



UNIVERSIDADE ESTADUAL DA PARAÍBA

CAMPUS I

CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E SAÚDE

DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO - PPGE

MARIA EDUARDA SANTANA VERÍSSIMO

**DISPERSÃO DE MACROINVERTEBRADOS BENTÔNICOS EM ESTUÁRIOS
TROPICAIS: UMA ANÁLISE A PARTIR DE MÚLTIPLAS ESCALAS**

CAMPINA GRANDE

2023

MARIA EDUARDA SANTANA VERÍSSIMO

**DISPERSÃO DE MACROINVERTEBRADOS BENTÔNICOS EM ESTUÁRIOS
TROPICAIS: UMA ANÁLISE A PARTIR DE MÚLTIPLAS ESCALAS**

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

Orientadora: Prof.^a Dr.^a Joseline Molozzi

Coorientadora: Dr.^a Carlinda Ráilly Medeiros

Campina Grande

2023

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.

V517d Verissimo, Maria Eduarda Santana.

Dispersão de macroinvertebrados bentônicos em estuários tropicais [manuscrito] : uma análise a partir de múltiplas escalas / Maria Eduarda Santana Verissimo. - 2023.

61 p. : il. colorido.

Digitado.

Dissertação (Mestrado em Ecologia e Conservação) - Universidade Estadual da Paraíba, Centro de Ciências Biológicas e da Saúde, 2023.

"Orientação : Profa. Dra. Joseline Molozzi, Departamento de Biologia - CCBS. "

"Coorientação: Profa. Dra. Carlinda Raíly Medeiros , UFCG - Universidade Federal de Campina Grande"

1. Diversidade alfa. 2. Montagem da comunidade. 3. Potencial Dispersivo. 4. Fauna Bentônica . I. Título

21. ed. CDD 577.6

MARIA EDUARDA SANTANA VERÍSSIMO

**DISPERSÃO DE MACROINVERTEBRADOS EM ESTUÁRIOS TROPICAIS: UMA
ANÁLISE A PARTIR DE MÚLTIPLAS ESCALAS**

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: 24/02/2023.

BANCA EXAMINADORA



Profa. Dra. Joseline Molozzi (Orientadora)
Universidade Estadual da Paraíba (UEPB)



Prof. Dr. Raphael Ligeiro Barroso Santos
Universidade Federal do Pará (UFPA)

Assinado por: **MARIA JOÃO DE MEDEIROS
BRAZÃO LOPES FEIO**
Num. de Identificação: 10056661
Data: 2023.02.24 17:39:13 +0000

Profa. Dra. Maria João de Medeiros Brazão Lopes Feio
Universidade de Coimbra (UC)

Dedico este trabalho aos meus pais
e familiares por todo apoio,
compreensão e carinho

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente a Deus por ter me protegido, guiado meus caminhos e me fortalecido nessa árdua trajetória de crescimento intelectual, profissional e pessoal.

Aos meus pais Marleide de Santana e Eduardo Veríssimo por terem me apoiado, me fortalecido, por me ajudar nos momentos de ansiedade e inseguranças, pelos ensinamentos, palavras, orações... Por me amar incondicionalmente, sou eternamente grata por ter vocês como meus pais. Assim como meus familiares (Magaly e Nelson) por sempre me apoiarem e me ajudarem.

Ao meu namorado Luilton que foi e é minha família aqui na Paraíba, por me ajudar sempre até nas figuras desta dissertação (risos), pelo seu companheirismo, pelas suas doces palavras, por sempre está me incentivando e mostrando que sou capaz e principalmente pelo seu amor que me fortalece e impulsiona a querer conquistar o mundo.

A minha orientadora Joseline Molozzi, por me aceitar em seu laboratório desde a época do TCC, por acreditar e confiar em mim, pelas oportunidades de está sempre aprendendo mais, pela sua disponibilidade em ajudar seja em questões pessoais como acadêmicas, por ser esse exemplo de pesquisadora comprometida e que ama o que faz, saiba que você transborda e contagia a todos com sua energia e amor. Sou eternamente grata por você existir na minha vida, não conseguiria chegar até aqui sem sua ajuda e seus ensinamentos, muito obrigada por tudo.

A minha coorientadora Carlinda Medeiros, por me aceitar como orientanda, por compartilhar seus inúmeros conhecimentos, por ter me ensinado desde o básico até as análises mais complicadas, a sua paciência com meus vários questionamentos e dúvidas. Sou muito grata por todo aprendizado e agradeço demais por tudo, este trabalho não teria sido concluído sem seus ensinamentos.

Ao laboratório de Ecologia de bentos (LEB) o qual faço parte e fui muito bem acolhida desde o primeiro dia. Agradeço demais a todos que me ajudaram nas mínimas dúvidas até nas coletas intensivas do PELD. Agradeço demais a Francielly, Dalescka e Luciana pelos momentos que passamos de descontração, por sempre estarem disponíveis a ajudar e solucionar minha dúvidas e problemas. A Climélia por todo suporte emocional, momentos de conversas profundas (risos), auxílio nas atividades do LEB e por esta sempre presente e compartilhando suas histórias de vida, sou muito grata pela sua amizade. A Érica por ter nos aproximados, devido as altas demandas do LEB, por ser sua parceira de coletas e pelos ensinamentos e sabedoria com o R (risos). A Ana Vitória que foi meu braço direito nesta trajetória do mestrado, esteve bem próxima durante toda essa fase, de verdade não consigo imaginar como seria o mestrado sem você, sou eternamente grata pelas ajudas, conselhos, dicas, caronas (risos) por tudo, sou eternamente grata pela sua amizade. Assim como o laboratório de ecologia aquática (LEAQ) pelas experiências vividas e muitos aprendizados.

A UEPB e ao PPGEC pela estrutura e suporte durante este período de mestrado. Aos ótimos professores que pude ter a oportunidade de aprender mais sobre a ecologia e conservação durante as aulas teóricas e a práticas como a ecologia de campo que não seria a mesma sem os

professores André Pessanha, Joseline Molozzi, Lucianna Marques e Marcelo Kokubum, foi um mix de sentimentos, emoções e aprendizado, experiência única.

A minha turma de mestrado que infelizmente os laços não foram mais estreitos devido a pandemia, mas todos foram de extrema importância na sobrevivência e aprendizado de cada disciplina. Em especial Manu, Tati, Vitor, Dayrla e Karla.

A FAPESP pelo financiamento da bolsa de mestrado que me auxiliou muito durante a realização do mestrado, sou eternamente grata.

RESUMO GERAL

A dispersão é um dos principais fatores que atua na montagem das comunidades sendo de extrema importância nos processos de colonização e recolonização dos ecossistemas. A dispersão pode ser dividida em dispersão passiva quando é regida por fatores externos, e dispersão ativa, quando é dependente das características intrínsecas dos organismos. Existe uma lacuna no conhecimento sobre dispersão de macroinvertebrados em ecossistemas estuarinos, principalmente sobre quais fatores (ambientais ou espaciais) influenciam a distribuição das características funcionais relacionadas a dispersão. Portanto, este estudo teve como objetivo avaliar os padrões de dispersão de macroinvertebrados bentônicos estuarinos em escalas locais e regionais em diferentes dinâmicas estuarinas. Para tal, testamos as seguintes hipóteses: i) as categorias funcionais de dispersão contribuem para uma maior diversidade beta funcional nos estuários típicos tropicais, e uma maior diversidade alfa nos estuários do semiárido tropical, devido a maior e menor dinâmica ambiental longitudinal destes ecossistemas, respectivamente; ii) durante o período de maior precipitação as características funcionais dispersivas contribuem para uma menor diversidade beta; e iii) o ambiente espacialmente estruturado (fatores ambientais e espacial) molda a distribuição da diversidade das características funcionais de dispersão dos macroinvertebrados bentônicos nos estuários típicos tropicais, enquanto que apenas as variáveis ambientais influenciam as características dispersivas nos estuários semiáridos. Para testar as hipóteses avaliamos três estuários localizados em uma região típica tropical e três estuários localizados em uma região de clima semiárido tropical, no período de maior e menor precipitação. Avaliamos as características funcionais relacionadas a dispersão dos grupos de macroinvertebrados bentônicos mais representativos da comunidade, sendo eles poliquetas e moluscos. Com isso, selecionamos quatro características funcionais dispersivas, com 14 categorias: desenvolvimento larval, fecundidade, tamanho do corpo e mobilidade. Para avaliar a distribuição da dominância da característica funcional de dispersão ao longo dos estuários, realizamos uma Média Ponderada da Comunidade (CWM). Diferenças significativas espaciais e sazonais foram testadas utilizando a Análise Permutacional de Variância (PERMANOVA). Para avaliar a dissimilaridade média entre pares de características funcionais de acordo com os modos de dispersão dos macroinvertebrados bentônicos em múltiplas escalas espaciais utilizamos o índice da entropia quadrática de Rao. Avaliamos o efeito das variáveis ambientais e espaciais nas características dispersivas através da análise de Redundância Parcial (pRDA). Através do particionamento da diversidade verificamos que ambos os estuários apresentaram a mesma tendência de alta diversidade alfa funcional sazonalmente.

Demonstrando uma maior dissimilaridade dentro dos locais do que entre os locais amostrados, resultando na coexistência dos organismos com diferentes características funcionais. Quando analisamos o efeito das variáveis ambientais e espaciais nas categorias funcionais dispersivas verificamos que os estuários típicos tropicais, sazonalmente, são influenciados tanto pelos fatores ambientais como pelo espaço. Por consequência do claro gradiente ambiental longitudinal nestes estuários, torna as regiões próximas semelhantes e adequadas para táxons funcionalmente similares. Em contrapartida os estuários do semiárido apresentaram uma diferença sazonal da relação do ambiente e/ou espaço em função das características funcionais relacionadas a dispersão, demonstrando que as mudanças temporais afetaram a dinâmica dispersiva dos organismos. Diante do exposto, observamos que houve uma maior influência dos fatores ambientais atuando em uma menor escala espacial, na ocorrência e distribuição das categorias funcionais de dispersão nos estuários tropicais estudados.

Palavras-Chaves: Diversidade alfa, Montagem da comunidade, Potencial dispersivo, Fauna bentônica.

ABSTRACT

Dispersion is one of the main factors that contribute in the communities assembly, being extremely important in the processes of colonization and recolonization of ecosystems. Dispersion can be divided into passive dispersion when it is governed by external factors, and active dispersion, when it is dependent on the intrinsic characteristics of the organisms. There is a gap in knowledge about dispersal of macroinvertebrates in estuarine ecosystems, mainly about which factors (environmental or spatial) influence the distribution of dispersive characteristics. Thus, we tested the hypotheses: i) the functional dispersive categories contribute to a higher functional beta diversity in typical tropical estuaries, and a higher alpha diversity in semi-arid tropical estuaries, due to the greater and lesser longitudinal environmental dynamics of these ecosystems, respectively; ii) during the period of greater precipitation, the functional dispersive traits contributed to a lower beta diversity; and iii) the shared environment (environmental and spatial factors) influences the distribution of dispersive functional traits of benthic macroinvertebrates in typical tropical estuaries, while only environmental variables influence dispersive traits in semi-arid estuaries. To test the hypotheses, we evaluated three estuaries located in a typical tropical region and three estuaries located in a region with a semi-arid tropical climate, in periods of high and low precipitation. We evaluated the dispersive functional traits of the most representative groups of benthic macroinvertebrates in the community, polychaetas and molluscs. With this, we selected four dispersive functional traits, with 14 categories: larval development, fecundity, body size and mobility. To evaluate the distribution of dominance of the dispersive functional traits across estuaries, we calculated a Community-Weighted Means (CWM). Significant spatial and seasonal differences were tested using Permutation Analysis of Variance (PERMANOVA). To evaluate the average dissimilarity between pairs of functional traits according to the dispersal modes of benthic macroinvertebrates at multiple spatial scales, we used Rao's quadratic entropy index. We evaluated the effect of environmental and spatial variables on dispersive traits with Partial Redundancy Analysis (pRDA). The results of the functional partition of diversity showed that both types of estuaries showed the same trend of high alpha diversity in both seasonal periods. This result demonstrates greater dissimilarity within sites than between sites sampled, resulting in the coexistence of organisms with different functional traits. When we analyze the effect of environmental and spatial variables on dispersive functional categories, we find that typical tropical estuaries are seasonally influenced by both environmental and space factors. This is due to the clear longitudinal environmental gradient in these estuaries, providing that near

regions are more similar and appropriate for functionally similar taxa. On the other hand, the semi-arid estuaries showed a seasonal difference in the relationship between the environment and/or space as a function of dispersive functional traits, demonstrating that temporal changes affected the dispersive dynamics of organisms in these types of estuaries. Therefore, we observed that there was a greater influence of environmental factors acting on a smaller spatial scale, on the occurrence and distribution of dispersive functional categories in the studied tropical estuaries.

Keywords: Alpha diversity, Community assembly, Dispersive potential, Benthic fauna.

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1:** Localização geográfica dos estuários típicos tropicais Mamanguape, Paraíba do Norte e Passos e dos estuários semiáridos tropicais Tubarão, Galinhos e Casqueira, encontrados no estado da Paraíba, Pernambuco e Rio Grande do Norte, Brasil. Para cada estuário foram definidas quatro zonas amostrais de montante para a jusante definidas como: ZI, ZII, ZIII, IV.....31
- Figura 2:** Média ponderada da comunidade (CWM) em função das características funcionais (Desenvolvimento larval, fecundidade, tamanho do corpo e mobilidade) da comunidade de poliquetas e moluscos nos estuários típicos e semiáridos tropicais do nordeste brasileiro durante o período de maior e menor pluviosidade. Os códigos das categorias das características funcionais podem ser vistos na Tabela 1.....38
- Figura 3:** Média e desvio padrão do índice da entropia quadrática de Rao convertido nos componentes da diversidade funcional alfa, beta e gama dos estuários típicos (Paraíba do Norte, Mamanguape e Passos) e semiáridos (Casqueira, Galinhos e Tubarão) tropical no período de maior e menor pluviosidade39
- Figura 4:** Análise de Redundância (RDA) representada pelo diagrama de Venn em função das variáveis ambientais (Amb) e do espaço (Esp) na diversidade funcional da comunidade de macroinvertebrados bentônicos dos estuários típicos (A) e semiáridos tropicais (B) durante o no período de maior e menor pluviosidade. Porção do Diagrama em branco representa valor não significativo.....40

LISTA DE TABELAS

- Tabela 1:** Características e categorias funcionais da comunidade de poliquetas e moluscos com relação a dispersão.34

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO GERAL.....	13
2	OBJETIVO	17
3	HIPÓTESES	17
	REFERÊNCIAS	18
	CAPITULO I: A DISPERSÃO DE MACROINVERTEBRADOS BENTÔNICOS EM ESTUÁRIOS TROPICAIS É INFLUENCIADA POR FATORES QUE ATUAM EM MENORES ESCALAS ESPACIAIS.....	24
	RESUMO	26
1	INTRODUÇÃO	27
2	MATERIAL E MÉTODOS.....	30
2.1	Área de estudo.....	30
2.1.1	Estuários típicos tropicais.....	31
2.1.2	Estuários semiáridos tropical.....	32
2.2	Desenho amostral.....	32
2.3	Variáveis ambientais.....	33
2.4	Macroinvertebrados bentônicos.....	33
2.5	Modos de dispersão dos macroinvertebrados bentônicos.....	34
2.6	Análise estatísticas.....	35
3	RESULTADOS.....	36
3.1	Diversidade sazonal das comunidades de poliquetas e moluscos	36
3.2	Composição funcional da comunidade de poliquetas e moluscos no gradiente espacial.....	37
3.3	Particionamento aditivo da diversidade funcional.....	39
3.4	Importância relativa dos fatores ambientais e espaço na diversidade funcional da comunidade de poliquetas e moluscos.....	39
4	DISCUSSÃO.....	41
5	CONCLUSÃO.....	44
	REFERÊNCIAS	44
6	APÊNDICE I	53
7	APÊNDICE II.....	54
8	APÊNDICE III.....	55

9	APÊNDICE IV.....	56
10	APÊNDICE V.....	57
11	APÊNDICE VI.....	58

1. INTRODUÇÃO GERAL

Entre os diferentes habitats que compõe a paisagem da zona costeira, os estuários são ecótonos compostos pela combinação das características do ecossistema marinho e de água doce proveniente de rios, lagoas ou até mesmo águas subterrâneas (Mclusky & Elliott, 2007; Potter et al., 2010; Elliott & Whitfield, 2011). Esse sistema pode ser definido como um corpo de água costeiro semifechado, que está conectado ao mar de forma periódica ou permanente, e possui um gradiente de salinidade devido a entrada de água doce proveniente da drenagem continental (Pritchard, 1967; Elliott & Whitfield, 2011).

Os estuários podem ser classificados como neutro, positivo ou inverso de acordo com o grau de salinidade da água, sendo um parâmetro de extrema importância para a colonização e permanência da biota aquática, segundo definição de Pritchard 1967 (Attrill, 2002; Potter et al., 2010). Estuários neutros apresentam um equilíbrio entre a entrada de água doce, a evaporação e a entrada de água marinha, resultando baixa variação da salinidade ao longo do ecossistema; os estuários positivos apresentam uma elevada entrada de água doce e baixa evaporação, resultando em uma salinidade maior próxima a zona marinha; em contra partida nos estuários inversos a evaporação é maior que a entrada de água doce, resultando em uma maior salinidade na zona próxima a drenagem continental (Pritchard, 1967; Tundisi & Tundisi, 2016). Portanto, dependendo das condições climáticas e localização geográfica no qual o estuário se encontre, ele apresentará dinâmicas ambientais distintas (Elliott & Whitfield, 2011).

Estuários localizados em áreas típicas tropicais no nordeste brasileiro, são categorizados como estuários positivos, a assim apresentam gradientes claros longitudinalmente por apresentarem uma entrada de água proveniente da drenagem continental (Medeiros et al., 2021a). Devido a conectividade entre a drenagem continental com o mar e baixas taxas de evaporação, este tipo de estuário possui um gradiente de salinidade bem marcado e um fluxo de água que influenciam no processo de dispersão dos organismos (Netto et al. 2012; Medeiros et al., 2021a). Em períodos com maiores precipitações, pode acarretar em uma diminuição da salinidade e favorecer a dispersão passiva de alguns organismos da macrofauna bentônica (Josefson & Hansen, 2004). Em contrapartida, em períodos de estiagem a salinidade estuarina tende a aumentar, pela menor entrada de água da drenagem continental e de chuvas, de modo que as espécies podem apresentar menor dispersão passiva (Medeiros et al., 2021b).

Por outro lado, estuários localizados em regiões tropicais semiáridas, tem sua dinâmica influenciada pelo baixo índice pluviométrico e altas taxas de evaporação durante todo ano, acarretando em baixa entrada de água da drenagem continental, causando uma irregularidade

na salinidade ao longo do estuário, com intensificação desses fatores durante as estações de seca (Potter et al., 2010). Esse efeito se torna mais acentuado no período de menor pluviosidade, devido ao aumento na evaporação e baixa pluviosidade, resultando em aumento da salinidade longitudinal, porém uma sutil diminuição perto da região marinha, caracterizando-o como estuário inverso e hipersalino (Dias, 2006; Potter et al., 2010). A dinâmica desses sistemas os torna ideais para estudar padrões de diversidade devido suas variações espaciais, temporais e por comportar uma biota característica (Elliott & Whitfield, 2011; Medeiros et al., 2021a).

Dentre a comunidade biológica que compõe os estuários, os macroinvertebrados são uma parte importante do ecossistema aquático por desempenharem um papel importante na ciclagem de nutrientes e decomposição dos detritos, auxiliando na transferência de energia e funcionamento das cadeias tróficas dentro do ecossistema (Day et al., 1989; Rosenberger, 2001; Wrede et al., 2018; Shojaei et al., 2021). Os macroinvertebrados estuarinos são representados por mais de 80% de poliquetas e moluscos, quando avaliado longitudinalmente a ocorrência dos organismos que compõem a fauna macrobentônica (Borja et al., 2012). São organismos que vivem no sedimento possuindo hábitos bentônicos, pouca mobilidade, ciclos de vida curtos e sensíveis a alteração no meio ambiente, possuindo um papel fundamental no funcionamento do ecossistema (Hewitt et al., 2005; Russell et al., 2005; De Bie et al., 2012). Por serem organismos bentônicos, a mobilidade é relativamente reduzida e a dispersão dos macroinvertebrados estuarinos ocorre principalmente de forma passiva (Josefson & Hansen, 2004; Gaudron et al., 2017).

A dispersão passiva é influenciada por múltiplos agentes externos (ex. vento, tempestades, animais e água), no qual dependem das condições locais, em que os organismos estão inseridos (Van Leeuwen et al., 2013; Gaudron et al., 2017). Em ambientes aquáticos as correntes de águas é um dos principais fatores atuantes neste modo de dispersão, visto que, em locais que apresentam um maior fluxo contínuo de águas como em ambientes lóticos, ocorre um favorecimento da migração dos organismos (Allan & Castillo, 2007; Smock, 2007; Li et al., 2021).

Além da forma de dispersão passiva, as espécies também podem se dispersar devido a suas características intrínsecas. No caso dos macroinvertebrados bentônicos, estes comumente são categorizados segundo o modo de reprodução, sendo classificado de três formas: (i) espécies que possuem o desenvolvimento larval planctotrófico, produzindo muitos propágulos por indivíduo com uma vida pelágica longa e se alimentam de outros organismos localizados no plâncton; (ii) espécies com desenvolvimento larval direto, produzindo poucos propágulos por indivíduo e possuindo uma vida pelágica curta ou inexistente; ou (iii) espécies com o

desenvolvimento larval lecitotrófico, que são maiores que as larvas planctotróficas, porém se alimenta das reservas de nutrientes do vitelo e possui uma vida pelágica mais curta (Josefson & Goke, 2013; Josefson, 2016). Visto isso, é possível perceber que a dispersão é um importante mecanismo que atua na estruturação das comunidades (Josefson, 2016). Quando a dispersão é reduzida (ou seja, espécies com desenvolvimento larval direto), a dinâmica dos organismos se torna limitada, com isso, a comunidade pode apresentar uma estrutura espacial agregada (Meutter et al., 2007; Leibold et al., 2004).

Juntamente com esse modo de avaliar a dispersão da comunidade bentônica, as taxas de fecundidade também estão relacionadas, uma vez que, a dispersão para esses organismos ocorre mais forte durante o estágio larval (Josefson, 2016). Com isso, organismos que possuem uma alta taxa de fecundidade estão relacionados com uma maior capacidade de dispersão passiva, visto que seus propágulos são menores e facilmente carregados pela corrente de águas, permitindo colonizar diversos habitats (McEdward & Miner 2003; Gaudron et al., 2017). Diferentemente dos organismos que possuem baixa fecundidade e apresentam um maior tamanho dos propágulos, havendo uma fraca capacidade de dispersão passiva e uma configuração espacial mais agregada (McEdward & Miner 2003; Dolbeth et al., 2013; Gaudron et al., 2017).

Outra forma de analisar a capacidade de dispersão desses organismos é através do atributo funcional tamanho corpóreo, visto que influencia na estruturação da comunidade ao longo de determinados gradientes (Lansac-Tôha, 2019) e também determina o impacto relativo de fatores espaciais/ambientais na composição da comunidade (Hillebrand et al. 2001). A limitação da dispersão, em macroinvertebrados bentônicos estuarinos, é fortemente vista em organismos que apresentam um maior tamanho corpóreo, com isso acarreta em um padrão espacial agrupado no ecossistema (De Bie et al., 2012).

Mesmo sabendo que a maioria desses organismos possuem uma mobilidade limitada, podemos classifica-los funcionalmente pela sua capacidade de movimentação, organismos móveis podem se dispersar entre os habitats, apresentando um padrão de dispersão mais regular (Russell et al., 2005). Os macroinvertebrados bentônicos podem apresentar quatro maneiras de mobilidade: (1) nadador, quando os organismos se movem na coluna d'água por meio de nadadeiras, pernas, apêndice, movimentos ondulatórios ou até mesmo propulsão; (2) escavador, quando o organismo vive ou se move em uma toca; (3) rastejante quando o organismo se move ao longo do substrato por meio de movimentos das pernas, apêndices ou músculos; (4) e sésseis, sendo estes organismos que não possuem nenhum movimento (MarLIN Biotic, 2011; Van der Linden et al., 2012; Degen & Faulwetter, 2019). Dependendo da capacidade de movimentação

de cada organismo, eles apresentarão padrões de distribuição e dispersão diferenciados, assim como, o impacto no funcionamento do ecossistema através das estratégias de forrageamento e mobilidade (Mason & Sanders, 2021).

Dada a relevância dos macroinvertebrados para o ambiente estuarino, faz-se necessário entender a estruturação e distribuição desses organismos no ecossistema, contribuindo com informações de base específicas e refinadas sobre a dinâmica da comunidade bentônica (Medeiros et al., 2021a). Entender esses mecanismos é uma das questões fundamentais da ecologia até os dias de hoje, e principalmente em escalas espaciais e temporais (Cottenie, 2005; Yao et al., 2022; Roberts et al., 2022; Pineda et al., 2022;), com isso, um dos caminhos que nos permite ampliar o conhecimento sobre esses mecanismos é através do particionamento da diversidade (Hepp & Melo, 2013; Medeiros et al., 2021a).

Uma das formas de particionar a diversidade é através da descrição dos componentes alfa, beta e gama para examinar dissimilaridades em múltiplas escalas espaciais em função da diversidade total de uma determinada região (Whittaker, 1960; CRIST et al., 2003; Rodríguez & Ojeda, 2011). Nesse sentido, o componente da diversidade gama (γ) refere-se à diversidade regional ou em nível de paisagem, composta pelos componentes alfa (α) relacionado a diversidade local e o componente beta (β) relacionado a variação da diversidade entre diferentes locais, podendo variar ao longo de gradientes ambientais, espaciais e temporais (Whittaker, 1960; Anderson et al., 2011). Historicamente, os pesquisadores buscavam entender a montagem das comunidades pela sua estrutura taxonômica, como abundância, riqueza, biomassa e índices de diversidade, porém, informações sobre as funções que os organismos desempenham nos processos ecossistêmicos eram perdidas (Dolédec et al., 2006; Mason et al., 2007; Menezes et al., 2010). Com isso, foi ganhando espaço estudos utilizando a abordagem funcional baseada em características morfológicas, fisiológicas e história de vida do indivíduo, por fornecer informações sobre os recursos e condições do habitat no qual os organismos estão inseridos permitindo entender com maior clareza o papel funcional das espécies no funcionamento do ecossistema (Petchey & Gaston, 2006; Mason et al., 2007; Violle et al., 2007).

Desse modo, essa dissertação contribui para a compreensão de quais fatores, locais voltados para as variáveis ambientais ou regional voltado para a extensão espacial longitudinal, influenciam a distribuição das características funcionais dispersivos dos macroinvertebrados bentônicos estuarinos. Buscamos entender, se sistemas estuarinos com dinâmicas hidrológicas e ambientais distintas alteram o padrão de influência dos fatores para com as características de dispersão, assim como diferentes períodos sazonais. Levando em consideração, que existe uma lacuna no conhecimento sobre dispersão de macroinvertebrados bentônicos estuarinos em

função das escalas locais e regionais e suas influências nos múltiplos atributos funcionais de dispersão (Heino et al., 2015). Assim como, ausência de trabalhos que analisem e explorem qual escala espacial tem influência com os múltiplos atributos funcionais relacionados a dispersão (Josefson, 2013; Heino et al., 2015; Rodil et al., 2017). Dessa forma, o conhecimento dessas informações nos permitirá verificando a estruturação da dispersão e suas limitações longitudinais em função das dinâmicas ambientais e espaciais estuarinas, com isso percebendo como o ambiente pode moderar os movimentos dos organismos e desta forma os mesmos atuando como bioindicadores de qualidade ambiental.

OBJETIVO

Avaliar os padrões de dispersão de macroinvertebrados bentônicos estuarinos em escalas locais e regionais em diferentes dinâmicas estuarinas, durante períodos de maior e menor precipitação.

HIPÓTESES

1- As categorias funcionais de dispersão contribuem para uma maior diversidade beta funcional nos estuários típicos tropicais, e uma maior diversidade alfa nos estuários do semiárido tropical, devido a maior e menor variabilidade ambiental longitudinal destes ecossistemas, respectivamente;

Predição: Devido a dinâmica distinta entre os estuários, sendo os típicos tropicais influenciados pelo forte gradiente ambiental ocorrendo uma maior diferença de traços dispersivos ao longo da dimensão longitudinal dos estuários. Em contrapartida, o do semiárido devido ao baixo fluxo de água continental e por apresentar uma menor variabilidade longitudinal, esperamos encontrar mesmos níveis de diversidade ao longo do estuário.

2- Durante o período de maior precipitação as características funcionais dispersivas contribuem para uma menor diversidade beta;

Predição: Devido ao aumento da entrada de água da drenagem continental/pluviosidade, intensificando o fluxo de correnteza e facilitando a dispersão ativa e passiva dos macroinvertebrados bentônicos estuarinos.

3- O ambiente espacialmente estruturado (compartilhamento de variáveis ambientais e espaciais) molda a distribuição da diversidade das características funcionais de dispersão dos

macroinvertebrados bentônicos nos estuários típicos tropicais, enquanto apenas as variáveis ambientais influenciam as características dispersivos nos estuários semiáridos.

Predição: Visto que são organismos pertencente ao grupo de baixa capacidade de dispersão ativa e as particularidades de cada estuários molda a sua ocorrência e distribuição.

REFERÊNCIAS

Allan, J. D., & Castillo, M. M. (2007). Stream ecology: structure and function of running waters. Springer Science & Business Media.

Anderson, M.J.; Crist, T.O.; Chase, J.M.; Vellend, M.; Inouye, B.D.; Freestone, A.L.; Sanders, N.J.; Cornell, H.V.; Comita, L.S.; Davies, K.F.; Harrison, S.P.; Kraft, N.J.; Stegen, J.C.; Swenson, N.G. (2011). Navigating the multiple meanings of β diversity: a roadmap for the practicing ecologist. *Ecology Letters*, v.14, p. 19 – 28. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01552.x>

Attrill, M. J., & Rundle, S. D. (2002). Ecotone or ecocline: ecological boundaries in estuaries. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 55(6), 929-936. <https://doi.org/10.1006/ecss.2002.1036>

Cottenie, K. (2005). Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics. *Ecology letters*, 8(11), 1175-1182. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00820.x>

Crist, T. O., Veech, J. A.; Gering, J. C.; Summerville, K. S. (2003). Partitioning species diversity across landscapes and regions: A hierarchical analysis of α , β , and γ diversity. *Am. Nat.* 162: 734–743. <https://doi.org/10.1086/378901>

Day Jr, J. W., Kemp, W. M., Yáñez-Arancibia, A., & Crump, B. C. (Eds.). (2012). Estuarine ecology. John Wiley & Sons.

De Bie, T., De Meester, L., Brendonck, L., Martens, K., Goddeeris, B., Ercken, D., Hampel, H., Denys, L., Vanhecke, L., Van der Gucht, Van Wichelen, J., Vyverman, W., Declerck, S. (2012). Body size and dispersal mode as key traits determining metacommunity structure of aquatic organisms. *Ecology letters*, 15(7), 740-747. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2012.01794.x>

Degen, R., & Faulwetter, S. (2019). The Arctic Traits Database—a repository of?> Arctic benthic invertebrate traits. *Earth System Science Data*, 11(1), 301-322.

Dias, T. L. P. (2006). Os peixes, a Pesca e Os Pescadores da Reserva de Desenvolvimento Sustentável Ponta do Tubarão (Macau-Guamaré/RN), Brasil. Tese de Doutorado em Ciências Biológicas (Zoologia). Universidade Federal da Paraíba. p. 167.

Dolbeth, M., Cardoso, P., Grilo, T., Raffaelli, D., & Pardal, M. Â. (2013). Drivers of estuarine benthic species distribution patterns following a restoration of a seagrass bed: a functional trait analyses. *Marine Pollution Bulletin*, 72(1), 47-54.
<https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2013.05.001>

Dolédec, S., Phillips, N., Scarsbrook, M., Riley, R. H., & Townsend, C. R. (2006). Comparison of structural and functional approaches to determining landuse effects on grassland stream invertebrate communities. *Journal of the North American Benthological Society*, 25(1), 44-60.
[https://doi.org/10.1899/0887-3593\(2006\)25\[44:COAFA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1899/0887-3593(2006)25[44:COAFA]2.0.CO;2)

Elliott, M., & Whitfield, A. K. (2011). Challenging paradigms in estuarine ecology and management. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 94(4), 306-314.
<https://doi.org/10.1016/j.ecss.2011.06.016>

Gaudron, S. M., Hourdez, S., Olu, K. (2017). Aspects on gametogenesis, fertilization and embryogenesis of two deep-sea polychaetes from Eastern Atlantic cold seeps. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 129, 59-68.
<https://doi.org/10.1016/j.dsr.2017.10.003>

Heino, J.; Melo, A. S; Siqueira, T.; Soininen, J.; Valanko, S.; Bini, L. M. (2015). Metacommunity organisation, spatial extent and dispersal in aquatic systems: patterns, processes and prospects. *Freshwater Biology*, 60 (5), 845-869.
<https://doi.org/10.1111/fwb.12533>

Hepp, L. U. & Melo, A. S. (2013). Dissimilarity of stream insect assemblages: effects of multiple scales and spatial distances. *Hydrobiologia*. 703(1): 239–246.
<https://doi.org/10.1007/s10750-012-1367-7>

Hewitt J. E, Thrush S. F, Halliday J, Duffy C. (2005). The importance of small-scale habitat structure for maintaining beta diversity. *Ecology* 86:1619–1626. <https://doi.org/10.1890/04-1099>

Hillebrand, H., & Azovsky, A. I. (2001). Body size determines the strength of the latitudinal diversity gradient. *Ecography*, 24(3), 251-256. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2001.tb00197.x>

Josefson, A. B. & Göke C. (2013). Disentangling the effects of dispersal and salinity on beta diversity in estuarine benthic invertebrate assemblages. *J. Biogeogr.* 40: 1000–1009. <https://doi.org/10.1111/jbi.12047>

Josefson, A. B. & Hansen J. L. S. (2004). Species richness of benthic macrofauna in Danish estuaries and coastal areas. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 13: 273–288. <https://doi.org/10.1111/j.1466-822X.2004.00091.x>

Josefson, A. B. (2016). Species sorting of benthic invertebrates in a salinity gradient—importance of dispersal limitation. *PLoS One*, 11(12), e0168908. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0168908>

Lansac-Tôha, F. M.; Heino, J.; Quirino, B. A.; Moresco, G. A; Peláez, O.; Meira, B. R.; Rodrigues, L. C.; Jati, S.; Lansac-Tôha, F.; Velho, L. F. M. (2019). Differently dispersing organism groups show contrasting beta diversity patterns in a dammed subtropical river basin. *Science of The Total Environment*, 691, 1271-1281. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.07.236>

Manson, N. W. H.; Lanoiselée, C.; Mouillot, D.; Irz, P.; Argillier, C. (2007). Functional characters combined with null models reveal inconsistency in mechanisms of species turnover in lacustrine fish communities. *Oecologia*, v. 153, n. 2, p. 441-452.

MarLIN (2006). BIOTIC - Biological Traits Information Catalogue. Marine Life Information Network. Plymouth: Marine Biological Association of the United Kingdom. Available from www.marlin.ac.uk/biotic

Mason, R. J., & Sanders, H. (2021). Invertebrate zoogeomorphology: A review and conceptual framework for rivers. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Water*, 8(5), e1540. <https://doi.org/10.1002/wat2.1540>

McLusky, D. S., & Elliott, M. (2007). Transitional waters: a new approach, semantics or just muddying the waters?. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 71(3-4), 359-363. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2006.08.025>

Medeiros, C. R., Heino, J., dos Santos, P. J. P., Molozzi, J., Ligeiro, R. (2021a). Spatial scale drives diversity patterns of benthic macroinvertebrate communities in tropical estuaries. *Limnology and Oceanography*, 66(3), 727-739. <https://doi.org/10.1002/lno.11636>

- Medeiros, C. R.; Paiva, F. F.; Ligeiro, R.; Molozzi, J.; Melo, A. S. (2021b). Saline gradient drives functional nestedness of polychaete communities in tropical estuaries. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 251, 107185. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2021.107185>
- Menezes, S., Baird, D. J., & Soares, A. M. (2010). Beyond taxonomy: a review of macroinvertebrate trait-based community descriptors as tools for freshwater biomonitoring. *Journal of Applied Ecology*, 47(4), 711-719. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2010.01819.x>
- Meutter, F. V. D., Meester, L. D., Stoks, R. (2007). Metacommunity structure of pond macroinvertebrates: effects of dispersal mode and generation time. *Ecology*, 88(7), 1687-1695. <https://doi.org/10.1890/06-0333.1>
- Netto, S. A., Domingos, A. M.; Kurtz, M. N. (2012). Effects of artificial breaching of a temporarily open/closed estuary on benthic macroinvertebrates (Camacho Lagoon, Southern Brazil). *Estuaries and Coasts*, 35(4), 1069-1081. <https://doi.org/10.1007/s12237-012-9488-9>
- Petchey, O. L., & Gaston, K. J. (2006). Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology letters*, 9(6), 741-758. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00924.x>
- Pineda, A., Bortolini, J. C., & Rodrigues, L. C. (2022). Effects of space and environment on phytoplankton distribution in subtropical reservoirs depend on functional features of the species. *Aquatic Sciences*, 84(1), 1-13. <https://doi.org/10.1007/s00027-021-00837-0>
- Potter, I. C., B. M. Chuwen, S. D. Hoeksema, and M. Elliott. 2010. The concept of an estuary: a definition that incorporates systems which can become closed to the ocean and hypersaline. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 87: 497-500. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2010.01.021>
- Potter, I. C., B. M. Chuwen, S. D. Hoeksema, and M. Elliott. 2010. The concept of an estuary: a definition that incorporates systems which can become closed to the ocean and hypersaline. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 87: 497-500. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2010.01.021>
- Pritchard, D. W. (1967). What is an estuary: physical viewpoint. *American Association for the Advancement of Science*.
- Roberts, S. M.; Halpin, P. N.; Clark, J. S. (2022). Jointly modeling marine species to inform the effects of environmental change on an ecological community in the Northwest Atlantic. *Scientific reports*, 12(1), 1-12. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-04110-0>
- Rodil, I. F.; Lucena-Moya, P., Jokinen, H., Ollus, V., Wennhage, H., Villnäs, A.; Norkko, A. (2017). The role of dispersal mode and habitat specialization for metacommunity structure of

shallow beach invertebrates. *PloS one*, 12(2), e0172160.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0172160>

Rodríguez, D. & R.A. Ojeda. (2011). Patterns of diversity of the Monte Desert small mammals across multiple spatial scales. *Journal of Arid Environments* 75: 424–431.
<https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2010.12.007>

Rosenberg, R. (2001). Marine faunal successional stages and related sedimentary activity. *Scientia Marina* 65: 107-119. <https://doi.org/10.3989/scimar.2001.65s2107>

Russell, B. D.; Gillanders B. M.; Connell S. D. (2005). Proximity and size of neighbouring habitat affects invertebrate diversity. *Marine Ecology Progress Series* 296: 31–38.
<https://doi.org/10.3354/meps296031>

Shojaei, M. G., Gutow, L., Dannheim, J., Schröder, A., Brey, T. (2021). Long-term changes in ecological functioning of temperate shelf sea benthic communities. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 249, 107097. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2020.107097>

Smock, L. A. (2007). Macroinvertebrate dispersal. In: Hauer, F. R. & Lamberti, G. A. eds. *Methods in Stream Ecology* 2ed. San Diego, Academic Press. p.465-487

Tundisi, J. G., & Tundisi, T. M. (2016). *Limnologia*. Oficina de textos.

van der Linden, P., Patrício, J., Marchini, A., Cid, N., Neto, J. M., & Marques, J. C. (2012). A biological trait approach to assess the functional composition of subtidal benthic communities in an estuarine ecosystem. *Ecological Indicators*, 20, 121-133.
<https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2012.02.004>

Van Leeuwen, C. H., Huig, N., Van der Velde, G., Van Alen, T. A., Wagemaker, C. A., Sherman, C. D., ... & Figuerola, J. (2013). How did this snail get here? Several dispersal vectors inferred for an aquatic invasive species. *Freshwater Biology*, 58(1), 88-99.
<https://doi.org/10.1111/fwb.12041>

Violle, C.; Navas, M. L.; Vile, D.; Kazakou, E.; Fortunel, C.; Hummel, I.; Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116(5), 882-892. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x>

Whittaker, R. H. (1960). Vegetation of the Siskiyou mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs*, v. 30, p. 279-338.

Yao, K. S., He, Y. J., Van Den Brink, P. J., Dai, Y. N., Yang, Y., & Cui, Y. D. (2022). Multivariate approaches to assess the drivers of benthic macroinvertebrate communities and biotic indices in a highly urbanized fluvial-estuarine system. *Ecological Indicators*, 139, 108956. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2022.108956>

**A DISPERSÃO DE MACROINVERTEBRADOS BENTÔNICOS EM
ESTUÁRIOS TROPICAIS É INFLUENCIADA POR FATORES QUE ATUAM EM
MENORES ESCALAS ESPACIAIS**

Maria Eduarda Santana Veríssimo¹, Carlinda Raíly Medeiros², Joseline Molozzi³

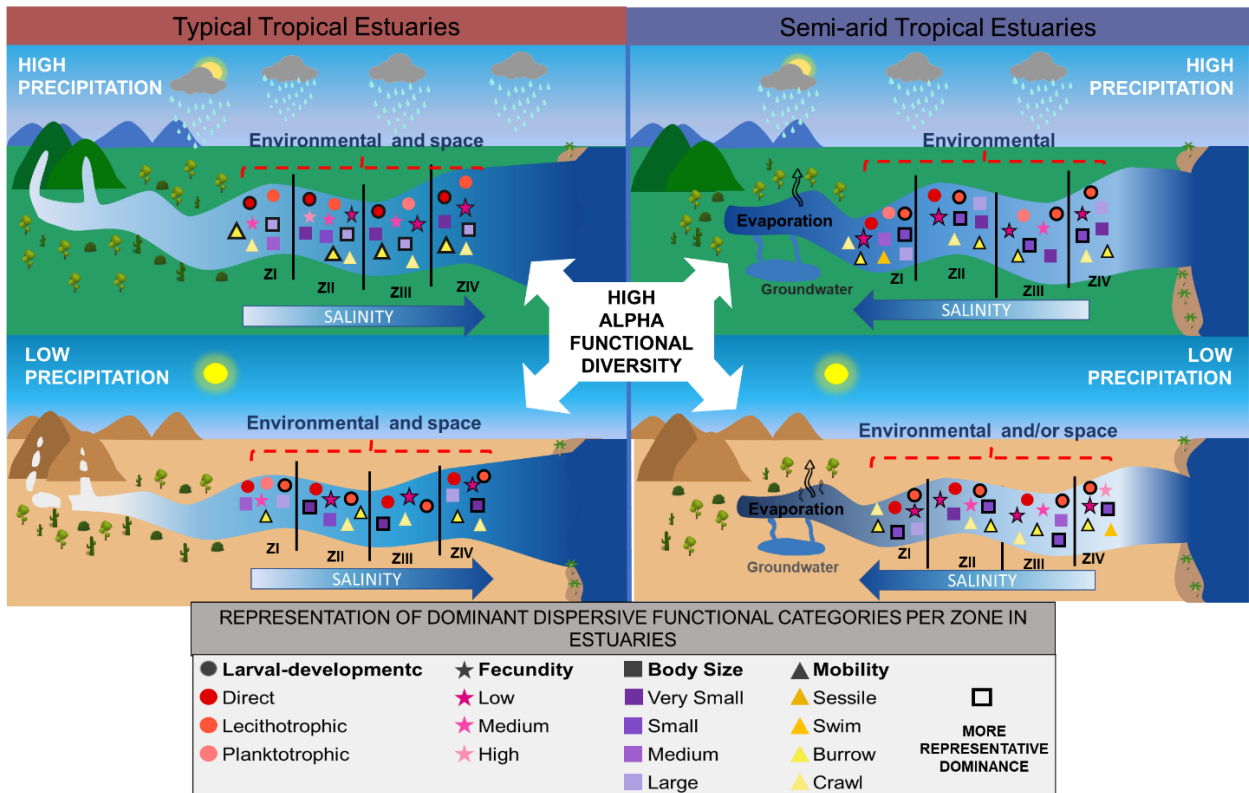
¹ Programa de Pós-graduação em Ecologia e Conservação, Av. Baraúnas, 351, Bairro
Universitário, CEP: 58429-500, Campina Grande, Brasil. E-mail: mesverissimo@gmail.com;
ORCID ID: 0000-0002-5984-6858

² Programa de Pós-Graduação em Engenharia Civil e Ambiental, Universidade Federal de
Campina Grande, Av. Aprígio Veloso s/n, 58429-900, Campina Grande, PB, Brasil. ORCID ID:
0000-0002-7332-2399

³ Universidade Estadual da Paraíba, Departamento de Biologia/Programa de Pós-graduação em
Ecologia e Conservação, Laboratório de Ecologia de Bentos, Av. Baraúnas, 351, Bairro
Universitário, CEP: 58429-500, Campina Grande, Brasil. ORCID ID: 0000-0002-8256-5739.

*Corresponding author: mesverissimo@gmail.com

GRAPHICAL ABSTRACT



RESUMO

Ecossistemas estuarinos são sistemas dinâmicos, espaço e temporalmente, que influenciam na distribuição e ocorrência dos macroinvertebrados bentônicos. Com isso, avaliamos os padrões de dispersão de macroinvertebrados bentônicos estuarinos em escalas locais e regionais em diferentes dinâmicas estuarinas (estuários típicos tropicais e semiáridos tropicais), durante períodos de maior e menor precipitação. Para analisar aspectos das comunidades de poliquetas e moluscos relacionadas à dispersão, consideramos quatro características funcionais, com 14 categorias: desenvolvimento larval, fecundidade, tamanho do corpo e mobilidade. Através do particionamento da diversidade verificamos que tanto o estuário típico tropical como o semiárido tropical apresentaram a mesma tendência de alta diversidade alfa funcional em ambos os períodos sazonais. Demonstrando uma maior diversidade dispersiva dentro dos locais do que entre os locais amostrados, resultando na coexistência dos organismos com diferentes características funcionais. Porém, quando analisado o efeito das variáveis ambientais e do espaço nas categorias funcionais de dispersão verificamos uma diferença entre eles. Nos estuários típicos tropicais, sazonalmente, tanto os fatores ambientais como o espaço influenciaram na diversidade funcional da comunidade. Ocorrendo por consequência do claro gradiente ambiente longitudinal nesta região, tornando as regiões próximas mais semelhantes e adequadas para táxons funcionalmente similares. Em contrapartida, os estuários do semiárido apresentaram uma diferença sazonal da relação do ambiente e/ou espaço em função das características funcionais de dispersão, demonstrando que as mudanças temporais afetaram a dinâmica dispersiva dos organismos. Portanto, observamos uma maior influência dos fatores ambientais atuando em uma menor escala espacial na ocorrência e distribuição das categorias funcionais dispersivas nos estuários.

Palavras-chave: Dinâmicas ambientais, Partição da diversidade, Moluscos, Poliquetas, Potencial dispersivo

1. INTRODUÇÃO

Ampliar o conhecimento sobre os padrões de dispersão das espécies em múltiplas escalas espaciais e temporais e os mecanismos subjacentes que influenciam esses padrões é um dos objetivos históricos da ecologia (Cottenie, 2005; Yao et al., 2022; Roberts et al., 2022; Pineda et al., 2022). A distribuição de comunidades biológicas e a interação de metacomunidades geralmente está relacionada aos fatores que atuam em escala local, que incluem interações entre as espécies e fatores abióticos, enquanto os processos regionais estão relacionados a dispersão e migração entre localidades, e ambos podem influenciar nos processos dispersivos dos organismos (Cottenie et al., 2003; Josefson & Goke, 2013; Heino et al., 2015).

A conexão de comunidades isoladas através de migrações de indivíduos de diferentes espécies (ou seja, metacomunidades) deve-se a fatores intrínsecos (ex. tamanho do corpo, período reprodutivo, sexo e mobilidade), ou seja, quando é controlada pelo indivíduo, e a fatores extrínsecos (ex. disponibilidade de alimento, competição, predação, velocidade da água e tipo de substrato) quando é controlada pelo ambiente físico, podendo ainda ser influenciada pela ação de vetores) (Lanzer, 2001; Clobert et al., 2009; Kappes & Haase, 2012). Diante disso, a dispersão pode ocorrer de maneira passiva, quando o movimento dos organismos de uma comunidade se dá pela ação de agentes externos, ou por dispersão ativa, quando depende da mobilidade do organismo considerado (Clobert et al., 2009; Belz et al., 2012).

A dispersão de indivíduos entre habitats pode reduzir a competição, permitir que indivíduos escapem de condições ambientais extremas e assim diminuir a probabilidade de extinções locais (Elo et al., 2021; Li et al., 2020). Neste sentido, em ecossistemas dinâmicos e variáveis como os estuários, a dispersão pode exercer um papel fundamental na manutenção da diversidade, através de processos de imigração e emigração (Josefson e Hansen 2004; Josefson, 2009). A dinâmica ambiental estuarina é moldada pela localização geográfica desses ecossistemas, devido a influência das condições climáticas/geográficas da região (Pritchard, 1967). Com isso, estuários que apresentam alta entrada de água proveniente da drenagem continental e uma baixa evaporação, possuem gradientes físicos e químicos claros longitudinalmente (Van der Linden et al., 2017; Medeiros et al., 2021a; Medeiro et al., 2022). Esses tipos de estuários são caracterizados como positivos e apresentam um aumento progressivo e gradual de salinidade de montante (drenagem continental) para jusante (mar). Em contrapartida, os estuários localizados em regiões tropicais de clima semiárido, são categorizados como inversos devido sua dinâmica ambiental ser influenciada pelo baixo índice

pluviométrico e altas taxas de evaporação da água durante todo ano, com pouca entrada de água continental, causando uma elevada salinidade ao longo do estuário, com maiores concentrações em regiões mais distantes do mar (Pritchard, 1967; Potter et al., 2010; Duarte et al., 2020).

Além das variações ambientais espaciais nos estuários, a dinâmica temporal da região também pode gerar alterações nos padrões de dispersão, pois o período de menor precipitação pode intensificar o aumento de salinidade nos estuários inversos e causar o fenômeno da hipersalinidade (Medeiros et al., 2016a; Descroix et al., 2020). Além disso, devido a menor entrada de água no sistema ocasiona um menor influxo de água podendo diminuir a dispersão passiva e alterar a distribuição longitudinal dos indivíduos, (Pritchard, 1967; Hemraj et al., 2017). Por outro lado, no período de maior precipitação, observa-se alterações nos padrões da hidrologia dos estuários com o aumento da entrada de água da drenagem continental e pluviosidade, intensificando o fluxo de correnteza, e por consequência, facilitando a dispersão ativa e passiva dos organismos (Medeiros et al., 2016b). As características intrínsecas dos estuários, marcadas por intensa variabilidade física e química, ambientais e climáticas, seleciona organismos resistentes a essas condições ambientais (Telesh; Khlebovich, 2010). A dinâmica desses sistemas os torna ideais para estudar padrões de diversidade entre habitats, devido suas variações espaciais, temporais e por comportar uma biota característica (Elliott & Whitfield, 2011; Medeiros et al., 2021a).

As distintas dinâmicas ambientais estuarinas moldam diretamente o padrão de diversidade podendo influenciar no papel funcional dos organismos (Elliott & Whitfield, 2011; Josefson & Goke, 2013). Com isso, ambientes que possuem gradientes ambientais longitudinais e uma alta variabilidade espacial devido as características supracitadas, possuem um forte “filtro ecofisiológico”, selecionando táxons resistentes para persistir ou colonizar outras áreas de acordo com as características intrínsecas (Remane 1934; Little et al. 2017; Medeiros et al., 2020). Esses fatores geram uma alta diversidade beta devido a dissimilaridade de organismos entre as áreas afetadas pelo forte filtro ambiental (Anderson et al., 2011; Dolbeth et al., 2013). Diferentemente dos estuários do semiárido, devido a hipersalinidade em todo o ecossistema, proporciona habitats favoráveis para a comunidade macrobentônica estuarina longitudinalmente, permitindo alta riqueza e abundância de organismos nos estuários, acarretando em uma alta diversidade alfa neste ecossistema (Medeiros et al., 2020). Com isso, o particionamento da diversidade é um dos caminhos que nos permite ampliar o conhecimento sobre os mecanismos de estruturação e distribuição dos organismos nos ecossistemas (Hepp & Melo, 2013; Medeiros et al., 2021a).

Dentre as comunidades biológicas que persistem nos ecossistemas estuarinos, os macroinvertebrados bentônicos são comumente utilizados como indicadores das condições ambientais e seus padrões de distribuição refletem as condições locais no qual estão inseridos (Day et al., 1989; Rosenberg, 2001). Os moluscos e poliquetas representam mais de 80% da comunidade macrobentônica dos estuários tropicais e são encontrados ao longo do gradiente longitudinal, devido suas capacidades de dispersão e tolerâncias às condições salinas encontradas nestes ecossistemas (Van der Linden et al., 2017; Medeiros et al., 2021a). Estudos utilizando características funcionais de macroinvertebrados bentônicos estuarinos, como desenvolvimento larval, fecundidade, tamanho do corpo e mobilidade, tem sido utilizada para analisar padrões de dispersão, distribuição e montagem das comunidades (Josefson, 2016; Linden et al., 2017; Breine et al., 2018; Medeiros et al., 2022).

As categorias funcionais do desenvolvimento larval e da fecundidade quando analisadas em conjunto demonstram uma alta ou baixa pressão de propágulos com potencial dispersivo passivo para colonização dos primeiros estágios vitais dos macroinvertebrados estuarinos (Mcedward & Miner 2003; Foggo et al., 2007; Josefson, 2016; Gaudron et al., 2017). O tamanho corpóreo é uma característica funcional com forte relação na estruturação da comunidade ao longo de determinados gradientes (Lansac-Tôha, 2019) e também determina o impacto relativo de fatores espaciais e ambientais na composição da comunidade (Hillebrand et al., 2001). Além disso, os macroinvertebrados podem ser classificados de acordo com sua mobilidade, através das suas características intrínsecas responsáveis pela capacidade, ou não, de se locomover (MarLIN BIOTIC, 2011; Linden et al., 2012; Degen & Faulwetter, 2019). Neste caso, os organismos móveis podem se dispersar entre os habitats, apresentando um padrão de dispersão mais regular enquanto os de menor mobilidade apresentam distribuição mais agregada (Russell et al., 2005). De forma simultânea, essas características funcionais são ótimas descritoras do potencial dispersivo da comunidade de macroinvertebrados bentônicos estuarinos, podendo refletir os fatores que governam suas distribuições e ocorrência.

Diante disso, existe uma lacuna sobre o entendimento da dispersão de macroinvertebrados bentônicos estuarinos, atrelados a compreensão de qual escala (local em função das variáveis ambientais ou regional em função da extensão espacial) influencia os atributos funcionais de dispersão (examinando várias características simultaneamente) (Heino et al., 2015). Um dos principais trabalhos realizados em estuários, avaliou a montagem da comunidade através da dispersão, voltado apenas ao atributo reprodutivo, em função do gradiente de salinidade dos ecossistemas estuarinos (Josefson, 2016). No entanto, trabalhos que

analisem e explorem qual escala (local ou regional) tem influência com os atributos funcionais de dispersão (examinando várias características funcionais simultaneamente) tem sido inexistente na literatura, até onde temos conhecimento (Josefson, 2013; Heino et al., 2015; Rodil et al., 2017).

Nesse sentido, é de grande relevância ampliar a compreensão da importância das escalas espaciais, temporais e fatores ambientais em função da dispersão, um mecanismo que auxilia na montagem e distribuição das espécies no ecossistema. Além de que, o conhecimento dos padrões de distribuição espacial dos macroinvertebrados ao longo do gradiente estuarino, nos permite identificar a conexão entre a distribuição das espécies e os processos ecológicos/ambientais que moldam essas distribuições, visto que a dispersão possui forte relação com a recolonização dos organismos nos ecossistemas (Ysebaert et al., 2003; Socolar et al., 2016). Desta forma, a presença ou ausência de determinados macroinvertebrados respondem as condições ambientais presentes no ecossistema, e o conhecimento da capacidade de dispersão agrega informações de bioindicadores para o ambiente.

Neste estudo, avaliamos os padrões de dispersão de macroinvertebrados bentônicos estuarinos em escalas locais e regionais em diferentes dinâmicas estuarinas, durante períodos de maior e menor precipitação. Nossas hipóteses foram: i) as categorias funcionais de dispersão contribuem para uma maior diversidade beta funcional nos estuários típicos tropical, e uma maior diversidade alfa nos estuários do semiárido tropical, devido a maior e menor variabilidade ambiental longitudinal destes ecossistemas, respectivamente; ii) durante o período de maior precipitação as características funcionais relacionadas a dispersão contribuí para uma menor diversidade beta; e iii) o ambiente espacialmente estruturado (compartilhamento de variáveis ambientais e espaço) molda a distribuição da diversidade das características funcionais de dispersão dos macroinvertebrados bentônicos nos estuários típicos tropicais, enquanto apenas as variáveis ambientais influenciam as características dispersivos nos estuários semiáridos.

2. Material e Métodos

2.1 Área de estudo

O estudo foi realizado em seis ecossistemas estuarinos tropicais, sendo os estuários típicos tropicais localizados no estado da Paraíba (Mamanguape 6°43'02" - 6°51'54"S; 35°67'46" - 34°54'04"W e Paraíba 6°54'14" - 7°07'36"S; 34°58'16" - 34°49'31"W) e em Pernambuco (Passos 8°37'52.6" - 8°41'50.1"S; 35°04'48.3" - 35°04'47.9"W) e os estuários do

semiárido tropical localizados no Rio Grande do Norte (Tubarão, Galinhos 5°07'23.6"-5°05'43.0"S; 36°11'39.0"-36°17'22.9"W e Casqueira), todos localizados no nordeste do Brasil (Figura 1). As condições climáticas da região possibilitam a ocorrência de apenas dois períodos climáticos bem definidos de maior e menor precipitação, a estação chuvosa ocorre entre os meses de março a agosto e a estação seca ocorre entre setembro e fevereiro em todos os estuários (AESAs, 2022).

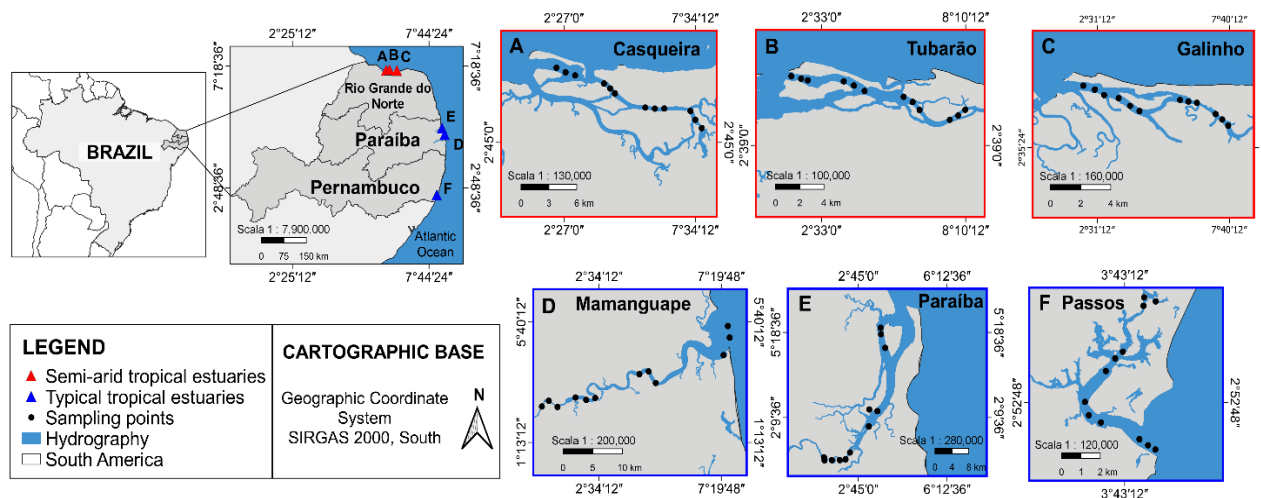


Figura 1: Localização geográfica dos estuários semiáridos tropicais Casqueira (A), Tubarão (B) e Galinhos (C), e estuários típicos tropicais Mamanguape (D), Paraíba (E) e Passos (F) e dos, encontrados no estado de Pernambuco e Rio Grande do Norte e Paraíba, Brasil. Para cada estuário foram definidas quatro zonas amostrais de montante (mais distante do mar) para a jusante (mais próximo do mar) definidas como: ZI, ZII, ZIII, ZIV.

Os estuários típicos tropicais estão situados no clima do tipo “AS” de acordo com Köppen, trópicos quentes e úmidos, a precipitação varia entre 1750 e 2000 mm/estação para menos de 30 mm/estação e com temperatura média anual entre 24°C e 26°C (Alvares et al. 2013; Macedo et al., 2010). Os estuários semiáridos estão situados no clima do tipo “Bsh” de acordo com Köppen, semiárido quente, com pouca precipitação (inferior a 500 mm anual) e altas taxas de evaporação (Alvares et al. 2013) (Figura 1).

2.1.1 Estuários típicos tropicais

O estuário do rio Paraíba é altamente influenciado pela água do mar, devido à baixa vazão dos seus rios no período de estiagem (Guedes et al. 2011). Este estuário é margeado por urbanização e sofre influência direta das atividades antrópicas como empreendimentos imobiliários, pesca excessiva e entre outras atividades, acarretando em descartes de lixo

inadequados, lançamento de efluentes, entre outros impactos para o ambiente estuarino (Marcelino et al., 2005; Araujo, 2014). O estuário do rio Mamanguape encontra-se situado no interior da Área de Proteção Ambiental (APA) da Barra de Mamanguape, atualmente a APA enfrenta diversos conflitos em sua forma de uso devido a monocultura de cana de açúcar e carcinicultura, que é muito presente nas áreas adjacentes deste estuário (Plano de Manejo, 2013; Silvestre et al., 2011). O estuário do rio de Passos está localizado em uma região com ciclo sazonal bem definido na Área de Proteção Ambiental de Guadalupe. Este estuário tem grande influência marinha por estar localizado em um ambiente de mesomaré, com isso o abastecimento de água continental é muito baixo (Figueirêdo et al. 2014).

2.1.2 Estuários semiáridos tropical

O estuário do rio Tubarão se encontra nos limites da Reserva do Desenvolvimento Sustentável Ponta do Tubarão (RDSPT). Seu canal principal possui cerca de 10Km de extensão, as águas provêm do lençol freático, das dunas adjacentes e das chuvas, com isso, tendo uma salinidade muito variável (Dias, 2006). O estuário do rio de Casqueira possui o canal principal com cerca de 20km de extensão, envolto por uma vegetação marginal de mangue e profundidades que variam de 1 a 8m. Este estuário tem constituição de terrenos planos que favorece a implantação de salinas e carcinicultura na região sendo um dos principais impactos ambientais dessa região (Santos et al., 2018). O estuário Galinhos diferentemente dos outros possui um baixo índice de ocupação humana no seu entorno, mas em contrapartida há um avanço das indústrias salineiras e de carcinicultura configurando uma grande importância econômica para região, mas também causando um impacto direto no ambiente (Pinheiro, 2016).

2.3 Desenho amostral

As coletas foram realizadas em dois períodos sazonais. No período de menor precipitação, em dezembro de 2016 nos estuários semiáridos tropicais, e em fevereiro de 2017, nos estuários típicos tropicais. No período de maior precipitação, as coletas ocorreram nos meses de junho e agosto nos estuários semiáridos e típicos tropicais respectivamente, ambos no ano de 2016 (Medeiros et al., 2016b; Medeiros et al., 2021a). Os meses coletados se enquadraram no período sazonal indicado, segundo o banco de dados pluviométricos do Instituto Nacional de Meteorologia (INMET, 2022), permitindo assim uma maior compreensão da variação climática típica da região e seus efeitos na comunidade.

Em cada estuário delimitamos quatro zonas amostrais subtidais (I, II, III, IV) seguindo um gradiente de salinidade (nos estuários típicos tropicais), além da profundidade e composição do sedimento de montante (drenagem continental) a jusante (mar), para mensurar as variações ambientais longitudinais dos ecossistemas. O delineamento amostral foi definido com base em estudos anteriores realizados na região (e.g., Nóbrega-Silva et al., 2016; Medeiros et al., 2016; Olímpio, 2018; Medeiros et al., 2021a; Medeiros et al., 2022). Em cada zona três unidades amostrais, equidistante longitudinalmente, foram mensuradas contendo três réplicas cada, para uma melhor análise da variação biótica e abiótica do ecossistema estuarino.

2.4 Variáveis ambientais

Foram mensurados *in situ* na coluna da água a Transparência da água (cm) através do disco de Secchi, salinidade com um refratômetro de salinidade (modelo VX100SG), temperatura (°C), pH e sólidos totais dissolvidos (mg/L) utilizando sonda multianalisadora (Horiba/ U-50). Para as análises químicas, coletamos 1L de água da superfície em cada ponto de amostragem, para quantificar a concentração de fosforo total ($\mu\text{g/L}$) por Strickland e Parsons (1972), amônia (NH_3), clorofila -a ($\mu\text{g/L}^{-1}$), nitrato ($\mu\text{g/L}$) e nitrito ($\mu\text{g/L}$) por APHA (2017).

O sedimento do estuário foi coletado com o auxílio da draga de Van Veen (500 cm^2) para verificar as classes de tamanhos do sedimento por meio da análise granulométrica por peneiramento através da separação mecânica dos grãos do sedimento. Esta metodologia é constituída por seis peneiras de tamanhos distintos ($<38\ \mu\text{m}$ - argila; $38\text{-}63\ \mu\text{m}$ - silte; $63\text{-}250\ \mu\text{m}$ - areia fina; $250\text{-}500\ \mu\text{m}$ - areia media; $500\text{-}1000\ \mu\text{m}$ - areia grossa; $>1000\ \mu\text{m}$ - cascalho).

2.5 Macroinvertebrados bentônicos

As comunidades de poliquetas e moluscos foram amostrados com uma draga do tipo Van Veen (500 cm^2), ambas coletadas na região subtidal, durante a maré baixa. As amostras foram lavadas *in situ* com peneiras de 0,5 mm e armazenadas em potes plásticos com álcool a 70%. Os organismos foram triados e identificados ao nível de gênero com auxílio de chaves taxonômicas especializadas (Rios 1985; Mikkelsen & Bieler 2008; Tunnell et al. 2010; Amaral & Nonato 1996; Trivinho-Strixino 2011).

Em função das distintas características dispersivas entre poliquetas e moluscos, analisamos separadamente e em conjunto, visto que o objetivo é avaliar os padrões de dispersão

em escalas locais e regionais em diferentes dinâmicas estuarinas. Como não foram observadas diferenças significativas, optamos por utilizar os dados das duas comunidades em conjunto. Sendo assim, os resultados da comunidade separada estão disponíveis nos apêndices (Apêndice I, II, III, IV e V).

2.6 Modos de dispersão dos macroinvertebrados bentônicos

Para analisar aspectos das comunidades de poliquetas e moluscos relacionadas ao potencial dispersivo, consideramos quatro características funcionais com 14 categorias que melhor representam o potencial dispersivo da macrofauna bentônica dentro do ecossistema estuarino: Desenvolvimento larval, fecundidade, tamanho do corpo e mobilidade (Josefson, 2016; Russel, et al., 205; Lansac-Tôha, 2019; Josefson & Goke, 2013) (Tabela 1). As informações das características funcionais dos poliquetas e moluscos foram obtidas de bancos de dados online (MarLIN BIOTIC, 2011; Faulwetter et al., 2014) de artigos publicados (Veríssimo et al., 2012; Josefson & Goke, 2013; Josefson, 2016; Van Der Linden et al., 2017; Olímpio et al., 2018; Medeiros, et al., 2021; Medeiros et al., 2022).

Tabela 1: Características e categorias funcionais da comunidade de poliquetas e moluscos com relação a dispersão.

Característica	Categoria	Código	Relação com a dispersão
Desenvolvimento larval	Direto	DL_D	Desenvolvimento larval direto, configura uma dispersão reduzida, resultando na dinâmica dos organismos limitada e apresentando uma estrutura espacial agregada (Leibold et al., 2014; Meutter et al., 2007).
	Lecitotrófico	DL_L	
	Planctotrófico	DL_P	
Fecundidade	Baixa (1-2500 ovos)	F_B	Alta fecundidade está relacionado a maior capacidade de dispersão passiva, devido aos seus propágulos serem menores e facilmente carregados pela corrente de águas (Gaudron et al., 2017)
	Médio (2500-100.000 ovos)	F_M	
	Alta (>100.000 ovos)	F_A	
Tamanho do corpo	Muito pequeno (<1 cm)	TC_MP	Maior tamanho corpóreo apresenta limitação na dispersão passiva, acarretando em um padrão espacial agrupado no ecossistema (De Bie et al., 2012).
	Pequeno (1.1-3 cm)	TC_P	
	Médio (3.1-6 cm)	TC_M	
	Grande (>6.1 com)	TC_G	

Mobilidade	Séssil Nadador Escavador Rastejante	M_S M_N M_E M_R	Organismos nadadores, são altamente moveis e podem se dispersar entre os habitats, apresentando um padrão de dispersão mais uniforme (Russell et al., 2005).
-------------------	--	--------------------------	--

2.7 Análises estatísticas

Para identificar a distribuição da dominância de cada característica funcional relacionadas a dispersão ao longo dos gradientes estuarinos, realizamos uma média ponderada da comunidade (CWM, Community Weighted Mean) para cada zona mensurada nos ecossistemas estuarino típicos e semiáridos tropicais sazonalmente. O índice CWM mostra o valor médio de cada categoria das características funcionais da comunidade ponderado pelas abundâncias (Garnier, et al. 2004). Os atributos utilizados foram categóricos e os valores de CWM variam de 0 a 1 (Ricotta & Moretti, 2011).

A posteriori, com os dados da CWM, realizamos Análise Permutacional de Variância (PERMANOVA) para avaliar as diferenças significativas espaciais e sazonais das características relacionadas a dispersão nos estuários típicos e semiáridos tropicais (Anderson et al., 2008). Para cada conjunto de estuário analisamos três fatores: estuários (com três níveis: Mamanguape, Paraíba e Passos ou Casqueira, Galinhos e Tubarão), zonas (com quatro níveis: ZI, ZII, ZIII, ZIV) e o período sazonal (com dois níveis: maior e menor precipitação). Ao realizar essa análise inicialmente transformamos os dados da CWM em raiz quadrada e calculamos as matrizes de dissimilaridade de Bray-Curtis (Anderson et al., 2008). A significância estatística dos componentes de variância foi testada usando 9999 permutações de resíduos, com um nível de significância (p) escolhido a priori de 0,05.

Utilizamos o índice da entropia quadrática de Rao para avaliar a dissimilaridade média entre pares de características funcionais de acordo com seus modos de dispersão dentro dos pontos (α), entre os pontos (β) de cada estuário através do particionamento aditivo funcional ($\gamma = \alpha + \beta$) (Lande, 1996; Veech et al., 2002; Mouchet et al., 2010; Botta-Dukát, 2005; De Bello et al., 2010). Aplicamos a distância de Gower entre pares de espécies em uma comunidade para realizar a decomposição da diversidade nos componentes γ , α e β em função do modo de dispersão. Posteriormente, utilizamos a correção de Jost para resolver uma possível dependência entre os componentes da diversidade alfa e beta (Jost, 2007).

Usamos a análise de redundância Parcial (pRDA; Legendre e Legendre 1998) para avaliar o efeito das variáveis ambientais e espaciais (com base nas coordenadas de longitude e

latitude dos pontos amostrados) nas características funcionais dos poliquetas e moluscos, analisando o efeito da dispersão entre os pontos amostradas em cada estuário e período sazonal (Legendre & Anderson, 1999). Verificamos a colinearidade entre variáveis ambientais usando fatores de inflação de variância (VIF) e removemos as variáveis que estavam fortemente correlacionadas com outras variáveis apresentando valores maior que 0,7 antes das análises estatísticas. Para realização dessa análise, foram utilizadas três matrizes: (1) matriz com os dados da comunidade de poliquetas e moluscos com base no resultado da análise CWM; (2) uma matriz de variáveis ambientais; e (3) uma matriz de distância geográfica submetida às Coordenadas Principais de Matrizes Vizinhas (PCNM), com dados das coordenadas geográficas dos pontos dos estuários, nas quais os eixos gerados (autovetores) foram utilizados como variáveis espaciais explicativas. Com isso, realizamos um procedimento *forward selection* nos dados espaciais para identificar o eixo da PCNM explicativo que seria incluída na análise (Blanchet et al., 2008). Portanto, a análise pRDA foi representada pelo diagrama de Venn, para melhor visualização geral da influência ambiental e espacial em função das características funcionais de dispersão da comunidade macrobentônica.

As análises de PERMANOVA foram realizadas no programa estatístico PRIMER + PERMANOVA 6.1 (Systat Software, Cranes Software International Ltd., Anderson et al. 2008). Todas as demais análises foram realizadas no programa estatístico R software (R core tem, 2018- versão 1.1.456), utilizando funções do pacote “Vegan”, “FD”, “ape”, “ade4”, “cluster”, “lattice” e a função “RAO” de De Bello et al., 2010.

3. Resultados

3.1 Abundância e riqueza das comunidades de poliquetas e moluscos

Nos estuários típicos tropicais, foram amostrados um total de 7166 indivíduos, sendo que 3053 foram representados por poliquetas e 4113 por moluscos. No período de maior precipitação, foram identificados 3744 indivíduos, distribuídos em 1675 poliquetas e 1869 moluscos, representados em 47 e 45 gêneros, respectivamente. No período de menor precipitação obtivemos 3422 indivíduos distribuídos em 1178 poliquetas (38 gêneros) e 2244 moluscos (39 gêneros) (Apêndice VI). Nos estuários semiáridos, foram encontrados 15178 indivíduos (7240 poliquetas e 7938 moluscos). No período de maior precipitação, foram amostrados 7581 indivíduos, distribuídos em 4077 poliquetas (61 gêneros) e 3504 moluscos

(51 gêneros). No período de menor precipitação, identificamos 7597 indivíduos, distribuídos em 3163 poliquetas e 4434 moluscos, representados em 52 e 53 gêneros, respectivamente.

3.2 Composição funcional das comunidades de poliquetas e moluscos

Os estuários típicos tropicais apresentaram diferenças significativas entre eles e entre as zonas estuarinas (I e IV, I e III) ($p(\text{perm}) < 0,05$) em função da dominância das características funcionais relacionadas a dispersão da comunidade de poliquetas e moluscos. Em contrapartida não apresentou diferença significativa sazonal ($p(\text{perm}) > 0,05$). Isso pode ter ocorrido devido a dominância de organismos com desenvolvimento larval direto e lecitotrófico, fecundidade média e baixa, tamanho corpóreo grande e muito pequeno e mobilidade escavadora e rastejadora, em ambos os períodos sazonais (Figura 2A).

Os estuários semiáridos apresentaram diferença significativa entre as zonas ($p(\text{perm}) < 0,05$), principalmente entre as zonas I e IV em função das características funcionais dispersivas dominantes. O estuário Galinhos apresentou diferenças significativas ($p(\text{perm}) < 0,05$) dos estuários de Tubarão e Casqueira. Diferenças significativas também foram observadas entre os períodos sazonais ($p(\text{perm}) < 0,05$) na distribuição das categorias dispersivos entre os períodos de menor e maior precipitação.

Nos estuários semiáridos observamos uma dominância de organismos com baixa fecundidade (exceto Tubarão, na menor precipitação) e organismos com mobilidade escavadora (exceto galinho, na menor precipitação), em ambos os períodos sazonais (Figura 2B). Durante o período de menor precipitação, observamos a dominância de organismos com desenvolvimento larval direto e lecitotrófico e tamanho corpóreo pequeno. No período de maior precipitação, não conseguimos observar uma clara dominância de organismos com categorias funcionais de desenvolvimento larval e tamanho corpóreo entre os estuários (Figura 2B).

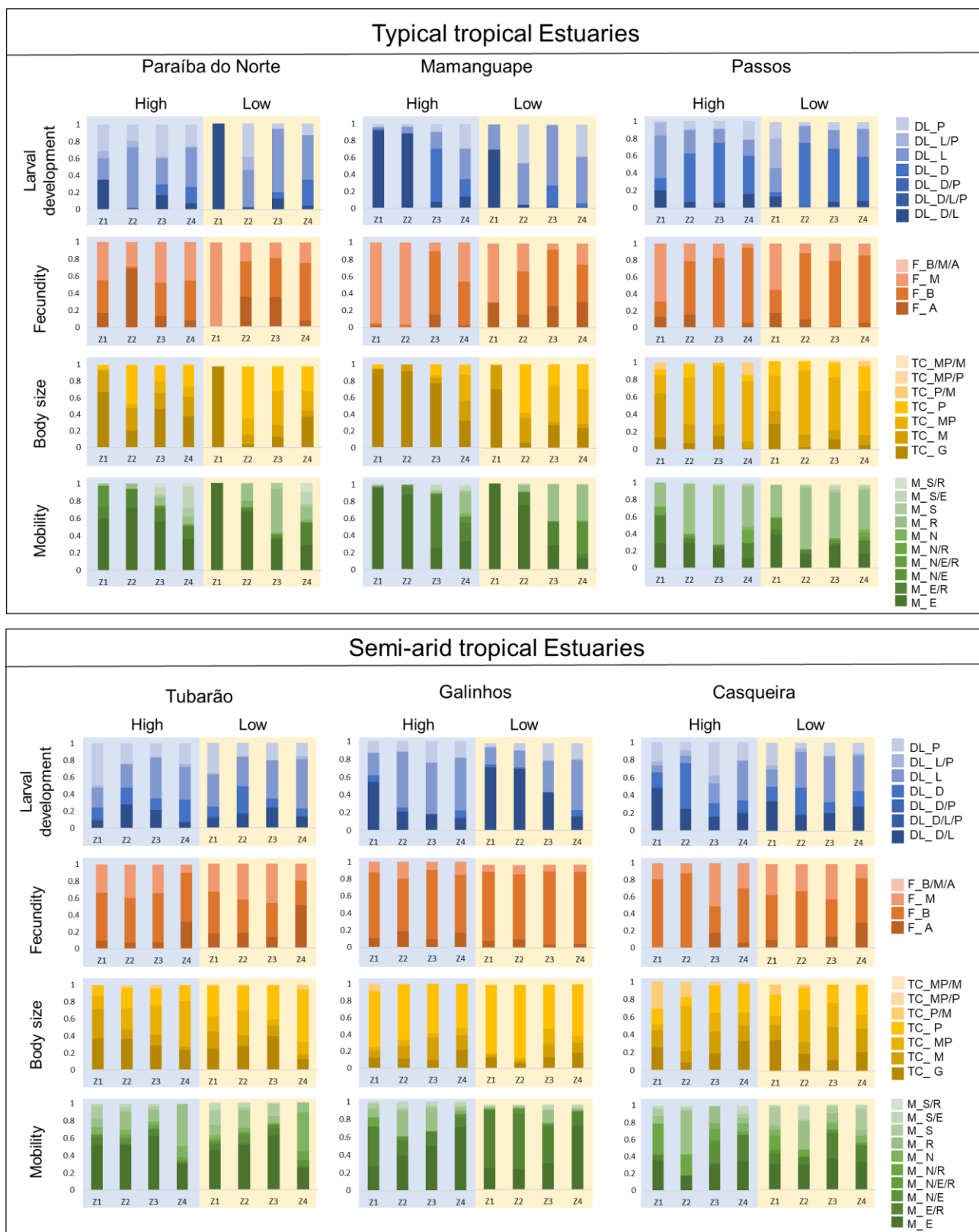


Figura 2: Média ponderada da comunidade (CWM) em função das características funcionais (Desenvolvimento larval, fecundidade, tamanho do corpo e mobilidade) da comunidade de poliquetas e moluscos nos estuários típicos e semiáridos tropicais do nordeste brasileiro durante o período de maior e menor precipitação. Os códigos das categorias das características funcionais podem ser vistos na Tabela 1.

3.3 *Particionamento aditivo da diversidade funcional*

Ambos os tipos de estuários apresentaram uma alta diversidade funcional alfa, em ambos os períodos sazonais. Os estuários típicos tropicais, no período de maior precipitação, a diversidade funcional alfa apresentou média de 2,10 ($\pm 0,51$) e durante o período de menor precipitação obteve a média de 2,03 ($\pm 0,19$). Nos estuários semiáridos, a diversidade funcional alfa apresentou a média de 2,64 ($\pm 0,33$) durante o período de maior precipitação, e no período de menor precipitação obteve a média de 2,68 ($\pm 0,77$) (Figura 3). No geral, as proporções de diversidade alfa funcional foram mais elevadas nos estuários semiáridos em relação aos típicos tropicais em ambos os períodos sazonais analisados (Figura 3).

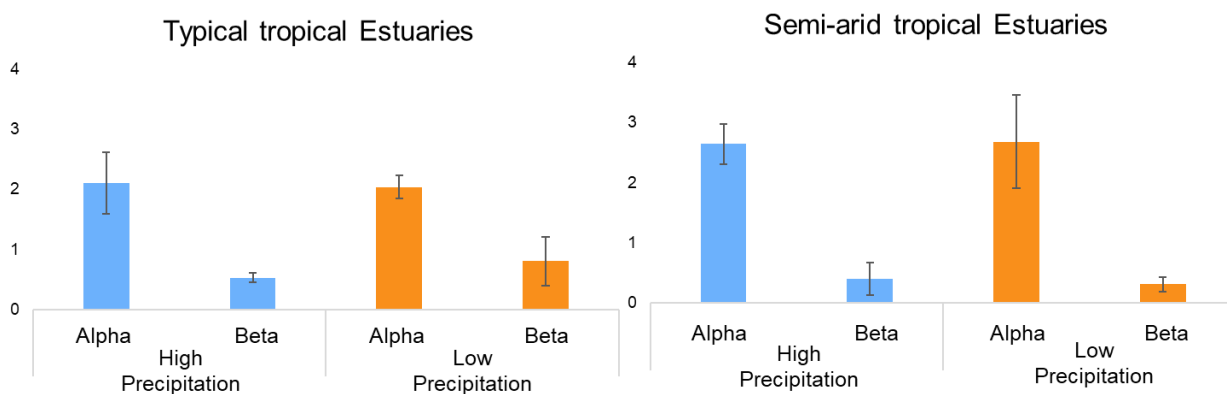


Figura 3: Média e desvio padrão do índice da entropia quadrática de Rao convertido nos componentes da diversidade funcional alfa, beta e gama dos estuários típicos (Paraíba do Norte, Mamanguape e Passos) e semiáridos (Casqueira, Galinhos e Tubarão) tropical no período de maior e menor precipitação.

3.4 *Fatores ambientais e espaciais na diversidade funcional da comunidade de poliquetas e moluscos*

Nos estuários típicos tropicais, tanto no período de maior como no período de menor precipitação, a diversidade funcional dos macroinvertebrados bentônicos nesses sistemas foram melhores explicados pelos fatores compartilhados (ambientais/espaciais) nos estuários de Passos e Paraíba e pelos fatores ambientais no estuário de Mamanguape (Figura 4A).

Nos estuários semiáridos Galinhos e Tubarão apresentaram uma maior explicação para os fatores ambientais, enquanto no estuário Casqueira houve uma maior contribuição para ambos os fatores ambientais e espaciais no período de maior precipitação. No período de menor precipitação, todos os estuários demonstraram fatores explicativos (ambiental e/ou espacial) diferente entre si (Figura 4B).

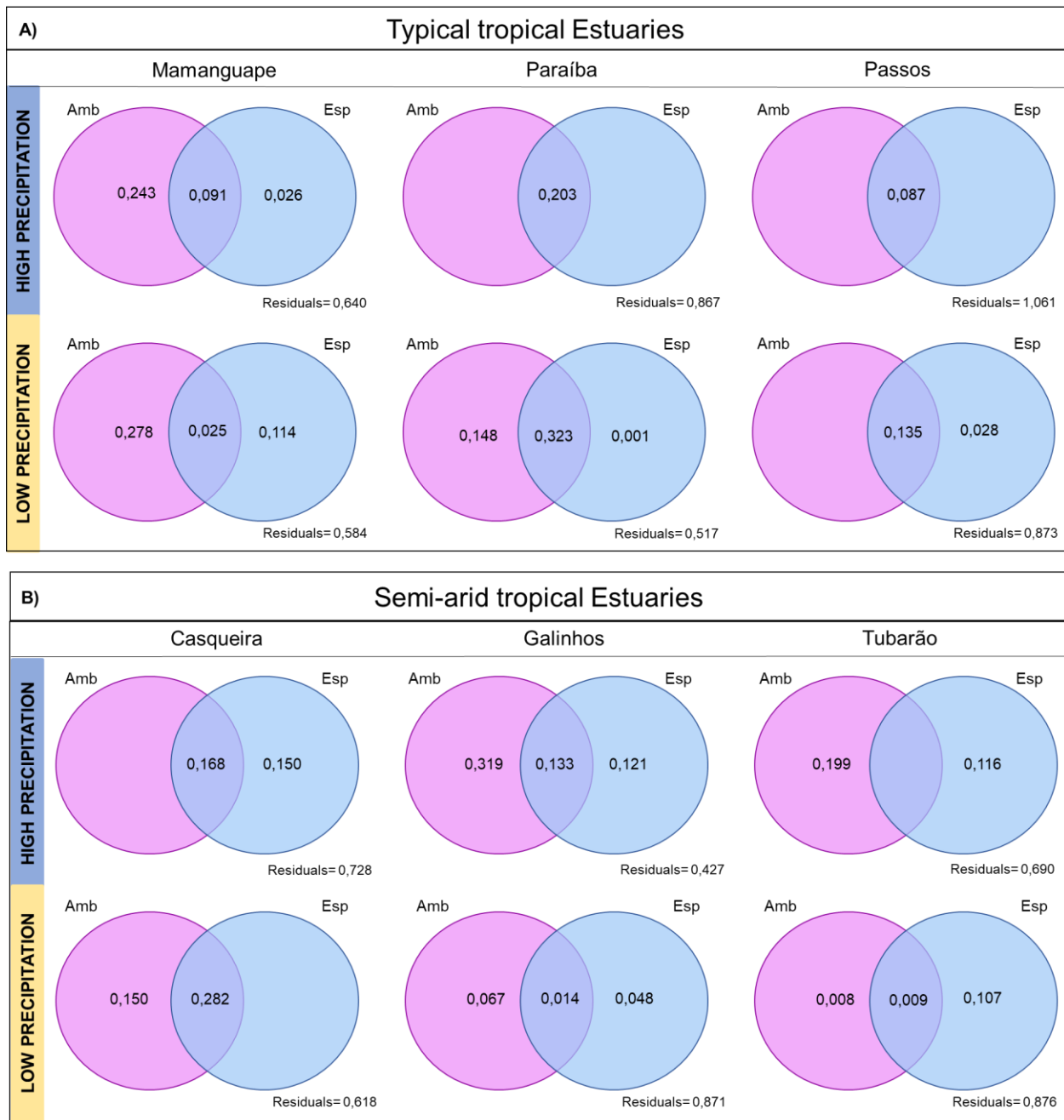


Figura 4: Análise de Redundância (RDA) representada pelo diagrama de Venn em função das variáveis ambientais (Amb) e do espaço (Esp) na diversidade funcional da comunidade de macroinvertebrados bentônicos dos estuários típicos (A) e semiáridos tropicais (B) durante as estações de maior e menor pluviosidade. Porção do Diagrama em branco representa valor não significativo.

4. Discussão

A dinâmica ambiental dos ecossistemas estuarinos é um dos principais fatores que moldam a estruturação das comunidades biológicas. Porém, ao analisarmos dois tipos de ecossistemas estuarinos com dinâmicas ambientais distintas, percebemos que a composição das categorias funcionais relacionadas a dispersão apresentou mesmo padrão de particionamento da diversidade em ambos os tipos de ecossistemas, considerando a comunidade de moluscos e poliquetas, confirmando parcialmente nossa primeira hipótese. A dispersão apresenta um importante papel na recolonização das comunidades influenciando na manutenção do funcionamento do ecossistema, com isso a alta diversidade funcional alfa nos estuários, demonstra uma maior diversidade de características dispersivas dentro das comunidades locais, resultando na coexistência dos organismos com diferentes características funcionais nos locais analisados (Chesson, 2000; Medeiros et al., 2022). Visto que encontramos uma dominância de organismos com desenvolvimento larval direto, baixa fecundidade, grande tamanho corpóreo, mobilidade escavadora e rastejadora ao longo das zonas analisadas. Demonstrando a substituição de alguns táxons que desempenham funções semelhantes nos ecossistemas ao longo de um determinado gradiente (Van der Linden et al., 2012; Leibold et al., 2014; Josefson, 2016). Isso sugere uma maior redundância funcional das características dispersivos longitudinalmente, ou seja, organismos que desempenham funções semelhantes no ecossistema, devido a uma variabilidade espacial reduzida, como mostrado em outros estudos (De Bello et al., 2009; Nunes et al., 2016; Medeiros et al., 2022).

A dispersão planctônica inclui diversas fases, como a desova, transporte larval e o assentamento das larvas que eventualmente retornam para o sedimento (Pineda et al., 2007; Pastor et al., 2018). Uma longa vida larval pelágica associada com uma alta fecundidade indica uma alta capacidade de dispersão por consequência do aumento potencial de transporte passivo devido a maior pressão de propágulos gerados, relação abundância-ocupação, ou seja, maior distribuição longitudinal nos estuários (Shank et al., 2003; Foggo et al., 2007; Josefson & Goke, 2013). Diferentemente de estudos realizados em outros estuários, nossos resultados apresentaram uma ampla distribuição longitudinal de organismos com desenvolvimento direto, lecitotrófico e baixa fecundidade (Josefson & Goke, 2013; Josefson, 2016). Organismos com desenvolvimento larval lecitotrófico possuem uma vida pelágica reduzida, dependendo das reservas do nutriente presente no vitelo, com isso possuindo uma capacidade de se dispersar intermediária (Josefson, 2016). Diferentemente de organismos com desenvolvimento direto, com uma fase larval curta ou inexistente diminuindo seu potencial de dispersão, o que nos leva

a supor que isso está relacionado ao sucesso de assentamento, maior probabilidade de se estabelecer dentro da população parental, com isso contribuindo mais efetivamente na amostragem local (Pineda et al., 2007; Kesäniemi et al., 2012).

Os resultados deste estudo mostram que tanto os fatores ambientais quanto os processos espaciais (ambiente compartilhado) influenciaram a estrutura das comunidades de macroinvertebrados em função das características relacionadas a dispersão em ambos os períodos sazonais nos estuários típicos tropicais, confirmando parcialmente nossa terceira hipótese (Figura 4). Devido ao gradiente ambiental bem marcado nesse tipo de estuário, regiões localizadas a curtas distâncias geográficas são mais propensas a serem ambientalmente semelhantes e, portanto, adequados para grupos de espécies funcionalmente similares, o que pode explicar as menores proporções de diversidade beta (Soininen et al., 2007; Rao et al., 2020). Estudos confirmam a importância ambiental no potencial dispersivo, visto que as variáveis físicas e químicas, salinidade, temperatura, nutrientes, tamanho do grão do sedimento atuam também como um importante fator na estruturação do assentamento larval (Foggo et al., 2007; Pineda et al., 2007; Tezuka et al., 2013; Josefson, 2016). Além disso, devido aos macroinvertebrados bentônicos serem organismos com hábitos sedentários, ou seja, organismos com baixa locomoção, estão suscetíveis as condições locais (Medeiros et al., 2021a; Medeiros et al., 2022). Sendo assim, as variáveis ambientais locais são de extrema importância na estruturação da comunidade em grande extensão espacial como em ecossistemas estuarinos (Moritz et al., 2009; Okuda et al., 2010; Moritz et al., 2013). Além disso, de acordo com nossos resultados, o espaço geográfico, apresentou relação com as categorias funcionais de dispersão nos estuários típicos tropicais. O espaço geográfico é um fator de extrema importância devido as variações hidrodinâmicas longitudinais, efeitos de correntezas e a dinâmica ambiental que geram oscilações nas concentrações dos materiais em suspensão, nutrientes e sedimento, influenciando na distribuição espacial dos organismos (Thrush, et al., 2005; Heino et al., 2015; Pastor et al., 2018; Medeiros et al., 2021a).

Os estuários semiáridos apresentaram uma diferença sazonal na influência do ambiente e/ou espaço nas características de dispersão, demonstrando que as mudanças temporais afetaram a dinâmica funcional dos organismos, diferentemente dos estuários típicos tropicais. Isso pode ser justificado pelo efeito das variações espaço, temporal e ambiental serem mais intenso nestes ecossistemas devido à ausência de um gradiente ambiental longitudinal claro e uma baixa entrada de água doce no sistema (Nebra et al., 2016). Assim como, eventos chuvosos pontuais geram respostas estuarinas de curta duração no ambiente, através das mudanças hidrológicas e

morfológicas, afetando a dinâmica dos organismos (Jordan et al., 1991; Chollett & Bone, 2007). Podemos ver esse efeito durante o período de maior precipitação em dois dos estuários do semiáridos, que apresentaram as variáveis ambientais como principal influência na distribuição das características dispersivas (Figura 4B).

Quando avaliado sazonalmente a contribuição das categorias funcionais dispersivas para o particionamento da diversidade verificamos que ambos os períodos amostrais, apresentaram baixa diversidade beta. Porém, o estuário típico tropical obteve uma pequena diferença da diversidade beta no período de maior precipitação, apresentando um menor particionamento do que no período de menor precipitação (Figura 3), confirmando parcialmente nossa segunda hipótese. No período de maior precipitação nos estuários, estudos mostram, uma contribuição no aumento de água doce oriunda da drenagem continental, matéria orgânica e sedimento fino, gerando uma alteração nas variáveis ambientais e refletindo na montagem da comunidade dos organismos (Chollett & Bone, 2007; Barlleta et al., 2017). Além das alterações ambientais locais devido ao evento pontual da pluviosidade, as chuvas promovem mudanças de padrões de dominância causando aumentos de organismos oportunistas e por consequência uma variabilidade nas densidades populacionais ao longo de um período de tempo (Chollet & Bone, 2007). Diferentemente dos estuários típicos tropicais, que apresentaram mesmo resultado em ambos os períodos sazonais, devido sua dinâmica ambiental e um fluxo contínuo de água. Observamos que devido a dinâmica estuarina na região do semiárido, o ecossistema é mais suscetível a mudanças sazonais devido a descarga de água proveniente da pluviosidade, afetando mais intensamente a dispersão passiva das espécies bentônicas por meio de mecanismos de deriva (Josefson & Hansen, 2004). Portanto, suas particularidades ambientais não foram significantes ao avaliar o particionamento da diversidade em função das categorias funcionais dispersivas, apresentando mesmo padrão de particionamento da diversidade.

CONCLUSÃO

Nosso estudo demonstrou que fatores que atuam em menores escalas espaciais moldam a dispersão da comunidade de macroinvertebrados bentônicos estuarinos que estão sujeitos a diferentes condições ambientais e em diferentes períodos sazonais. Mais precisamente, houve uma estabilidade funcional das categorias relacionadas a dispersão ao longo do estuário, representado pela dominância de organismos com baixo potencial dispersivo ao longo do ecossistema. Além disso, podemos observar que nos ecossistemas estuarinos típicos tropicais

tanto os fatores ambientais quanto o espaço exercem influência na distribuição funcional da comunidade bentônica em ambos períodos sazonais, devido as condições ambientais bem definidas longitudinalmente nestes estuários. Nos ecossistemas estuarinos semiáridos, durante o período de maior precipitação, apenas o ambiente exerceu influência na distribuição das categorias funcionais de dispersão, em contrapartida, no período de menor precipitação todos os estuários demonstraram fatores explicativos diferentes entre si. Por fim, sugerimos uma avaliação a longo prazo, a fim de ampliar o conhecimento e buscar padrões temporais nos atributos dispersivos de macroinvertebrados estuarinos tropicais em escala local e regional.

Referências

- Amaral, A. C. Z., & Nonato, E. F. Annelida polychaeta: Características, glossário e chaves para famílias e gêneros da costa brasileira. UNICAMP. 1996.
- American Public Health Association (APHA). Water and Wastewater Quality Analysis. 2017, 23rd eds. Method: 3120
- Anderson, M. J., R. N. Gorley & K. R. Clarke, 2008. PERMANOVA+ for PRIMER: Guide to software and statistical methods. PRIMER-E.
- Anderson, M.J.; Crist, T.O.; Chase, J.M.; Vellend, M.; Inouye, B.D.; Freestone, A.L.; Sanders, N.J.; Cornell, H.V.; Comita, L.S.; Davies, K.F.; Harrison, S.P.; Kraft, N.J.; Stegen, J.C.; Swenson, N.G. (2011). Navigating the multiple meanings of β diversity: a roadmap for the practicing ecologist. *Ecology Letters*, v.14, p. 19 – 28. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01552.x>
- Araújo, D. S. D. A. (2014). Metamorfoses da paisagem dos manguezais do estuário do Rio Paraíba. Monografia. Universidade Federal da Paraíba.
- Belz, C. E., Darrigran, G., Netto, O. S. M., Boeger, W. A., & Ribeiro, P. J. (2012). Analysis of four dispersion vectors in inland waters: the case of the invading bivalves in South America. *Journal of Shellfish Research*, 31(3), 777-784. <https://doi.org/10.2983/035.031.0322>
- Botta-Dukát, Z. (2005). Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits. *Journal of vegetation science*, 16(5), 533-540. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2005.tb02393.x>
- Breine, N. T., De Backer, A., Van Colen, C., Moens, T., Hostens, K., & Van Hoey, G. (2018). Structural and functional diversity of soft-bottom macrobenthic communities in the Southern North Sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 214, 173-184. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2018.09.012>
- Chesson, P. (2000). General theory of competitive coexistence in spatially-varying environments. *Theoretical Population Biology* 58:211–237. <https://doi.org/10.1006/tpbi.2000.1486>

Chollett, I., & Bone, D. (2007). Effects of heavy rainfall on polychaetes: Differential spatial patterns generated by a large-scale disturbance. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 340(2), 113-125. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2006.07.009>

Clobert, J., Le Galliard, J. F., Cote, J., Meylan, S., & Massot, M. (2009). Informed dispersal, heterogeneity in animal dispersal syndromes and the dynamics of spatially structured populations. *Ecology letters*, 12(3), 197-209. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01267.x>

Cottenie K, Nuytten N, Michels E, De Meester L. (2003) Zooplankton metacommunity structure: regional versus local biotic and abiotic processes in a set of interconnected ponds. *Ecology* 84:991–1000. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2003\)084\[0991:ZMSRVL\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2003)084[0991:ZMSRVL]2.0.CO;2)

Cottenie, K. (2005). Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics. *Ecology letters*, 8(11), 1175-1182. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00820.x>

CPRH – companhia pernambucana de controle da poluição ambiental e de administração de recursos hídricos. Diagnóstico sócio-ambiental e ZEEC do litoral sul de Pernambuco. Recife, 91p., 1999.

Day Jr, J. W., Kemp, W. M., Yáñez-Arancibia, A., & Crump, B. C. (Eds.). (2012). *Estuarine ecology*. John Wiley & Sons.

De Bello, F., Lavergne, S., Meynard, C. N., Lepš, J., Thuiller, W. (2010). The partitioning of diversity: showing Theseus a way out of the labyrinth. *Journal of Vegetation Science*, 21(5), 992-1000. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2010.01195.x>

Degen, R., & Faulwetter, S. (2019). The Arctic Traits Database—a repository of Arctic benthic invertebrate traits. *Earth System Science Data*, 11(1), 301-322. <https://doi.org/10.5194/essd-11-301-2019>

Descroix, L.; Sané, Y.; Thior, M.; Manga, S. P.; Ba, B. D.; Mingou, J.; Mendy, V.; Coly, S.; Dièye, A.; Badiane, A.; Senghor, M. J.; Diedhiou, A. B.; Sow, D.; Bouaita, Y.; Soumaré, S.; Diop, A.; Faty, B.; Sow, B. A.; Machu, E.;... & Vandervaere, J. P. (2020). Inverse estuaries in West Africa: Evidence of the rainfall recovery?. *Water*, 12(3), 647. <https://doi.org/10.3390/w12030647>

Dias, T. L. P. (2006). *Os peixes, a Pesca e Os Pescadores da Reserva de Desenvolvimento Sustentável Ponta do Tubarão (Macau-Guamaré/RN), Brasil*. Tese de Doutorado em Ciências Biológicas (Zoologia). Universidade Federal da Paraíba. p. 167.

EIA/RIMA. EIA/RIMA. Do projeto de carcinicultura da Destilaria Jacuípe S/A. Pires Advogados e Consultores.

Elliott, M., & Whitfield, A. K. (2011). Challenging paradigms in estuarine ecology and management. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 94(4), 306-314. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2011.06.016>

- Elo, M., Jyrkänkallio-Mikkola, J., Ovaskainen, O., Soinen, J., Tolonen, K. T., & Heino, J. (2021). Does trait-based joint species distribution modelling reveal the signature of competition in stream macroinvertebrate communities? *Journal of Animal Ecology*, 90(5), 1276-1287. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13453>
- Figueirêdo, L. G. P.; Fidelis, V. T. P.; De Aquino, E. P.; Neumann-Leitão S.; De Oliveira Passavante, J. Z. (2014). Mesozooplâncton do estuário do Rio dos Passos, Pernambuco, Brasil. *Trop. Oceanogr.* 41: 45–57. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.1345310.5914/1679-3013.2013.0089>
- Foggo, A., Bilton, D.T. & Rundle, S.D. (2007) Do developmental mode and dispersal shape abundance–occupancy relationships in marine macro-invertebrates? *Journal of Animal Ecology*, 76, 695–702. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2007.01245.x>
- Garnier, E., Cortez, J., Billes, G., Navas, M. L., Roumet, C., Debussche, M., Laurent, G., Blanchard, A., Aubry, D., Bellmann, A., Neill, C., & Toussaint, J. P. (2004). Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*, 85, 2630-2637. <https://doi.org/10.1890/03-0799>
- Gaudêncio, M.J., Cabral, H.N. (2007). Trophic structure of macrobenthos in the Tagus estuary and adjacent coastal shelf. *Hydrobiologia* 587, 241–251. <https://doi.org/10.1007/s10750-007-0686-6>
- Gaudron, S. M., Hourdez, S., Olu, K. (2017). Aspects on gametogenesis, fertilization and embryogenesis of two deep-sea polychaetes from Eastern Atlantic cold seeps. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 129, 59-68. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2017.10.003>
- Guedes, L. S.; Amaro, V. E.; Vital, H. (2011). 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,
- Heino, J.; Melo, A. S; Siqueira, T.; Soinen, J.; Valanko, S.; Bini, L. M. (2015). Metacommunity organisation, spatial extent and dispersal in aquatic systems: patterns, processes and prospects. *Freshwater Biology*, 60 (5), 845-869. <https://doi.org/10.1111/fwb.12533>
- Heino, J; Louhi, P; Muotka, T. (2004). Identifying the scales of variability in stream macroinvertebrate abundance, functional composition and assemblage structure. *Freshwater Biology*, v. 49, n. 9, p. 1230-1239. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2004.01259.x>
- Hepp, L. U. & Melo, A. S. (2013). Dissimilarity of stream insect assemblages: effects of multiple scales and spatial distances. *Hydrobiologia*. 703(1): 239–246. <https://doi.org/10.1007/s10750-012-1367-7>
- Hemraj, D. A., Hossain, M. A., Ye, Q., Qin, J. G., & Leterme, S. C. (2017). Plankton bioindicators of environmental conditions in coastal lagoons. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 184, 102-114. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2016.10.045>

Hill, M. O. (1973) Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences *Ecology*, 54, pp. 427-432. <https://doi.org/10.2307/1934352>

ICMBio. Plano de Manejo da APA da Barra do Rio Mamanguape e da AREI Manguezais da Foz do Rio Mamanguape. Brasília. 135. 2013.

Jordan, T. E; Correll, D. R.; Miklas, J. & Weller, D. E. (1991). Long-term trends in estuarine nutrients and chlorophyll, and short-term effects on variations in watershed discharge. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, v. 75, p.121-132.

Josefson, A. B. & Göke C. (2013). Disentangling the effects of dispersal and salinity on beta diversity in estuarine benthic invertebrate assemblages. *J. Biogeogr.* 40: 1000–1009. <https://doi.org/10.1111/jbi.12047>

Josefson, A. B. & Hansen J. L. S. (2004). Species richness of benthic macrofauna in Danish estuaries and coastal areas. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 13: 273–288. <https://doi.org/10.1111/j.1466-822X.2004.00091.x>

Josefson, A. B. (2016). Species sorting of benthic invertebrates in a salinity gradient—importance of dispersal limitation. *PLoS One*, 11(12), e0168908. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0168908>

Kesäniemi, J.E., Boström, C. & Knott, K.E. New genetic markers reveal population genetic structure at different spatial scales in the opportunistic polychaete *Pygospio elegans*. *Hydrobiologia* 691, 213–223 (2012). <https://doi.org/10.1007/s10750-012-1075-3>

Kraft, N. J., Adler, P. B., Godoy, O., James, E. C., Fuller, S., & Levine, J. M. (2015). Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. *Functional ecology*, 29(5), 592-599. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12345>

Lansac-Tôha, F. M.; Heino, J.; Quirino, B. A.; Moresco, G. A; Peláez, O.; Meira, B. R.; Rodrigues, L. C.; Jati, S.; Lansac-Tôha, F.; Velho, L. F. M. (2019). Differently dispersing organism groups show contrasting beta diversity patterns in a dammed subtropical river basin. *Science of The Total Environment*, 691, 1271-1281. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.07.236>

Legendre, P. (2014). Interpreting the replacement and richness difference components of beta diversity. *Glob. Ecol. Biogeography*, 23. p.1324-1334. <https://doi.org/10.1111/geb.12207>

Legendre, P., and M. J. Anderson. 1999. Distance-based redundancy analysis: testing multispecies responses in multifactorial ecological experiments. *Ecological Monographs*. 69:1–24. [https://doi.org/10.1890/0012-9615\(1999\)069\[0001:DBRATM\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9615(1999)069[0001:DBRATM]2.0.CO;2)

Li, F., Tonkin, J. D.; Haase, P. (2020). Local contribution to beta diversity is negatively linked with community-wide dispersal capacity in stream invertebrate communities. *Ecological Indicators*, 108, 105715. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2019.105715>

Li, Z., Liu, Z., Heino, J., Jiang, X., Wang, J., Tang, T., & Xie, Z. (2020). Discriminating the effects of local stressors from climatic factors and dispersal processes on multiple biodiversity

dimensions of macroinvertebrate communities across subtropical drainage basins. *Science of the Total Environment*, 711, 134750. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.134750>

Linden, P. V. D., Marchini, A., Smith, C. J.; Dolbeth, M.; Simone, L. R. L.; Marques, J. C.; Molozzi, J.; Medeiros, C. R.; Patrício J. (2017). Functional changes in polychaete and mollusc communities in two tropical estuaries. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 187: 62-73. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2016.12.019>

Little, C.J., & Altermatt, F. (2018). Do priority effects outweigh environmental filtering in a guild of dominant freshwater macroinvertebrates?. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 285(1876), 20180205. <https://doi.org/10.1098/rspb.2018.0205>

Llodra, E. R. (2002). Fecundity and life-history strategies in marine invertebrates. *Av. Mar. Biol.* , 43 (2002) , pp. 87-170, 10.1016 / S0065-2881. [https://doi.org/10.1016/S0065-2881\(02\)43004-0](https://doi.org/10.1016/S0065-2881(02)43004-0)

López, M. S.; Coutinho, R. (2008). Acoplamento plâncton-bentos: o papel do suprimento larval na estrutura das comunidades bentônicas de costões rochosos. *Oecologia Brasiliensis*, 2, nº 4, p. 575-601.

MarLIN (2006). BIOTIC - Biological Traits Information Catalogue. Marine Life Information Network. Plymouth: Marine Biological Association of the United Kingdom. Available from www.marlin.ac.uk/biotic

McLusky, D. S., & Elliott, M. (2007). Transitional waters: a new approach, semantics or just muddying the waters?. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 71(3-4), 359-363. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2006.08.025>

Medeiros, C. R. F.; Hepp, L. U.; Patrício, J.; Molozzi, J. (2016b). Tropical estuarine macrobenthic communities are structured by turnover rather than nestedness. *PloS one* 11: 1-14. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0161082>

Medeiros, C. R., Heino, J., dos Santos, P. J. P., Molozzi, J., Ligeiro, R. (2021a). Spatial scale drives diversity patterns of benthic macroinvertebrate communities in tropical estuaries. *Limnology and Oceanography*, 66(3), 727-739. <https://doi.org/10.1002/lno.11636>

Medeiros, C. R.; Paiva, F. F.; Ligeiro, R.; Molozzi, J.; Melo, A. S. (2021b). Saline gradient drives functional nestedness of polychaete communities in tropical estuaries. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 251, 107185. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2021.107185>

Medeiros, C.R.F., Costa, A.K.D.S., Lima, C.S.D.S., Oliveira, J.M., Cavalcanti, M.M., Silva, M.R.A.D., Gouveia, R.S.D., Melo, J.I.M.D., Dias, T.L.P., Molozzi, J., (2016a). Environmental drivers of the benthic macroinvertebrates community in a hypersaline estuary (Northeastern Brazil). *Acta Limnologica Brasiliensia*, 28. <https://doi.org/10.1590/S2179-975X2815>

Meutter, F. V. D., Meester, L. D., Stoks, R. (2007). Metacommunity structure of pond macroinvertebrates: effects of dispersal mode and generation time. *Ecology*, 88(7), 1687-1695. <https://doi.org/10.1890/06-0333.1>

Mikkelsen, P. M., & Bieler, R. (2008). Seashells of Southern Florida living marine mollusks of the Florida Keys and adjacent regions. *Bivalves* (No. C/594.110975 M5).

Moritz, C., Loeuille, N., Guarini, J.M. And Guizien, K. (2009). Quantifying the dynamics of marine invertebrate metacommunities: What processes can maintain high diversity with low densities in the Mediterranean Sea?. *ecological modelling*, 220(21), pp.3021-3032. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2008.11.019>

Moritz, C., Meynard, C.N., Devictor, V., Guizien, K., Labrune, C., Guarini, J.M.; Mouquet, N. (2013). Disentangling the role of connectivity, environmental filtering, and spatial structure on metacommunity dynamics. *Oikos*, 122(10), pp.1401-1410. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2013.00377.x>

Mouchet, M., Villéger, S., Mason, N., Mouillot, D. (2010). Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Funct. Ecol.* 24, 867–876. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01695.x>

Netto, S. A., Domingos, A. M.; Kurtz, M. N. (2012). Effects of artificial breaching of a temporarily open/closed estuary on benthic macroinvertebrates (Camacho Lagoon, Southern Brazil). *Estuaries and Coasts*, 35(4), 1069-1081. <https://doi.org/10.1007/s12237-012-9488-9>

Nóbrega-Silva, C., Patrício, J., Marques, J. C., Dos Santos Olímpio, M., Farias, J. N. B., & Molozzi, J. (2016). Is polychaete family-level sufficient to assess impact on tropical estuarine gradients?. *Acta Oecologica*, 77, 50-58. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2016.08.009>

Okuda, T., Noda, T., Yamamoto, T., Hori, M. And Nakaoka, M. (2010). Contribution of environmental and spatial processes to rocky intertidal metacommunity structure. *Acta Oecologica*, 36(4), pp.413-422. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2010.04.002>

OLÍMPIO, M. S. (2018). Processos estocásticos predominantemente conduzem a montagem da diversidade taxonômica e funcional da comunidade de moluscos em ambientes hipersalinos. Dissertação (Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação - PPGEC) - Universidade Estadual da Paraíba, Campina Grande.

Pastor, A., Mariani, P., Erichsen, A. C., Hansen, F. T., & Hansen, J. L. (2018). Modeling dispersal and spatial connectivity of macro-invertebrates in Danish waters: An agent-based approach. *Regional Studies in Marine Science*, 20, 45-59. <https://doi.org/10.1016/j.rsma.2018.03.005>

Pineda, A., Bortolini, J. C., & Rodrigues, L. C. (2022). Effects of space and environment on phytoplankton distribution in subtropical reservoirs depend on functional features of the species. *Aquatic Sciences*, 84(1), 1-13. <https://doi.org/10.1007/s00027-021-00837-0>

Pineda, J., Hare, J. A., & Sponaugle, S. U. (2007). Larval transport and dispersal in the coastal ocean and consequences for population connectivity. *Oceanography*, 20(3), 22-39.

Pinheiro, B. M. S. (2016). Avaliação dos possíveis impactos da atividade salineira através do monitoramento da qualidade da água e sedimento do Estuário Tomás-Galinhos/RN.

Universidade estadual do Rio Grande do Norte Centro de ciências exatas e da terra, Instituto de Química. Programa de Pós-Graduação em Química. Dissertação de Tese.

Potter, I. C., B. M. Chuwen, S. D. Hoeksema, and M. Elliott. 2010. The concept of an estuary: a definition that incorporates systems which can become closed to the ocean and hypersaline. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 87: 497-500. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2010.01.021>

Pinto, R.; Patrício, J.; Baeta, A.; Fath, B.D.; Neto, J.M. & Marques, J.C. (2009). Review and evaluation of estuarine biotic indices to assess benthic condition. *Ecological Indicators* 9: 1-25. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2008.01.005>

Rao, Y., Cai, L., Chen, B., Chen, X., Zheng, L., Lin, S. (2020). How do spatial and environmental factors shape the structure of a coastal macrobenthic community and meroplanktonic larvae cohort? Evidence from Daya Bay. *Marine Pollution Bulletin*, 157, 111242. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2020.111242>

Remane, A. 1934. Die Brackwasserfauna. *Verhandlungen der Deutschen Zoologischer Anzeiger* 36: 34–74.

Ricotta, C. & Moretti, M. (2011). CWM and Rao's quadratic diversity: a unified framework for functional ecology. *Oecologia*, 167, 181–8. <https://doi.org/10.1007/s00442-011-1965-5>

Rios, E. C. (1985). *Seashells of Brazil*. Museu Oceanográfico da Fundação Universidade do Rio Grande.

Roberts, S. M.; Halpin, P. N.; Clark, J. S. (2022). Jointly modeling marine species to inform the effects of environmental change on an ecological community in the Northwest Atlantic. *Scientific reports*, 12(1), 1-12. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-04110-0>

Rodil, I. F.; Lucena-Moya, P., Jokinen, H., Ollus, V., Wennhage, H., Villnäs, A.; Norkko, A. (2017). The role of dispersal mode and habitat specialization for metacommunity structure of shallow beach invertebrates. *PloS one*, 12(2), e0172160. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0172160>

Rodríguez, D. & R.A. Ojeda. (2011). Patterns of diversity of the Monte Desert small mammals across multiple spatial scales. *Journal of Arid Environments* 75: 424–431. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2010.12.007>

Rosenberg, R. (2001). Marine faunal successional stages and related sedimentary activity. *Scientia Marina* 65: 107-119. <https://doi.org/10.3989/scimar.2001.65s2107>

Russell, B. D.; Gillanders B. M.; Connell S. D. (2005). Proximity and size of neighbouring habitat affects invertebrate diversity. *Marine Ecology Progress Series* 296: 31–38. <https://doi.org/10.3354/meps296031>

Santos, M. D. C. F., Dos Santos, C. F., Branco, J. O., & Barbieri, E. (2018). Caracterização da pesca e dos pescadores artesanais de camarões penaeidae em salina no município de Macau-Rio Grande do Norte. *Boletim do Instituto de Pesca*, 42(2), 465-478. <https://doi.org/10.20950/1678-2305.2016v42n2p465>

- Shanks, A.L., Grantham, B.A. & Carr, M.H. (2003) Propagule dispersal distance and the size and spacing of marine reserves. *Ecological Applications*, 13(Supplement), S159– S169. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2003\)013\[0159:PDDATS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2003)013[0159:PDDATS]2.0.CO;2)
- Silvestre, L.C.; Farias, D.L.S.; Lourenço, J.D.S.; Barros, S.C.A.; Braga, N.M.P. (2001). Diagnóstico dos impactos ambientais advindo de atividades antrópicas na APA da Barra do Rio Mamanguape. *Enciclopédia Biosfera, Centro Científico Conhecer - Goiânia* 7(12): 1-11.
- Smock, L. A. (2007). Macroinvertebrate dispersal. In: Hauer, F. R. & Lamberti, G. A. eds. *Methods in Stream Ecology* 2ed. San Diego, Academic Press. p.465-487
- Socolar, J. B.; Gilroy, J. J.; Kunin, W. E.; Edwards, D. P. (2016). How should beta-diversity inform biodiversity conservation? *Trends Ecol. Evol.* 31: 67–80. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2015.11.005>
- Soininen, J.; Heino, J.; Wang, J. (2018). A meta-analysis of nestedness and turnover components of beta diversity across organisms and ecosystems. *Global Ecology and Biogeography*. 27: 96-109. <https://doi.org/10.1111/geb.12660>
- Stricklan, J. D. H.; Parsons, T. R. (1972). *A practical Handbook of seawater analysis*. Fisheries Research board of Canada, Ottawa, 328p. <http://dx.doi.org/10.25607/OBP-1791>
- Tezuka, N., Kanematsu, M., Asami, K., Sakiyama, K., Hamaguchi, M., & Usuki, H. (2013). Effect of salinity and substrate grain size on larval settlement of the asari clam (*Manila clam*, *Ruditapes philippinarum*). *Journal of experimental marine biology and ecology*, 439, 108-112. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2012.10.020>
- Thrush, S. F., Hewitt, J. E., Herman, P. M., & Ysebaert, T. (2005). Multi-scale analysis of species–environment relationships. *Marine Ecology Progress Series*, 302, 13-26. <https://doi.org/10.3354/meps302013>
- Tunnell, J. W., Jr., Andrews, J.; Barrea, N. C.; Meretzsohn, F. (2010). *Encyclopedia of Texas seashells: Identification, ecology, distribution, and history*. A&M Univ. Press.
- Van der Linden, P., Patrício, J., Marchini, A., Cid, N., Neto, J. M., & Marques, J. C. (2012). A biological trait approach to assess the functional composition of subtidal benthic communities in an estuarine ecosystem. *Ecological Indicators*, 20, 121-133. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2012.02.004>
- Van der Stocken, T., Vanschoenwinkel, B., De Ryck, D. J., Bouma, T. J., Dahdouh-Guebas, F., & Koedam, N. (2015). Interaction between water and wind as a driver of passive dispersal in mangroves. *PLoS One*, 10(3), e0121593. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0121593>
- Veech, J. A.; Summerville, K. S.; Crist, T. O.; Gering, J. C. (2002). The additive partitioning of species diversity: Recent revival of an old idea. *Oikos* 99: 3–9. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2002.990101.x>
- Veríssimo, H.; Bremner, J.; Garcia, C.; Patrício, J.; Van Der Linden, P.; Marques J. C. (2012). Assessment of the subtidal macrobenthic community functioning of a temperate estuary

following environmental restoration. *Ecological Indicators* 23: 312-322.
<https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2012.04.020>

Viana, D. S.; Figuerola, J.; Schwenk, K.; Manca, M.; Hobæk, A.; Mjelde, M.; Preston, C. D.; Gornall, R. J.; Croft, J. M.; Rei, R. A.; Verde A. J.; Santamaría, L. (2016). Assembly mechanisms determining high species turnover in aquatic communities over regional and continental scales. *Ecography*, 39(3), 281-288. <https://doi.org/10.1111/ecog.01231>

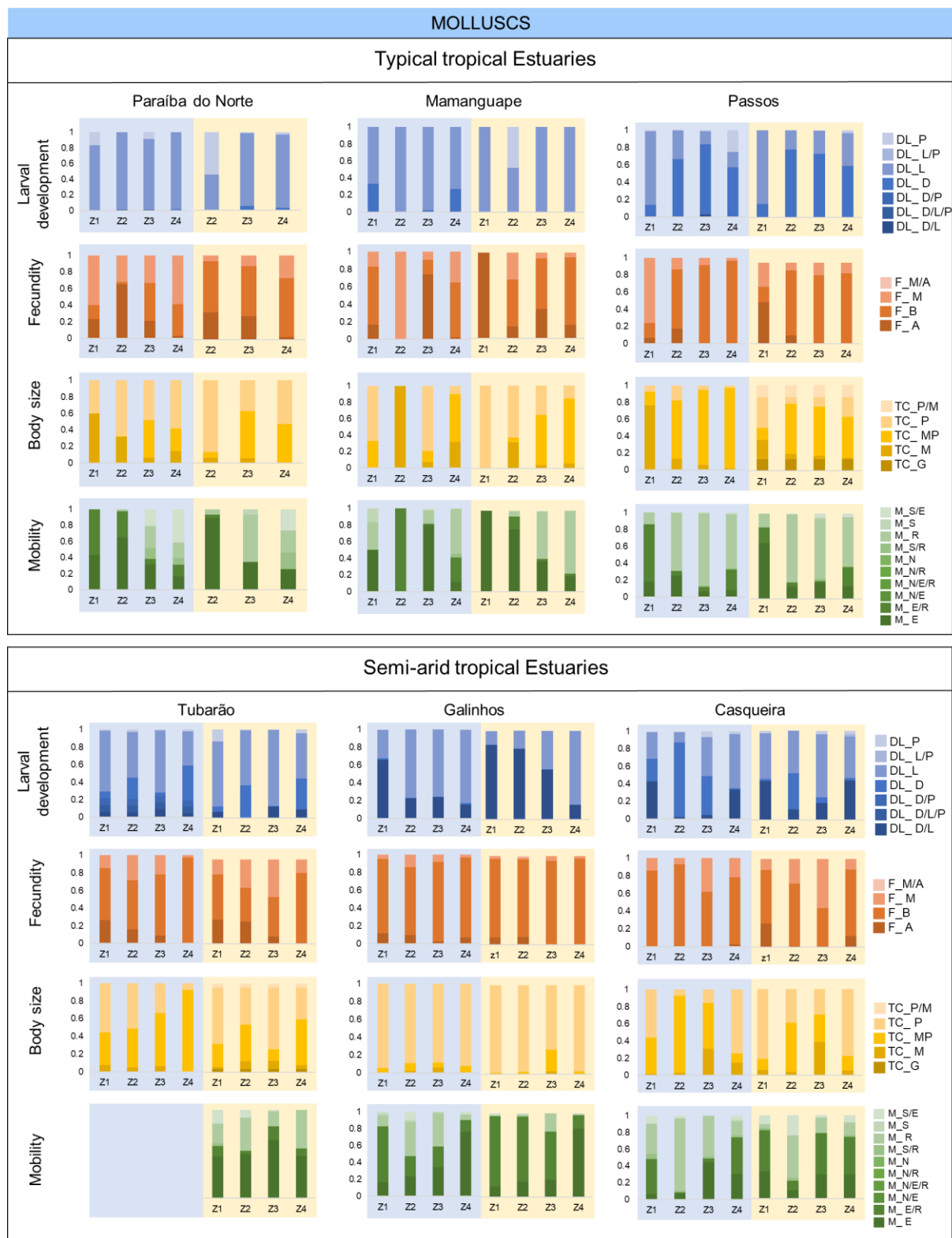
Webb, T. J., Tyler, E. H., & Somerfield, P. J. (2009). Life history mediates large-scale population ecology in marine benthic taxa. *Marine Ecology Progress Series*, 396, 293-306.
<https://doi.org/10.3354/meps08253>

Yao, K. S., He, Y. J., Van Den Brink, P. J., Dai, Y. N., Yang, Y., & Cui, Y. D. (2022). Multivariate approaches to assess the drivers of benthic macroinvertebrate communities and biotic indices in a highly urbanized fluvial-estuarine system. *Ecological Indicators*, 139, 108956. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2022.108956>

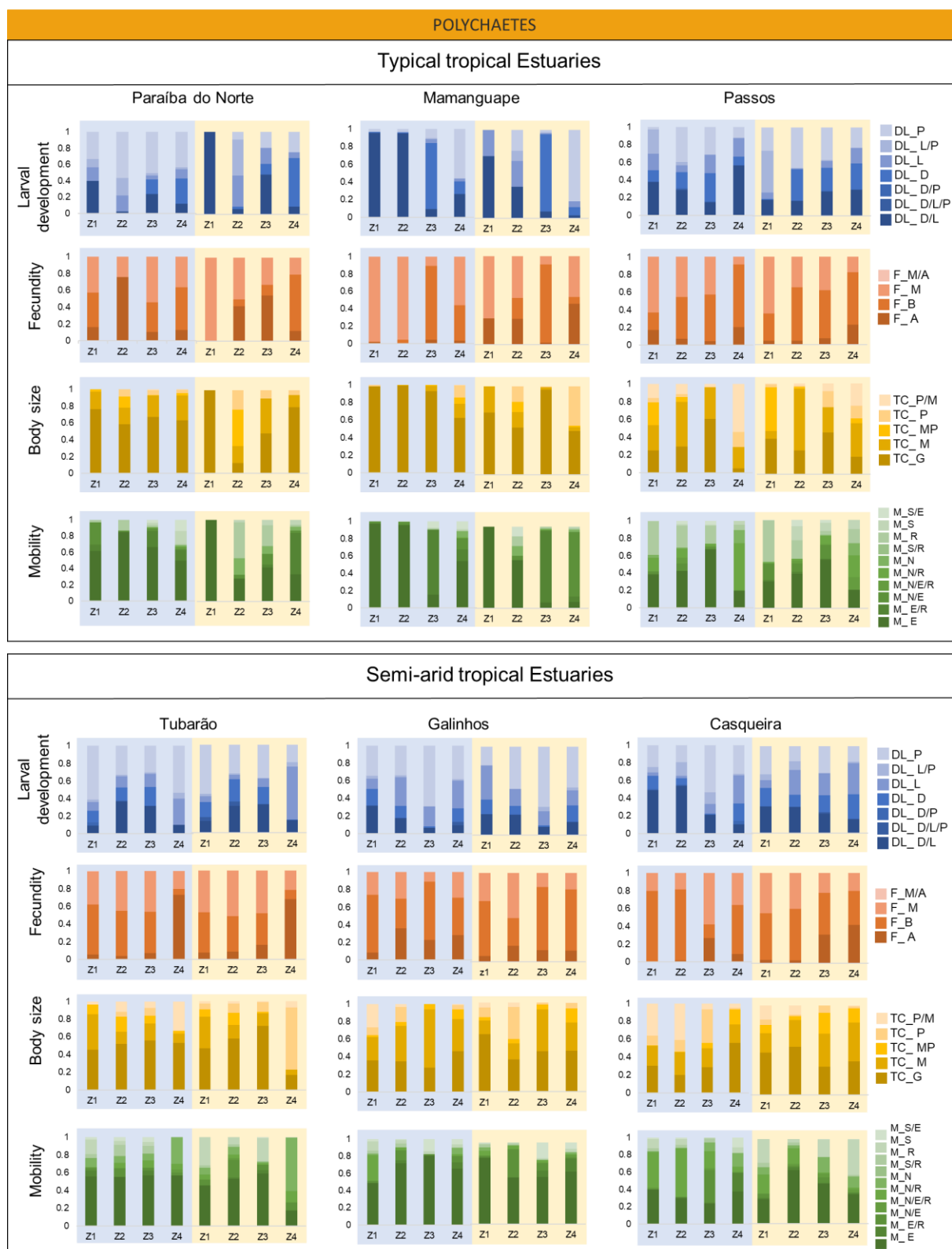
Ysebaert, T., Herman, P.M.J., Meire, P., Craeymeersch J., Verbeek H., Heip C.H.R. (2003). Large-scale spatial patterns in estuaries: estuarine macrobenthic communities in the Schelde estuary, NW Europe. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 57, 335-355.
[https://doi.org/10.1016/S0272-7714\(02\)00359-1](https://doi.org/10.1016/S0272-7714(02)00359-1)

APÊNDICE

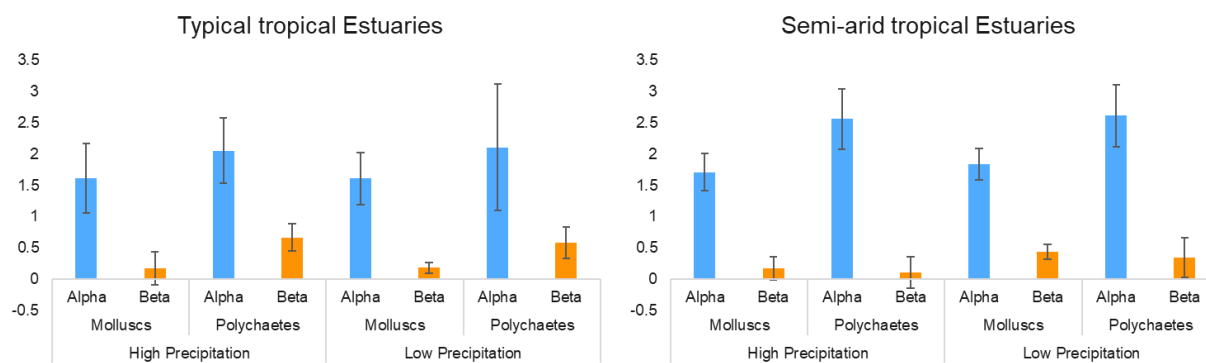
APÊNDICE I: Média ponderada dos moluscos em função das características funcionais (Desenvolvimento larval, fecundidade, tamanho do corpo e mobilidade) da comunidade de poliquetas e moluscos nos estuários típicos e semiáridos tropicais do nordeste brasileiro. Os códigos das categorias das características funcionais podem ser vistos na Tabela 1 da dissertação.



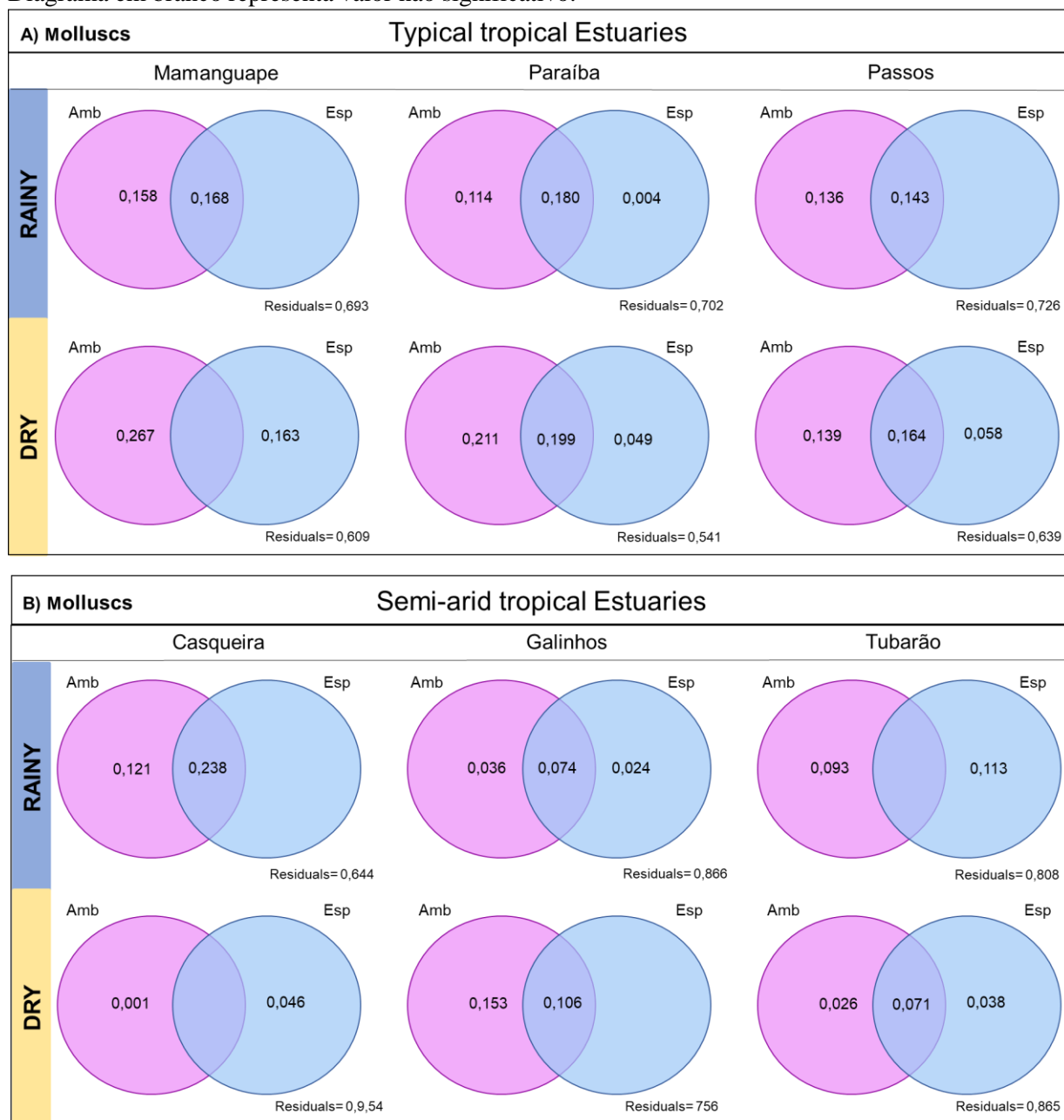
APÊNDICE II: Média ponderada dos poliquetas em função das características funcionais (Desenvolvimento larval, fecundidade, tamanho do corpo e mobilidade) da comunidade de poliquetas e moluscos nos estuários típicos e semiáridos tropicais do nordeste brasileiro. Os códigos das categorias das características funcionais podem ser vistos na Tabela 1 da dissertação.



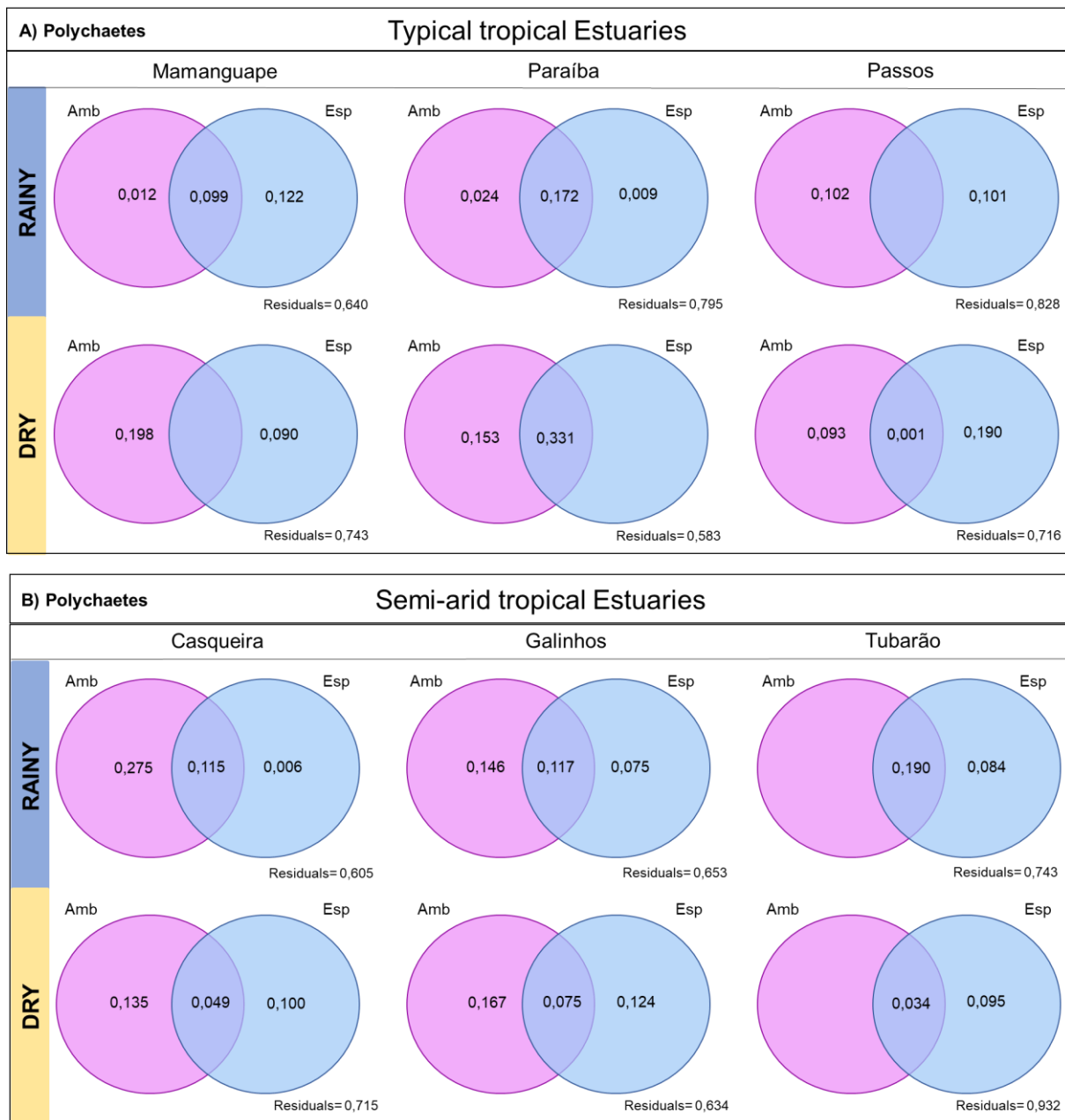
APÊNDICE III: Média e desvio padrão do índice da entropia quadrática de Rao convertido nos componentes da diversidade funcional alfa, beta e gama dos estuários típicos (Paraíba do Norte, Mamanguape e Passos) e semiáridos (Casqueira, Galinhos e Tubarão) tropical no período de maior e menor pluviosidade, analisados com a comunidade Poliquetas e Moluscos separados.



APÊNDICE IV: Análise de Redundância (RDA) representada pelo diagrama de Venn em função das variáveis ambientais (Amb) e do espaço (Esp) na diversidade funcional dos moluscos nos estuários típicos (A) e semiáridos tropicais (B) durante o período de maior e menor pluviosidade. Porção do Diagrama em branco representa valor não significativo.



APÊNDICE V: Análise de Redundância (RDA) representada pelo diagrama de Venn em função das variáveis ambientais (Amb) e do espaço (Esp) na diversidade funcional dos Poliquetas nos estuários típicos (A) e semiáridos tropicais (B) durante o período de maior e menor pluviosidade. Porção do Diagrama em branco representa valor não significativo.



APÊNDICE VI: Abundância total e riqueza da comunidade de poliquetas e moluscos amostrados nos estuários típicos tropicais (Mamanguape, Paraíba e Passos) e semiárido tropical (Tubarão, Galinhos e Casqueira) no período de maior e menor pluviosidade.

Poliqueta	Típico tropical						Semiárido tropical						Características funcionais
	Mamanguape		Paraíba		Passos		Tubarão		Galinhos		Casqueira		
	Maior Pluv.	Menor Pluv.	Maior Pluv.	Menor Pluv.	Maior Pluv.	Menor Pluv.	Maior Pluv.	Menor Pluv.	Maior Pluv.	Menor Pluv.	Maior Pluv.	Menor Pluv.	
<i>Allita</i>	0	0	16	0	4	1	0	2	0	0	0	0	D_D/L; F_M; T_G; M_E
<i>Aricidea</i>	7	0	1	0	0	3	78	32	31	19	85	178	D_D; F_B; T_MP; M_N
<i>Armandia</i>	14	26	1	0	3	14	12	34	11	19	26	0	D_P; F_M; T_P; M_N/E
<i>Boccardia</i>	0	0	6	0	0	1	0	0	0	5	1	0	D_D/P; F_M; T_P; M_E
<i>Branchiomma</i>	0	0	0	0	0	0	0	12	1	0	3	0	D_D/L/P; F_M; T_M; M_S
<i>Cabira</i>	0	0	6	0	5	0	2	0	2	5	4	0	D_L/P; F_M; T_P; M_E
<i>Capitella</i>	2	0	3	0	31	15	8	0	15	55	16	24	D_L; F_B; T_G; M_E
<i>Caulleriella</i>	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	D_D; F_B/M; T_M; M_N
<i>Ceratonereis</i>	0	0	0	0	2	2	7	20	4	3	6	55	D_D/L; F_M; T_G; M_N/E
<i>Chaetacanthus</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	2	0	1	0	D_P; F_A; T_M; M_E/R
<i>Chone</i>	0	0	0	0	3	0	0	2	1	1	5	152	D_L; F_A; T_M; M_S
<i>Cirrophorus</i>	0	0	0	0	0	0	1	15	32	5	141	86	D_D; F_B; T_M; M_E
<i>Clymenella</i>	0	0	1	0	2	1	23	0	5	0	39	0	D_D/P; F_B; T_G; M_S
<i>Cossura</i>	0	1	2	0	0	0	0	0	4	30	1	0	D_P; F_B; T_MP; M_E
<i>Diopatra</i>	0	0	29	8	6	28	1	6	4	1	2	19	D_D; F_B; T_M; M_S
<i>Dorvillea</i>	0	0	16	5	49	42	112	55	27	13	32	29	D_P; F_B; T_M; M_E
<i>Eteone</i>	0	0	5	0	0	0	5	7	0	0	3	1	D_P; F_M; T_G; M_N/E/R
<i>Eumida</i>	0	1	0	0	0	0	1	1	10	1	89	48	D_L/P; F_B; T_M; M_N/E
<i>Exogone</i>	1	0	3	0	142	27	24	30	147	24	677	210	D_D/P; F_B; T_M/MP; M_N/E
<i>Glycera</i>	1	25	7	9	4	5	2	8	10	7	9	4	D_P; F_A; T_G; M_N/E
<i>Glycinde</i>	11	75	65	17	50	14	32	22	165	55	41	52	D_L; F_A; T_M; M_E
<i>Goniada</i>	1	0	0	0	1	0	13	3	0	0	0	6	D_P; F_B; T_G; M_N/E
<i>Goniadides</i>	0	5	3	23	34	9	21	126	1	1	16	4	D_L; F_A; T_P; M_N
<i>Gymnereis</i>	0	0	0	0	0	0	50	17	18	90	58	142	D_L; F_M; T_G; M_E
<i>Hemipodia</i>	2	0	35	5	2	9	17	25	1	11	7	1	D_P; F_A; T_G; M_E/R
<i>Heteromastus</i>	4	1	61	2	10	56	8	0	7	12	3	0	D_P; F_B; T_G; M_N/E
<i>Isolda</i>	0	0	16	3	3	6	3	3	3	8	3	0	D_D/L; F_M; T_M; M_E/R
<i>Kinbergonuphis</i>	6	0	7	8	17	18	14	26	54	36	15	33	D_D; F_B; T_G; M_N/E
<i>Laeonereis</i>	284	166	73	7	47	33	0	0	0	0	1	2	D_D/L; F_M; T_G; M_E
<i>Lumbrineris</i>	170	89	41	70	0	1	17	9	13	34	9	27	D_D; F_B; T_G; M_E/R
<i>Magelona</i>	16	0	31	0	13	0	55	0	33	0	33	0	D_P; F_M; T_G; M_E

<i>Mediomastus</i>	27	2	30	0	10	10	31	2	47	40	95	5	D_P; F_B; T_G; M_S
<i>Melinna</i>	0	0	0	0	0	0	4	2	0	3	0	0	D_L; F_B; T_G; M_S
<i>Micronereides</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	2	0	D_L; F_M; T_G; M_E
<i>Myrianida</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	D_D/P; F_B; T_MP; M_S
<i>Naineris</i>	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	D_D/L; F_M; T_G; M_E
<i>Neanthes</i>	0	0	15	0	0	0	0	0	0	0	0	0	D_L/P; F_B; T_G; M_E/R
<i>Nereis</i>	0	0	0	7	0	0	0	0	0	0	0	0	D_L/P; F_M; T_G; M_E/R
<i>Nicolea</i>	0	0	3	5	0	1	37	31	17	63	199	163	D_L/P; F_B; T_G; M_E
<i>Nothria</i>	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	D_D; F_B; T_P; M_R
<i>Notomastus</i>	0	1	3	2	0	11	32	35	61	44	169	84	D_P; F_B; T_P; M_R
<i>Owenia</i>	1	0	46	19	0	2	7	22	32	6	9	4	D_P; F_B; T_G; M_E
<i>Oxydromus</i>	0	0	0	0	0	1	4	16	7	4	75	52	D_L/P; F_M; T_M; M_M/R
<i>Paradoneis</i>	0	0	0	0	9	12	0	0	0	0	11	16	D_P; F_B; T_M; M_N/E/R
<i>Paraonis</i>	13	0	0	0	0	0	26	0	3	2	4	4	D_P; F_B; T_M; M_E/R
<i>Paraprionospio</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	D_P; F_M; T_P; M_N
<i>Pectinaria</i>	0	0	3	1	0	0	0	0	28	4	4	4	D_P; F_M; T_G; M_E
<i>Pettiboneia</i>	0	0	0	0	1	0	3	7	15	0	8	2	D_D/L/P; F_B; T_MP; M_N/E
<i>Pholoe</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	2	D_L/P; F_A; T_G; M_E/R
<i>Phyllodoce</i>	0	2	0	0	3	0	1	0	0	0	0	0	D_P; F_M; T_M; M_R
<i>Poecilochaetus</i>	0	0	1	0	1	0	2	1	1	0	1	1	D_P; F_B; T_MP; M_E
<i>Prionospio</i>	2	0	1	0	0	0	0	1	0	3	22	3	D_P; F_M; T_P; M_S
<i>Sabella</i>	0	0	3	0	0	0	4	0	7	2	104	0	D_L; F_M; T_G; M_E/R
<i>Sabellaria</i>	0	0	0	4	0	0	0	1	0	0	4	0	D_L; F_M; T_G; M_E/R
<i>Salvatoria</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	8	4	17	D_D/L; F_B; T_MP; M_N/E/R
<i>Scolecopsis</i>	0	0	1	0	2	0	2	0	1	1	15	0	D_P; F_B; T_G; M_E
<i>Scoloplos</i>	21	16	40	13	43	35	98	87	4	36	46	75	D_D/L; F_M; T_G; M_E
<i>Sigambra</i>	4	2	13	28	74	133	20	3	4	0	1	5	D_L/P; F_A; T_MP; M_R
<i>Sphaerosyllis</i>	0	0	0	0	0	5	15	0	2	0	4	0	D_D/L; F_M; T_MP; M_R
<i>Spio</i>	0	0	0	0	0	0	9	3	43	36	7	10	D_P; F_B; T_M; M_E
<i>Spiochaetopterus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	8	4	1	0	D_P; F_B; T_M; M_S
<i>Spiophanes</i>	0	0	12	0	0	2	2	1	4	40	0	1	D_P; F_B; T_M; M_E
<i>Sternaspis</i>	6	0	9	0	4	0	89	5	0	0	48	64	D_P; F_B; T_M; M_E
<i>Syllis</i>	0	1	4	3	91	26	32	10	20	15	67	71	D_D; F_M; T_M; M_R
<i>Synelmis</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	D_L/P; F_M; T_P; M_E
<i>Terebellides</i>	0	1	0	1	0	0	3	21	0	0	6	57	D_D; F_M; T_G; M_S
<i>Trochochaeta</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	D_L/P; F_B; T_M; M_S
Abundância total	593	414	614	241	668	523	933	703	905	747	2241	1717	

Riqueza	20	16	39	22	32	30	48	38	43	40	56	39	
<i>Mollusca</i>													
<i>Abra</i>	2	3	4	0	6	0	7	27	5	16	3	24	D_L; F_M; T_MP; M_E
<i>Acrosterigma</i>	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	1	D_L; F_M; T_M; M_E
<i>Acteocina</i>	6	2	4	7	30	19	27	10	21	10	28	44	D_L; F_B; T_MP; M_R
<i>Alaba</i>	0	0	0	0	3	2	4	25	0	0	0	11	D_P; F_B; T_MP; M_R
<i>Amygdalum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	3	1	D_L; F_B; T_P; M_S
<i>Anadara</i>	0	0	1	0	2	0	0	0	0	8	22	16	D_L; F_M; T_M; M_E
<i>Angulus</i>	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	1	0	D_L; F_M; T_P; M_E
<i>Anomalocardia</i>	35	117	81	67	77	132	61	112	166	148	9	116	D_L; F_A; T_P; M_E
<i>Arca</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	D_L; F_M; T_M; M_S
<i>Atys</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	D_L; F_B; T_P; M_R
<i>Bittiolum</i>	0	0	0	0	95	1	1	5	0	2	10	3	D_P; F_B; T_MP; M_E/R
<i>Boonea</i>	1	0	0	3	3	5	4	6	17	3	108	46	D_D; F_B; T_MP; M_R
<i>Bostrycapulus</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	D_L; F_B; T_P; M_S
<i>Brachidontes</i>	2	0	0	6	0	0	0	0	1	0	0	0	D_L; F_M; T_P; M_S
<i>Bulla</i>	0	0	0	0	0	0	3	17	5	0	1	11	D_L; F_B; T_P; M_E
<i>Caecum</i>	24	0	0	1	814	915	58	75	4	0	576	221	D_D; F_B; T_MP; M_R
<i>Calyptrea</i>	0	0	0	0	5	9	0	2	0	0	0	0	D_L; F_B; T_MP; M_S
<i>Caryocorbula</i>	1	2	63	38	8	19	19	40	47	41	55	150	D_L; F_M; T_P; M_S/E
<i>Cerithiopsis</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	D_P; F_B; T_MP; M_R
<i>Cerithium</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	D_L; F_B/M/A; T_P; M_E
<i>Conus</i>	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	1	9	D_L/P; F_B; T_M; M_R
<i>Costoanachis</i>	2	0	0	8	0	6	0	11	0	0	0	8	D_D; F_B; T_MP; M_R
<i>Crassinella</i>	0	0	0	0	22	3	0	4	2	1	4	18	D_L; F_B; T_MP; M_E
<i>Ctena</i>	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	3	0	D_L; F_B; T_P; M_E
<i>Cylichnella</i>	15	202	27	79	2	0	21	7	125	68	45	41	D_L; F_B; T_P; M_R
<i>Diplodonta</i>	0	0	0	0	2	35	0	0	2	0	1	0	D_L; F_B; T_P; M_E/R
<i>Epitonium</i>	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	1	D_P; F_B; T_P; M_E/R
<i>Ervilia</i>	0	0	0	0	4	22	0	0	0	0	0	1	D_D; F_B; T_MP; M_E
<i>Eulimastoma</i>	0	0	5	5	2	2	0	1	0	0	5	4	D_P; F_B; T_MP; M_S/R
<i>Eulithidium</i>	0	0	0	0	3	0	0	2	0	0	0	0	D_D; F_B; T_MP; M_S/E
<i>Fargoa</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8	4	D_L; F_B; T_MP; M_S/R
<i>Glycymeris</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	D_D/L; F_M; T_M; M_E/R
<i>Gouldia</i>	4	14	0	1	7	27	57	16	100	65	18	7	D_L; F_B; T_P; M_R
<i>Gregariella</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	D_L; F_M; T_P; M_S
<i>Haminoea</i>	2	0	0	0	0	0	2	26	0	0	0	1	D_L; F_B; T_P; M_R
<i>Lucinoma</i>	0	0	0	0	9	6	3	0	1	0	0	0	D_L; F_M; T_M; M_E

<i>Lunarca</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	D_L; F_M; T_P; M_E
<i>Lyonsia</i>	0	0	1	0	3	2	1	4	1	6	3	10	D_P; F_M; T_P; M_E
<i>Macoma</i>	37	31	65	5	185	63	8	20	9	7	33	53	D_L; F_M; T_M; M_E/R
<i>Melanella</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	3	D_L; F_B; T_MP; M_R
<i>Modiolus</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	D_P; F_B; T_P; M_S
<i>Mytella</i>	0	0	0	31	1	0	0	0	0	0	0	0	D_L; F_A; T_M; M_S
<i>Nassarius</i>	1	0	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	D_L; F_B; T_P; M_R
<i>Natica</i>	0	0	0	0	2	2	16	12	17	8	14	9	D_D/L; F_B; T_P; M_E
<i>Neritina</i>	0	0	0	1	5	3	13	6	0	0	0	18	D_L; F_B; T_MP; M_E/R
<i>Nucula</i>	0	0	2	1	10	0	19	33	784	1686	209	374	D_D/L; F_B; T_P; M_E/R
<i>Odostomia</i>	0	64	5	64	3	0	0	0	3	0	4	0	D_P; F_B; T_P; M_E
<i>Oliva</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	D_L; F_B; T_P; M_E
<i>Olivella</i>	6	0	4	0	3	16	73	48	34	31	1	0	D_L; F_B; T_MP; M_E
<i>Parvanachis</i>	3	0	13	2	7	0	21	3	4	0	9	0	D_L; F_B; T_MP; M_R
<i>Parvilucina</i>	0	4	0	4	0	1	6	0	1	0	3	6	D_L; F_M; T_M; M_E
<i>Phacoides</i>	0	0	0	0	0	1	4	3	1	0	0	25	D_L; F_A; T_M; M_E
<i>Pitar</i>	0	0	0	0	3	28	0	34	1	3	2	0	D_L; F_M; T_P; M_E
<i>Radiolucina</i>	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0	D_L; F_M; T_P; M_E
<i>Scaphopoda</i>	0	0	10	33	0	1	1	14	292	340	74	55	D_L; F_B; T_P; M_E
<i>Schwartziella</i>	2	0	1	0	7	0	0	0	0	0	0	2	D_L; F_B; T_MP; M_R
<i>Solariorbis</i>	0	0	1	0	0	6	0	0	0	1	0	1	D_D; F_B; T_MP; M_R
<i>Sphenia</i>	0	0	0	0	0	0	7	0	23	0	5	1	D_L; F_M; T_P; M_S
<i>Tagelus</i>	2	0	2	0	53	47	1	11	3	5	3	7	D_L; F_M; T_M; M_E
<i>Teinostoma</i>	0	1	1	0	0	2	1	0	0	0	3	2	D_D; F_B; T_P; M_R
<i>Tellina</i>	2	22	0	5	3	0	0	7	0	2	9	4	D_L; F_M; T_M; M_E
<i>Tenaturris</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	2	D_D/L; F_B; T_P; M_R
<i>Thracia</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	3	0	D_L; F_M; T_P; M_E
<i>Trachycardium</i>	0	0	0	1	0	0	1	0	2	0	1	0	D_P; F_B; T_P; M_R
<i>Transennella</i>	10	0	3	0	0	0	18	25	4	0	7	0	D_L; F_M; T_P; M_E
<i>Turbonilla</i>	4	2	15	26	11	14	7	7	6	3	23	28	D_L; F_B; T_MP; M_S
<i>Volvarina</i>	0	0	0	0	0	0	3	0	0	2	30	10	D_L; F_B; T_MP; M_R
<i>Volvulella</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	D_L; F_B; T_MP; M_R
Abundância total	161	465	315	390	1393	1389	471	623	1689	2461	1344	1350	
Riqueza	20	13	24	22	35	28	32	37	33	24	43	42	