. **Ecology**, v. 89, n. 7, p. 2033-2042, 2008.

HEINO J., Melo A.S. & Bini L.M. Reconceptualising the beta diversity-environmental heterogeneity relationship in running water systems. **Freshwater Biology**, 60, 223–235, 2015

HEINO, J., P. Louhi & T. Muotka Identifying the scales of variability in stream macroinvertebrate abundance, functional composition and assemblage structure. **Freshwater Biology** n. 49, p.1230–1239, 2004

HILLEBRAND, H., F. Watermann, R. Karez & U. G. Berninger, 2001. Differences in species richness patterns between unicellular and multicellular organisms. **Oecologia**, n. 126, p.114–124, 2001

HOLYOAK, Marcel, Mathew A. Leibold, and Robert D. Holt, eds. Metacommunities: spatial dynamics and ecological communities. **University of Chicago Press**, 2005.

HUBBELL, Stephen P. Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence. **Functional ecology**, 2005, 19.1: 166-172.

HUTCHINSON, G. Evelyn. Cold spring harbor symposium on quantitative biology. **Concluding remarks**, 1957, 22: 415-427.

JACKSON, RB; CALDWELL, MM Padrões geoestatísticos da heterogeneidade do solo ao redor de plantas perenes individuais. **Jornal de Ecologia** , p. 683-692, 1993.

JENKINS, David G., et al. Does size matter for dispersal distance? **Global Ecology and Biogeography** , 16.4: 415-425 , 2007

JEPPESEN, Erik, et al. Ecological impacts of global warming and water abstraction on lakes and reservoirs due to changes in water level and related changes in salinity. **Hydrobiologia**, 750.1: 201-227, 2015.

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

LEGENDRE, Pierre. Interpreting the replacement and richness difference components of beta diversity. **Global Ecology and Biogeography**, v. 23, n. 11, p. 1324-1334, 2014.

LEIBOLD M.A. & Mikkelsen G.M. Coherence, species turnover, and boundary clumping: elements of meta-community structure. **Oikos**, 2, 237–250, 2002

LEIBOLD, Mathew A., et al. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. **Ecology letters**, 7.7: 601-613, 2004.

LOGUE, J.B., Mouquet, N., Peter, H., Hillebrand, H. and Metacommunity Working Group, 2011. Empirical approaches to metacommunities: a review and comparison with theory. **Trends in ecology & evolution**, p.482-491, 2011

MAIA, Rubson; BEZERRA, Francisco. **Structural Geomorphology in Northeastern Brazil**. Springer International Publishing, 2020.

MALOUFI S., et al. Environmental heterogeneity among lakes promotes hyper b-diversity across phytoplankton communities. **Freshwater Biology**, v.61, p.633–645, 2016

MARTINY, Jennifer B. Hughes, et al. Microbial biogeography: putting microorganisms on the map. **Nature Reviews Microbiology**, p.102-112, 2006

MCGILL, Brian J.; MAURER, Brian A.; WEISER, Michael D. Empirical evaluation of neutral theory. **Ecology**, p.1411-1423, 2006

MELO LINS, Ruceline Paiva *et al.* Functional groups of phytoplankton in a tropical reservoir in the Brazilian semi-arid. **Revista de Biologia Tropical**, v. 65, n. 3, p. 1129-1141, 2017.

NASELLI-FLORES, Luigi; PADISAK, Judit. Blowing in the wind: how many roads can a phytoplankton walk down? A synthesis on phytoplankton biogeography and spatial processes. **Hydrobiologia**, 2016, v.764, n.1p.303-313, 2016

NG, Ingrid SY; CARR, Christina M.; COTTENIE, Karl. Metacomunidades hierárquicas do zooplâncton: distinção entre mecanismos de dispersão elevados e limitantes. **Hydrobiologia**, v. 619, n. 1, pág. 133-143, 2009.

PADIAL, A. A., Ceschin, F., Declerck, S. A. J., De Meester, L., Bonecker, C. C., Lansac-Toha, F. A., ... Bini, L. M. Dispersal ability determines the role of

environmental, spatial and temporal drivers of metacommunity structure. **PLoS one**, n.9, p.1–8, 2014

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

PARIPATYADAR, Shruti Vilas; PADHYE, Sameer Mukund; PADHYE, Anand Dhananjay. Environmental determinants of species turnover of aquatic Heteroptera in freshwater ecosystems of the Western Ghats, India. **Limnologica**, v. 80, p. 125730, 2020.

PENG, X., Zhang, L., Li, Y., Lin, Q., He, C., Huang, S., ... & Wu, Z. The changing characteristics of phytoplankton community and biomass in subtropical shallow lakes: Coupling effects of land use patterns and lake morphology. **Water Research**, v.200, p.117235, 2021

PERES-NETO, Pedro R. *et al.* Variation partitioning of species data matrices: estimation and comparison of fractions. **Ecology**, v. 87, n. 10, p. 2614-2625, 2006.

PINEDA, Alfonso *et al.* Damming reduced the functional richness and caused the shift to a new functional state of the phytoplankton in a subtropical region. **Hydrobiologia**, v. 847, n. 18, p. 3857-3875, 2020.

PIRES, M. M., C. B. Kotzian, M. R. Spies & V. A. Baptista. Comparative assessment of aquatic macroinvertebrate diversity in irrigated rice fields and wetlands through different spatial scales: an additive partitioning approach. **Marine and Freshwater Research** v.67, p.368–379, 2016

PODANI, J.; SCHMERA D. A new conceptual and methodological framework for exploring and explaining pattern in presence – absence data. **Oikos**, v.120, n.11, p.1625–1638, 2011.

PTACNIK, Roberto; ANDERSEN, Tom; TAMMINEN, Timo. Desempenho da razão de Redfield e uma família de indicadores de limitação de nutrientes como limites para limitação de N vs. P do fitoplâncton. **Ecossistemas** , v. 13, n. 8, pág. 1201-1214, 2010.

RIBEIRO, K. F., Duarte, L., & Crossetti, L. O. Everything is not everywhere: a tale on the biogeography of cyanobacteria. **Hydrobiologia**, v. 820,n.1, p.23-48, 2018

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

ROJO, C., Alvarez-Cobelas, M., Benavent-Corai, J., Barón-Rodríguez, M. M., & Rodrigo, M. A. Trade-offs in plankton species richness arising from drought: insights from long-term data of a National Park wetland (central Spain). **Biodiversity and Conservation**, v.21,n.10, p.2453-2476, 2012

ROJO, C., Mesquita-Joanes, F., Monros, J. S., Armengol, J., Sasa, M., Bonilla, F., ... & Segura, M. M. (2016). Hydrology affects environmental and spatial structuring of microalgal metacommunities in tropical Pacific coast wetlands. **PloS one**, v.11,n.2, p.0149505, 2016

SALGADO, A. A. R., Santos, L. J. C., & Paisani, J. C. (2019). The physical geography of Brazil. *Switzerland: Springer Publisher*.

SANTOS, Juliana BO et al. The roles of environmental conditions and geographical distances on the species turnover of the whole phytoplankton and zooplankton communities and their subsets in tropical reservoirs. **Hydrobiologia**, v. 764, n. 1, p. 171-186, 2016.

SI, Xingfeng et al. Selective extinction drives taxonomic and functional alpha and beta diversities in island bird assemblages. **Journal of Animal Ecology**, v. 85, n. 2, p. 409-418, 2016.

SILVA, Richarde Marques da *et al.* Analysis of the space-time variability and identification of rainfall pattern within the Tapecurá River basin, Pernambuco State. **Sociedade & Natureza**, v. 22, n. 2, p. 357-372, 2010.

SOININEN, Janne et al. Neutrality, niches, and determinants of plankton metacommunity structure across boreal wetland ponds. **Ecoscience**, v. 14, n. 2, p. 146-154, 2007.

SOININEN, Janne. A quantitative analysis of species sorting across organisms and ecosystems. **Ecology**, v. 95, n. 12, p. 3284-3292, 2014.

SOININEN, Janne; HEINO, Jani; WANG, Jianjun. A meta-analysis of nestedness and turnover components of beta diversity across organisms and ecosystems. **Global Ecology and Biogeography**, v. 27, n. 1, p. 96-109, 2018.

STEVEN, Rochelle; PICKERING, Catherine; CASTLEY, J. Guy. A review of the impacts of nature based recreation on birds. **Journal of environmental management**, v. 92, n. 10, p. 2287-2294, 2011.

UTERMOHL, Hans. Para aperfeiçoar a metodologia fitoplanctônica quantitativa: Com 1 tabela e 15 figuras no texto e em 1 placa. **Associação Internacional de Limnologia Teórica e Aplicada: Comunicações**, v. 9, nº 1, pág. 1-38, 1958.

VALDERRAMA, Jorge C. The simultaneous analysis of total nitrogen and total phosphorus in natural waters. **Marine chemistry**, 10.2: 109-122, 1981.

VANDERLEY, Rayane F., et al. Fatores abióticos que conduzem a biomassa e composição de cianobactérias sob condições de floração perene em latitudes tropicais. **Hydrobiologia**, v.848, n.4,p.943-960, 2021

VANORMELINGEN, Pieter *et al.* The relative importance of dispersal and local processes in structuring phytoplankton communities in a set of highly interconnected ponds. **Freshwater Biology**, v. 53, n. 11, p. 2170-2183, 2008.

VANSCHOENWINKEL, Bram *et al.* The role of metacommunity processes in shaping invertebrate rock pool communities along a dispersal gradient. **Oikos**, v. 116, n. 8, p. 1255-1266, 2007.

VEECH J.A. & CRIST T.O. Habitat and climate heterogeneity maintain beta-diversity of birds among landscapes within ecoregions. **Global Ecology and Biogeography**, 16, 650–656, 2007

WETZEL, Carlos E. *et al.* Distance decay of similarity in neotropical diatom communities. WETZEL, Robert G.; LIKENS, Gene E. Composition and biomass of phytoplankton. In: **Limnological analyses**. Springer, New York, NY, 2000. p. 147-174. 2012

WILSON, David Sloan. Complex interactions in metacommunities, with implications for biodiversity and higher levels of selection. **Ecology**, 1992, 73.6: 1984-2000.

WOJCIECHOWSKI, Juliana *et al.* Temporal variation in phytoplankton beta diversity patterns and metacommunity structures across subtropical reservoirs. **Freshwater Biology**, v. 62, n. 4, p. 751-766, 2017.

ZARIN DJ *et al.* Can carbon emissions from tropical deforestation drop by 50% in 5 years? **Global Chang. Biol** 22: 1336-1347, 2016.

ZHANG, Y., Peng, C., Huang, S., Wang, J., Xiong, X., & Li, D. The relative role of spatial and environmental processes on seasonal variations of phytoplankton beta diversity along different anthropogenic disturbances of subtropical rivers in China. **Environmental Science and Pollution Research**, v. 26, n.2, p.1422-1434, 2019.

ZHAO, Kun, *et al.* Metacommunity structure of zooplankton in river networks: Roles of environmental and spatial factors. **Ecological Indicators**, v.73: p.96-104, 2017

ZORZAL-ALMEIDA, Stefano; BINI, Luis Mauricio; BICUDO, Denise Campos. Beta diversity of diatoms is driven by environmental heterogeneity, spatial extent and productivity. **Hydrobiologia**, v. 800, n. 1, p. 7-16, 2017.

APÊNDICE A – MATERIAL SUPLEMENTAR

Apêndice 1. Autovalores dos eixos e variância total explicada da Análise de Correspondência Destendenciada (DCA) da relação entre as escalas de buffers 50 m, 100 m e 1000 m de uso e cobertura da terra e as variáveis físicas e químicas da água.

Escalas de buffer	Eixos	Autovalores	Porcentagem cumulativa da correlação do uso e cobertura do solo e variáveis físicas e químicas da água (%)	Variância total explicada (%)
50 m	1	0,29	28,79	57,47
	2	0,17	45,48	
	3	0,07	52,84	
	4	0,05	57,47	
100 m	1	0,30	28,79	51,08
	2	0,11	40,16	
	3	0,06	46,22	
	4	0,05	51,08	
1000 m	1	0,28	28,79	49,69
	2	0,11	39,48	
	3	0,06	45,71	
	4	0,04	49,69	

Fonte: Autor.

Apêndice 2. Abundância relativa (%) das espécies fitoplanctônicas identificadas nas estações chuvosa e seca das mesorregiões Borborema úmida e Borborema seca, localizadas no Planalto da Borborema, estado da Paraíba, Brasil. -, ausência da espécie

Espécies	Estação chuvosa		Estação seca	
	Borborema úmida	Borborema seca	Borborema úmida	Borborema seca
Cyanobacteria				
<i>Coelomoron microcystoides</i> Komárek 1989	8,25±0,52	-	-	
<i>Dolichospermum solitarium</i> (Klebahn) Wacklin, L.Hoffmann & Komárek 2009	-	-	-	1,97±0,09
<i>Planktothrix agardhii</i> (Gomont) Anagnostidis & Komárek 1988	-	18,73±0,80		8,96±0,50
<i>Pseudanabaena catenata</i> Lauterborn 1915	8,99±0,51	9,73±0,49	23,60±0,98	6,32±0,26
<i>Pseudanabaena galeata</i> Böcher 1949	-	-	3,15±0,12	-
<i>Raphidiopsis raciborskii</i> (Woloszynska) Aguilera & al. 2018	11,46±0,43	51,91±2,73	35,56±1,05	39,06±1,97
Zygnemaphyceae				
<i>Closterium parvulum</i> Nägeli 1849	-	4,05±0,21	-	-
<i>Cosmarium contractum</i> O.Kirchner 1878	-	-	11,2±0,41	-
<i>Micrasterias furcata</i> C.Agardh ex Ralfs 1848	27,71±2,71	-	-	-
<i>Mougeotia</i> sp.	-	9,59±0,53	-	-
Dinophyceae				
<i>Ceratium furcoides</i> (Levander) Langhans 1925	-	6,54±0,39	9,05±0,96	-
<i>Gymnodinium</i> sp.	-	3,59±0,15		-
<i>Peridinium</i> sp.	-		3,81±0,25	-
Euglenophyceae				
<i>Trachelomonas volvocinopsis</i> Svirenko 1914	-	-	-	2,65±0,17
Bacillariophyceae				
<i>Cyclotella meneghiniana</i> Kützing 1844	-	6,85±0,36	-	-
<i>Navicula</i> sp.	-	-	-	4,83±0,17
<i>Pinnularia</i> sp.	-	4,46±0,43	-	-
<i>Synedra</i> sp.	-	-	3,22±0,18	-

<i>Ulnaria ulna</i> (Nitzsch) Compère 2001	5,08±0,22	-	10,81±0,42	-
Chlorophyceae				
<i>Botryococcus</i> sp.	19,08±0,81	-	10,48±0,57	-
<i>Chlorella vulgaris</i> Beijerinck 1890	-	-	6,29±0,13	-
<i>Coelastrum indicum</i> W.B.Turner 1892	-	-	-	11,05±0,74
<i>Coelastrum reticulatum</i> (P.A.Dangeard) Senn 1899	26,64±1,56	-	-	-
<i>Monoraphidium irregulare</i> (G.M.Smith) Komárková-Legnerová 1969	92,61±4,76	-	72,4±1,97	-
<i>Tetraedron caudatum</i> (Corda) Hansgirg 1888	-	-	4,63±0,22	-
<i>Tetraedron minimum</i> (A.Braun) Hansgirg 1889	-	2,9± 0,09	15,65±0,68	5,76±0,32
Cryptophyceae				
<i>Rhodomonas lacustris</i> Pascher & Ruttner in Pascher 1913 124	15,23±0,50	52,29±1,89	-	15,57±0,33

Fonte: Autor.