



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

EMMANUELLY DA SILVA OLIVEIRA

**FATORES DETERMINANTES DA OCORRÊNCIA E BIOMASSA DO
DINOFLAGELADO INVASOR *Ceratium furcoides* (Levander) Langhans 1995 EM
AMBIENTES LÓTICOS E LÊNTICOS NEOTROPICAIS**

**CAMPINA GRANDE - PB
2023**

EMMANUELLY DA SILVA OLIVEIRA

**FATORES DETERMINANTES DA OCORRÊNCIA E BIOMASSA DO
DINOFLAGELADO INVASOR *Ceratium furcoides* (Levander) Langhans 1995 EM
AMBIENTES LÓTICOS E LÊNTICOS NEOTROPICAIS**

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

Área de concentração: Biodiversidade e Conservação em Ecossistemas Terrestres e Aquáticos.

Orientador: Prof^a. Dr^a. Juliana dos Santos Severiano

Coorientador: Prof. Dr. José Etham de Lucena Barbosa

**CAMPINA GRANDE - PB
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.

O48f Oliveira, Emmanuely da Silva.

Fatores determinantes da ocorrência e biomassa do dinoflagelado invasor *Ceratium furcoides* (Levander) Langhans 1995 em ambientes lóticos e lênticos neotropicais [manuscrito] / Emmanuely da Silva Oliveira. - 2023.

50 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. Juliana dos Santos Severiano, Departamento de Biologia - CCBS. "

"Coorientação: Prof. Dr. José Etham de Lucena Barbosa , Departamento de Biologia - CCBS."

1. Invasão biológica. 2. Fitoplâncton. 3. Bacia hidrográfica.
I. Título

21. ed. CDD 363.739 4

EMMANUELLY DA SILVA OLIVEIRA

**FATORES DETERMINANTES DA OCORRÊNCIA E BIOMASSA DO
DINOFLAGELADO INVASOR *Ceratium furcoides* (Levander) Langhans 1995 EM
AMBIENTES LÓTICOS E LÊNTICOS NEOTROPICAIS**

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

Área de concentração: Biodiversidade e Conservação em Ecossistemas Terrestres e Aquáticos.

Aprovada em: 27/02/2023

BANCA EXAMINADORA



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



Prof.ª. Dr.ª. Daniele Jovem da Silva Azevêdo
Instituto Federal do Sertão Pernambucano (IFSertãoPE)



Dr. Cihelio Alves Amorim
Middle East Technical University (METU)

Dedico este trabalho a todos que estiveram
ao meu lado, me apoiando e me
incentivando até aqui.

AGRADECIMENTOS

Meus sinceros agradecimentos...

À Deus, meu amado Pai, por toda Graça e amor, por orientar o meu caminho e me permitir seguir com fé, esperança e descanso nEle.

À Prof. Dra. Juliana dos Santos, minha querida orientadora, por me incentivar e por ser presente durante todo o desenvolvimento desse trabalho, com contribuições essenciais que possibilitaram sua finalização. Obrigada Ju, por toda paciência e por contribuir com o meu desenvolvimento pessoal e profissional.

Ao Prof. Dr. Etham Barbosa, meu coorientador e coordenador de laboratório, por possibilitar o desenvolvimento deste trabalho.

Aos pesquisadores do Laboratório de Ecologia Aquática (LEAq) da Universidade Estadual da Paraíba (UEPB) – desde os alunos de PIBIC aos doutores - pelas contribuições principalmente nos procedimentos metodológicos e análise de dados.

À Agência Executiva de Gestão das Águas do Estado da Paraíba (AESAs) pela disponibilização de dados importantes para essa pesquisa.

À Universidade Estadual da Paraíba (UEPB) pela infraestrutura e laboratórios que possibilitam o acesso e o desenvolvimento da pesquisa científica.

À FAPESQ pelo fomento de bolsas e incentivo a pesquisa, permitindo o desenvolvimento profissional dos alunos.

Ao corpo de docentes e técnicos do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação (PPGEC), pela dedicação, parceria e incentivo que nos acompanham durante todo esse processo.

À minha amiga Dayrla Kelly, que está comigo desde a graduação, por cada momento de aprendizado, pela disponibilidade de sempre e por permanecer ao meu lado, me incentivando e me ajudando em momentos importantes.

Aos meus familiares de Zabelê, cidade onde cresci, em especial minha bisavó Julieta Bezerra e minha tia Maria José, “Dudé”, por todo amor e cuidado dedicados à minha criação.

Aos meus familiares paternos, em especial “vovó Tina” e “vovô Tutu”, “tia Lila” e “tio Lalá” por todos os ensinamentos, amor, dedicação e contribuições para meu desenvolvimento pessoal e por me incentivarem neste caminho.

À João Victor Menezes, meu namorado, por permanecer ao meu lado, se fazendo disponível, me dando suporte técnico e emocional e me ajudando a seguir. Sou muito grata por sua vida, meu bem!

Aos meus irmãos Marcelo Pereira, Guilherme Cordeiro, Matheus Oliveira e Pedro Oliveira, por me incentivarem a ser alguém melhor sempre e por me lembrarem que sempre teremos um ao outro para partilhar vitórias e dificuldades.

Aos meus pais Emmanuel Oliveira, Niedja Rita e Leonardo Cordeiro, por todo amor, ensinamentos, contribuições e incentivos, que me ajudam a ser quem sou e a caminhar agradecida pelo fato de tê-los ao meu lado. Vocês são meu porto-seguro. Donos na minha admiração, amor e respeito.

RESUMO

Ceratium furcoides (Levander) Langhans 1995 é um dinoflagelado planctônico que tem ganhado destaque nas últimas décadas por invadir corpos de água doce da América do Sul. Com este trabalho, tivemos o objetivo de analisar a ocorrência de *C. furcoides* em ambientes lóticos e lênticos da região Nordeste do Brasil, assim como compreender quais fatores ambientais podem estar relacionados a variação de sua biomassa nesses ambientes. Para isto, foram amostrados 14 rios e 38 reservatórios distribuídos em seis bacias hidrográficas, localizadas no Estado da Paraíba, onde as coletas foram realizadas trimestralmente em um período de dois anos (entre fevereiro de 2020 e novembro de 2021). Nos reservatórios, as amostras foram obtidas em um único local, próximo da captação de água para abastecimento público, na subsuperfície da coluna d'água. Enquanto para a maioria dos rios, as amostras foram obtidas em um único local, na margem, na subsuperfície da coluna d'água. No entanto, a depender do tamanho do manancial, foram realizadas coletas em mais de um local. Para este conjunto de dados foram analisados aspectos relacionados a ocorrência, biomassa e relação com variáveis físicas, químicas e biológicas (biomassa de cianobactérias) dos ambientes. Os resultados mostraram 18 novos registros de *C. furcoides*, sendo quatro em rios e 14 em reservatórios, abrangendo três bacias hidrográficas. Esses novos registros foram realizados considerando os resultados já publicados em um trabalho anterior. O aumento no número de registros ressalta a continuidade da expansão de *C. furcoides* na América do Sul, e a maior dispersão e biomassa em reservatórios revela a maior invasibilidade desses ambientes, quando comparados aos ambientes lóticos. Apesar disso, *C. furcoides* se manteve com baixa biomassa relativa tanto nos rios, quanto nos reservatórios (entre 0,002 e 1,06% respectivamente). Além disso, as variáveis ambientais testadas não foram explicativas para sua biomassa. Portanto, os resultados deste trabalho alertam principalmente para o avanço dispersivo desta espécie e para a alta suscetibilidade dos reservatórios à sua expansão, sendo necessário o monitoramento constante dessas áreas, uma vez que esta espécie possui características morfofisiológicas que podem favorecer a formação de florações em cenários futuros.

Palavras-chave: invasão biológica; fitoplâncton; bacia hidrográfica

ABSTRACT

Ceratium furcoides (Levander) Langhans 1995 is a planktonic dinoflagellate that has gained prominence in recent decades for invading freshwater bodies in South America. With this work, we aimed to analyze the occurrence of *C. furcoides* in lotic and lentic environments in Northeast Brazil, as well as to understand which environmental factors may be related to the variation of its biomass in these environments. For this, 14 rivers and 38 reservoirs distributed in six river basins, located in the State of Paraíba, were sampled, where the collections were carried out quarterly over a period of two years (between February 2020 and November 2021). In the reservoirs, the samples were obtained in a single location, close to the water collection for public supply, in the subsurface of the water column. While for most rivers, samples were obtained from a single location, on the bank, in the subsurface of the water column. However, depending on the size of the source, collections were carried out in more than one location. For this data set, aspects related to the occurrence, biomass and relationship with physical, chemical and biological variables (cyanobacterial biomass) of the environments were analyzed. The results showed 18 new records of *C. furcoides*, four in rivers and 14 in reservoirs, covering three watersheds. These new records were made considering the results already published in a previous work. The increase in the number of records highlights the continued expansion of *C. furcoides* in South America, and the greater dispersion and biomass in reservoirs reveals the greater invasiveness of these environments, when compared to lotic environments. Despite this, *C. furcoides* remained with low relative biomass both in rivers and reservoirs (between 0.002 and 1.06% respectively). Furthermore, the environmental variables tested were not explanatory for its biomass. Therefore, the results of this work draw attention mainly to the dispersive advance of this species and to the high susceptibility of reservoirs to its expansion, requiring constant monitoring of these areas, since this species has morphophysiological characteristics that can favor the formation of blooms in future scenarios.

Keywords: biological invasion; phytoplankton; river basin

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

Figura 1: Localização dos rios e reservatórios amostrados no Estado da Paraíba, região Nordeste do Brasil.	23
Figura 2: Distribuição e número de registros acumulados <i>C. furcoides</i> em rios e reservatórios do Estado da Paraíba, região Nordeste do Brasil.	31
Figura 3: Biomassa de <i>C. furcoides</i> (\log_{10}) nos rios e reservatórios em cada mês amostrado.	32
Figura 4: Biomassa relativa de <i>C. furcoides</i> na comunidade fitoplanctônica nos rios e reservatórios em cada mês de coleta.	33
Figura 5: Funções ajustadas para as variáveis preditoras mais importantes nos reservatórios (classificadas por porcentagem de influência relativa da esquerda para a direita) por modelos BRT relacionando variáveis ambientais e biológicas à biomassa de <i>C. furcoides</i>	35

LISTA DE TABELAS

Tabela 1: Novos registros de <i>C. furcoides</i> ao longo do período amostrado em rios e reservatórios do Estado da Paraíba, região Nordeste do Brasil.....	31
Tabela 2: Variáveis ambientais (média e desvio padrão) usadas para explicar a biomassa relativa do dinoflagelado invasor <i>C. furcoides</i>	34

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO GERAL	11
2 ESTRUTURA GERAL DA DISSERTAÇÃO	17
3 ARTIGO I – CAPÍTULO I	18
4 INTRODUÇÃO	19
5 MATERIAIS E MÉTODOS	23
5.1 Área de Estudo	23
5.2 Delineamento amostral	25
5.3 Amostragem e análise das variáveis físicas e químicas	25
5.4 Amostragem e análise quali-quantitativa de <i>C. furcoides</i> e outras espécies fitoplanctônicas	26
5.5 Análise de dados	27
5.5.1 Análise da distribuição e ocorrência de <i>C. furcoides</i>	27
5.5.2 Análise da biomassa de <i>C. furcoides</i> e da relação com as variáveis.....	27
6 RESULTADOS	30
6.1 Distribuição e novos registros de <i>C. furcoides</i>	30
6.2 Biomassa de <i>C. furcoides</i> entre rios e reservatórios	32
6.3 Relação entre as variáveis preditoras e a biomassa de <i>C. furcoides</i>	33
7 DISCUSSÃO	36
8 CONCLUSÃO	40
REFERÊNCIAS	41

1 INTRODUÇÃO GERAL

Invasão biológica é um tema de crescente interesse da comunidade científica e gestores ambientais, por constituir uma ameaça a biodiversidade, aos serviços ecossistêmicos e as atividades socioeconômicas (PEJCHAR; MOONEY, 2009; MCGEOCH et al., 2010; KELLER et al., 2018, MACÊDO et al., 2022). Esse interesse é manifestado especialmente diante dos cenários futuros propostos de aumento no número, na distribuição e no impacto das espécies invasoras devido à atuação sinérgica das atividades antrópicas e mudanças climáticas (ESSL et al., 2020; PETSCH et al., 2021). Assim, tornou-se uma necessidade urgente a compreensão dos mecanismos que regem os processos de introdução e expansão das espécies invasoras, para a definição de estratégias eficazes de prevenção e controle da invasão.

A princípio, vê-se a importância de esclarecer a diferença entre os termos “espécie exótica” e “espécie invasora” que são comumente confundidos. O primeiro, também conhecido por “espécie não-nativa” se refere a espécie que é transportada por humanos para longe de sua área de distribuição natural, muitas vezes de outros continentes, e é introduzida em um novo ambiente. Já o segundo se refere à espécie exótica que persiste em seu novo ambiente, se reproduz e se espalha em sua distribuição (HAVEL et al., 2015). Algumas espécies invasoras, mas não todas, têm impactos detectáveis no ambiente receptor e causam danos aos interesses humanos (KELLER et al., 2018, MACÊDO et al., 2022).

A introdução de espécies exóticas pelas atividades antrópicas pode ocorrer de forma acidental, como através dos lastros dos navios que promovem constantes introduções de espécies ao longo de suas rotas, e de forma intencional, como no uso das espécies em sistemas produtivos (ex. agricultura e pesca) (CARLTON, 1985; WONHAM et al., 2000; GUILLEMAUD et al., 2011).

Já as mudanças climáticas, podem afetar os fatores ambientais, ecológicos e evolutivos dos ecossistemas, tornando habitats, antes desfavoráveis, compatíveis às condições de nicho das espécies exóticas, possibilitando a expansão geográfica de propágulos e diminuindo a resistência das comunidades nativas ao seu estabelecimento, favorecendo então sua introdução, estabelecimento e até dominância em novas áreas (DUKES et al., 1999; STACHOWICZ et al., 2002; DIEZ et

al., 2012; SHRESTHA; SHRESTHA, 2019; MANZOOOR et al., 2021; MACÊDO et al., 2021a).

As invasões biológicas geralmente seguem um modelo conceitual que ocorre em três fases: introdução, estabelecimento e integração (VERMEIJ, 1996; BLACKBURN et al., 2011). A introdução ocorre quando uma espécie supera a barreira geográfica que abrange sua distribuição nativa e alcança novas áreas, através de sua dispersão por atividades antrópicas, ação de ventos ou por animais (PADISÁK et al., 2016).

A probabilidade de sucesso dessa introdução depende do que é chamado de “pressão do propágulo”, que tem duas características principais: o tamanho do propágulo, que se refere ao número de indivíduos liberados no novo ambiente; e o número do propágulo, que se refere ao número de eventos distintos de liberação desses indivíduos no ambiente de introdução (LOCKWOOD et al., 2005; SIMBERLOFF, 2009; ZENNI; NUÑEZ, 2013; CASSEY et al., 2018; BULLERI et al., 2020). Além disso, características intrínsecas da espécie que evoluíram em sua área nativa e que definem a capacidade de invasão da espécie (invasividade) (RICHARDSON; PYSEK, 2006), podem ser importantes no processo invasivo, mas não definitivo, uma vez que essa capacidade pode variar com o tempo e os estágios da invasão (CATFORD et al., 2019).

Uma vez introduzida, essa espécie pode ou não se manter no novo ambiente, visto que enfrentará barreiras ambientais, determinantes para sua sobrevivência e reprodução (RICHARDSON et al., 2000), que pode depender de fatores abióticos, bióticos e demográficos. Nesse estágio, as características do ecossistema receptor são importantes para determinar o avanço de uma invasão biológica. Por exemplo, tem se visto que a constante alteração antropogênica dos diversos ecossistemas tem criado habitats perturbados em todo o mundo (WILLIAMS et al., 2020), o que pode levar ao sucesso da invasão de espécies adaptadas a esse tipo de ambientes.

Por outro lado, existe uma relação diversidade-invasibilidade, conhecida como “resistência biótica”, onde ecossistemas estáveis e ricos em espécies são mais resistentes à infiltração e integração de novas populações, visto que mais nichos estão preenchidos, proporcionando assim mais competição com espécies não nativas (ELTON, 1958; LEVINE; D’ANTONIO, 1999), enquanto que comunidades menos adaptadas a competidores e predadores, são mais propensas aos avanços de invasões (VERMEIJ, 1996; HOLLE; SIMBERLOFF, 2005).

A partir disso, o estabelecimento da espécie é determinado pelo seu processo populacional. Logo, se seu crescimento populacional é negativo, significa que a espécie não conseguiu se estabelecer (BLACKBURN et al., 2011). Por outro lado, se a espécie consegue se reproduzir, aumentando exponencialmente seu crescimento, é então considerada estabelecida (RICHARDSON et al., 2000). Uma vez estabelecida e superando mais barreiras à dispersão, a espécie se torna invasiva (RICHARDSON et al., 2000), podendo atingir habitats perturbados e não perturbados, representando uma grande ameaça à integridade ecológica do ecossistema invadido (VILÀ; HULME, 2017).

O estágio de integração de uma invasão, por sua vez, envolve mudanças no ecossistema receptor durante e após um sucesso de invasão (VERMEIJ, 1996; MOYLE; LIGHT, 1996), que vão desde alterações mais sutis que são raramente investigadas em detalhes, como extirpações locais e alterações comportamentais e evolutivas, a problemas mais notórios como perda de biodiversidade e serviços ecossistêmicos, que normalmente afetam o bem-estar e a economia dos seres humanos (MCGEOCH et al., 2010; KELLER et al., 2018, MACÊDO et al., 2022).

Os sistemas aquáticos continentais estão entre as fontes de serviços ecossistêmicos mais importantes da Terra (BIGGS et al., 2017; HILT, et al., 2017) e também entre as mais vulneráveis à invasão biológica (ADRIAN et al., 2009; CASTELLO et al., 2013). Isto porque são expostos diariamente a uma variedade de distúrbios antropogênicos, devido ao uso intenso dessas áreas para navegação, aquicultura, recreação, pesca, dentre outros, favorecendo a dispersão de organismos invasores (LATINI, 2016). Nesses ambientes, a introdução e disseminação de espécies geralmente ocorrem por microrganismos (aqui considerados como organismos menores que 2 mm; LOWE et al., 2000), cujos estudos ainda são limitados quando comparados aos de invasões por animais e plantas (KAŠTOVSKÝ et al., 2010; MALLON et al., 2015; HANSON, 2016; RIBEIRO et al., 2018). Isso se deve, em parte, porque esses organismos são difíceis de detectar e rastrear por serem pequenos (LITCHMAN, 2010).

Além disso, por muito tempo houve a suposição de que os microrganismos não são limitados por barreiras de dispersão e, por isso poderiam colonizar todos os lugares da Terra, sendo governados pelas condições abióticas e bióticas dos habitats disponíveis (hipótese "*Everything is everywhere, the environment selects*" declarada por Baas Becking, em 1934). Hoje, no entanto, sabe-se que os microrganismos têm

padrões biogeográficos bem definidos, sendo moldados por uma combinação de fatores ambientais e por processos históricos (dispersão, seleção ambiental anterior e deriva), similar ao que ocorre com plantas e animais (MARTINY et al., 2006; HANSON, 2016; RIBEIRO et al., 2018).

Entre as espécies de microrganismos invasores mais estudadas atualmente está o dinoflagelado *Ceratium furcoides* (Levander) Langhans 1995. Essa espécie pertence à família Ceratiaceae, ordem Peridinales. É um dinoflagelado de tamanho grande, em relação à outras espécies fitoplanctônicas, com um comprimento de corpo entre 162 e 322 μm e uma largura variável entre 28 e 42 μm e possui um grande corno na epiválva e dois ou três na hipoválva. Seu ciclo de vida compreende uma célula vegetativa e cistos bentônicos que são o resultado da fusão sexual, onde a reprodução assexuada ocorre por meio de fissão binária oblíqua (POLLINGHER, 1988; HICKEL, 1988; POPOVSKY, 1990).

Ceratium furcoides é nativa de águas frias do norte da Europa, mas vem invadindo diferentes tipos de corpos de água doce (e.g., rios, reservatórios, poças temporárias e lagos alpinos) da América do Sul desde o início deste século (MEICHTRY DE ZABURLÍN et al., 2016; ACCATTATIS et al., 2020). Seu primeiro registro no continente ocorreu na Colômbia, onde foram encontradas florações de altas densidades em reservatórios de abastecimento público (RAMÍREZ et al., 2005, VILLABONA-GONZÁLEZ et al., 2014). Atualmente é possível observar a alta expansão da espécie neste continente, com vários registros no Brasil (CASSOL et al., 2014; SILVA et al., 2019), na Argentina (SALUSSO; MORAÑA, 2015), no Paraguai (MEICHTRY DE ZABURLÍN et al., 2014), na Bolívia (MORALES, 2016), no Chile (GALARCE et al., 2013; ALMANZA et al., 2016) e no Uruguai (BORDET et al., 2017).

No Brasil, a espécie foi registrada pela primeira vez no estado de Minas Gerais em 2007, onde sua ocorrência foi considerada rara (SANTOS-WISNIEWSKI et al., 2007, OLIVEIRA et al., 2011). Desde então, vem se expandindo em ambientes lóticos e lênticos de várias regiões do país, incluindo o Nordeste (MACÊDO et al., 2021c; SILVA et al., 2018; OLIVEIRA et al., 2021; SEVERIANO et al., 2022), apresentando uma expansão significativa do seu nicho fundamental (MACÊDO et al., 2021b), com abundância considerada altamente variável nas escalas temporal e espacial (BUSTAMANTE et al., 2012). Essa expansão é preocupante, uma vez que aumentam também as possibilidades de ocorrência de novas florações, que, apesar de não produzirem toxinas, já foram associadas à mudanças organolépticas da água

(na cor, sabor e odor) e a fatores que promoveram a morte de animais aquáticos (MORALES et al., 2016; PACHECO et al., 2021).

As condições que favorecem o aumento da abundância de *C. furcoides* são descritas como uma combinação ótima do aumento da concentração de nutrientes (principalmente, nitrogênio total, nitrato, amônio e fósforo) e da matéria orgânica, temperatura (entre 15 e 25°C), pH (>8) e disponibilidade de oxigênio (BUSTAMANTE GIL et al., 2012; SILVA et al., 2012; MEICHTRY DE ZABURLIN et al., 2014; ALMANZA et al., 2016; CAVALCANTE 2016). Quanto as características climáticas, a região Nordeste do Brasil já foi considerada com baixa suscetibilidade à invasão por *C. furcoides*, uma vez que possui 89,9% de seu território semiárido, caracterizado por altas temperaturas (média anual de 20 a 28 °C), baixa pluviosidade (200-800 mm por ano) e alta taxa de evaporação (BARBOSA et al., 2012).

Porém, estudos mais recentes mostraram que *C. furcoides* pode ocorrer sob condições de temperatura mais amplas (entre 17° e 31 °C) (MACÊDO et al., 2021b), corroborando com aumento no número de registros nessa região (SEVERIANO et al., 2022). No entanto, ainda não se sabe sobre a suscetibilidade desta região para o estabelecimento e aumento de sua biomassa. Uma questão importante é que muitos corpos d'água localizados no Nordeste do Brasil têm naturalmente problemas de qualidade de água (BARBOSA et al., 2012), com histórico de florações de cianobactérias intensas e perenes (VANDERLEY et al., 2021). Apesar do registro de sua abundância em reservatórios eutróficos, existe uma sugestão de que as florações de cianobactérias possam interferir no processo de invasão de *C. furcoides*, uma vez que o estabelecimento desta espécie normalmente é facilitado após a diminuição da biomassa de cianobactérias (CROSSETTI et al. 2019). No entanto, ainda não há um consenso sobre essa interação. Outra questão pouco investigada é sobre a suscetibilidade de rios à invasão por *C. furcoides* e quais fatores podem favorecer ou dificultar esses eventos, visto que a maioria dos registros da espécie ocorrem em reservatórios (MACÊDO et al., 2021; SILVA et al., 2018; OLIVEIRA et al., 2021; SEVERIANO et al., 2022). A paisagem da região Nordeste do continente Sul Americano é caracterizada por uma densa rede de reservatórios e pela presença de rios e córregos intermitentes, existindo em extremos de inundação e ausência total de fluxo de água (DANTAS et al., 2020), logo torna-se importante a compreensão sobre a vulnerabilidade desses ecossistemas à invasão por *C. furcoides*.

Além disso, devido a expansão do nicho de *C. furcoides* e do seu processo invasivo, vê-se a necessidade de compreender sobre quais são os fatores abióticos favoráveis e limitantes ao seu estabelecimento em ambientes lóticos e lênticos. Assim como a necessidade de compreender sobre a influência das cianobactérias no processo invasivo desta microalga, uma vez que esse entendimento é direcionador para a definição de estratégias eficazes de prevenção e controle da invasão.

2 ESTRUTURA GERAL DA DISSERTAÇÃO

O presente estudo está organizado em um capítulo redigido no formato de manuscrito com objetivo principal de avaliar o estado atual de invasão por *C. furcoides* em ambientes lóticos e lênticos distribuídos no semiárido brasileiro e identificar as variáveis físicas, químicas e biológicas preditoras da variação em sua biomassa. O manuscrito está intitulado “Fatores determinantes da ocorrência e biomassa do dinoflagelado invasor *Ceratium furcoides* (Levander) Langhans 1995 em ambientes lóticos e lênticos neotropicais” e será submetido a um periódico na área de Invasão Biológica.

3 ARTIGO I – CAPÍTULO I

Fatores determinantes da ocorrência e biomassa do dinoflagelado invasor *Ceratium furcoides* (Levander) Langhans 1995 em ambientes lóticos e lênticos neotropicais

Emmanuelly da Silva Oliveira^{1*}, José Etham de Lucena Barbosa¹ e Juliana dos Santos Severiano¹

¹Departamento de Biologia/ Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação, Universidade Estadual da Paraíba. Rua Baraúnas, 351 – Complexo Integrado de Pesquisa Três Marias, Prédio de Biologia, Primeiro andar – sala 10. Universitário, CEP 58.429-500, Campina Grande, Estado da Paraíba, Brasil.

4 INTRODUÇÃO

Espécies invasoras representam uma problemática global de grande ameaça à integridade ecológica dos ecossistemas. Uma vez introduzidas em uma nova área, essas espécies podem se estabelecer e se expandir provocando alteração na disponibilidade de recursos, modificação nas redes tróficas e declínio ou extinção das espécies nativas (BELLARD et al., 2016; PYŠEK et al., 2020). Além disso, as espécies invasoras afetam o funcionamento do ecossistema invadido, comprometendo, em última instância, o bem-estar e a economia das populações humanas (PYŠEK & RICHARDSON, 2010; VILÀ & HULME, 2017; KELLER et al., 2018).

A introdução de espécies invasoras, apesar de poder ocorrer de forma natural, tem se tornado muito mais frequente e preocupante quando ocorre devido às atividades antropogênicas, seja via acidental ou intencional (DIDHAM et al., 2005). Diante da perspectiva futura de um mundo cada vez mais globalizado, no qual os humanos conseguem alcançar locais cada vez mais distantes e inexplorados, espera-se um aumento acentuado no número de novas espécies sendo introduzidas nos ecossistemas, e na frequência com que tais introduções serão realizadas (ESSL et al., 2020).

Além disso, é previsto que as mudanças climáticas poderão favorecer a expansão geográfica das espécies invasoras, uma vez que podem alterar as características ambientais e ecológicas dos ecossistemas, tornando-os favoráveis à sua introdução, estabelecimento e até dominância em novas áreas (DIEZ et al., 2012; SHRESTHA; SHRESTHA, 2019; MANZOOR et al., 2021; MACÊDO et al., 2022). Diante disso, torna-se cada vez mais importante o entendimento dos mecanismos que regem os processos de introdução, estabelecimento e expansão das espécies invasoras, possibilitando a definição de estratégias eficazes de prevenção e controle da invasão.

Neste estudo, iremos avaliar o dinoflagelado invasor *Ceratium furcoides* (Levander) Langhans 1995, uma microalga que vem ganhando destaque por sua dispersão em corpos de água doce de mais da metade dos países da América do Sul (MEICHTRY DE ZABURLIN, 2016; SILVA, 2018; MACÊDO et al., 2021b). Essa espécie é nativa de águas frias do norte da Europa e foi registrada pela primeira vez na América do Sul em 2005, na Colômbia (RAMÍREZ-RESTREPO et al., 2005). No Brasil, seu primeiro registro ocorreu no estado de Minas Gerais (SANTOS-

WISNIEWSKI et al., 2007) e, desde então, tem sido registrada em corpos aquáticos lóticos e lênticos do país, como em rios (CAVALCANTE et al., 2013; JATI et al., 2014), em lagos (MOREIRA et al., 2015; CAMPANELLI et al., 2016; SILVA et al., 2019) e em reservatórios (MATSUMURA-TUNDISI et al., 2010; OLIVEIRA et al., 2011; SILVA et al., 2012; CAVALCANTE et al., 2016; SEVERIANO et al., 2022; CORRÊA et al., 2022)

Apesar de não ser uma espécie produtora de toxinas, estudos já mostram que, sob elevadas biomassas, *C. furcoides* pode causar alteração na cor, sabor e odor da água, homogeneização da comunidade fitoplanctônica, redução da disponibilidade de luz subaquática e esgotamento do oxigênio dissolvido, o que resulta na morte de animais, como zooplâncton e peixes (MATSUMURA-TUNDISI et al., 2010; MORALES et al., 2016; AMORIM; DO NASCIMENTO MOURA, 2021; PACHECO et al., 2021). Logo, sua presença e dominância nas áreas receptoras são de grande preocupação, uma vez que, além dos impactos ecológicos sobre as espécies nativas, há o comprometimento da qualidade da água e, conseqüentemente, aumento no custo do tratamento da água para o abastecimento público (MATSUMURA-TUNDISI et al., 2010; MACÊDO et al., 2022).

O sucesso de invasão de *C. furcoides* é atribuído à alta taxa de crescimento, alta eficiência no uso de recursos e capacidades competitivas consideradas superiores à outras espécies do fitoplâncton, quanto às variações das condições ambientais locais (SUKENIK et al., 2012), tais como: a presença de flagelos que conferem mobilidade à célula, possibilitando a migração vertical na coluna d'água em busca de melhores condições de luz e nutrientes (STEFANIAK et al., 2007); a capacidade de formar cistos de resistência que sedimentam em condições desfavoráveis e garantem sua sobrevivência por um longo período; e o grande tamanho da célula, composta de placas celulósicas endurecidas e formato espinhoso, que conferem resistência ao pastejo por herbívoros, como o zooplâncton (POLLINGHER, 1988; OLRİK, 1994; CAVALCANTE et al., 2016). Além disso, já existem registros da realização de mixotrofia por espécies do gênero (SMALLEY; COATS, 2002; SMALLEY, 2003), garantindo uma alternativa nutricional mediante às mudanças nas condições ambientais.

Em relação às condições ambientais que favorecem o estabelecimento e alta abundância de *C. furcoides*, estudos descrevem como uma combinação ótima de alta concentração de nutrientes (nitrogênio, nitrato, amônio e fósforo) e matéria orgânica, temperatura (entre 15° e 25°C), pH (>8) e disponibilidade de oxigênio dissolvido

(SILVA et al., 2012; BUSTAMANTE et al., 2012; ALMANZA et al., 2016; CAVALCANTE et al., 2016). Também é sugerido que o processo de invasão por *C. furcoides* é facilitado com a diminuição de florações de cianobactérias (CROSSETTI et al., 2019), apesar de ainda não haver um consenso sobre a real interação entre *C. furcoides* e as cianobactérias.

Uma questão importante que vem sendo recentemente discutida é que *C. furcoides* vem apresentado uma mudança em sua amplitude climática, com expansão significativa do seu nicho fundamental, desde seus primeiros registros na região nativa, em águas frias no norte da Europa, até os mais recentes locais invadidos em regiões subtropicais e tropicais (MACÊDO et al., 2021b). A previsão é de aumento de sua expansão, refletindo uma tendência global de aumento no número de áreas adequadas para esta espécie e sua adaptação a climas mais quentes (temperaturas médias superiores a 17 °C e temperaturas máximas superiores a 31 °C), a partir da perspectiva de mudanças climáticas e da paisagem (MACÊDO et al., 2021a).

A região Nordeste do Brasil já foi considerada com baixa suscetibilidade à invasão por *C. furcoides*, em função das suas condições climáticas (MEICHTRY DE ZABURLÍN et al., 2016). É uma região com 89,9% de seu território semiárido, caracterizado por altas temperaturas (média anual de 20 a 28 °C), baixa pluviosidade (200-800 mm por ano), alta taxa de evaporação e escoamento superficial (BARBOSA et al., 2012). No entanto, um estudo recente mostrou o potencial de expansão de *C. furcoides* na região Nordeste do Brasil ao registrar 30 novas ocorrências da espécie em reservatórios entre os anos de 2016 e 2020, apesar de ser considerada pouco frequente ou mesmo rara na maioria dos ambientes (SEVERIANO et al., 2022). Uma lacuna que ainda persiste é sobre os fatores ambientais que explicam a biomassa de *C. furcoides* nessa região, bem como sobre a seu potencial de ocorrência em outros tipos de ambientes que não sejam reservatórios e lagos, como os rios.

Diante do exposto, no presente estudo, foram amostrados 14 rios e 38 reservatórios da região Nordeste do Brasil, com o objetivo de avaliar o estado atual de invasão de *C. furcoides* nesses ambientes e identificar as variáveis físicas, químicas e biológicas preditoras da variação em sua biomassa. A variável preditora biológica que testamos foi a biomassa de cianobactérias, uma vez que esse grupo fitoplanctônico é comumente encontrado formando florações perenes na região, especialmente, em reservatórios e, como já descrito anteriormente, pode interferir no processo de invasão de *C. furcoides* (CROSSETTI et al., 2019). Nossas hipóteses são

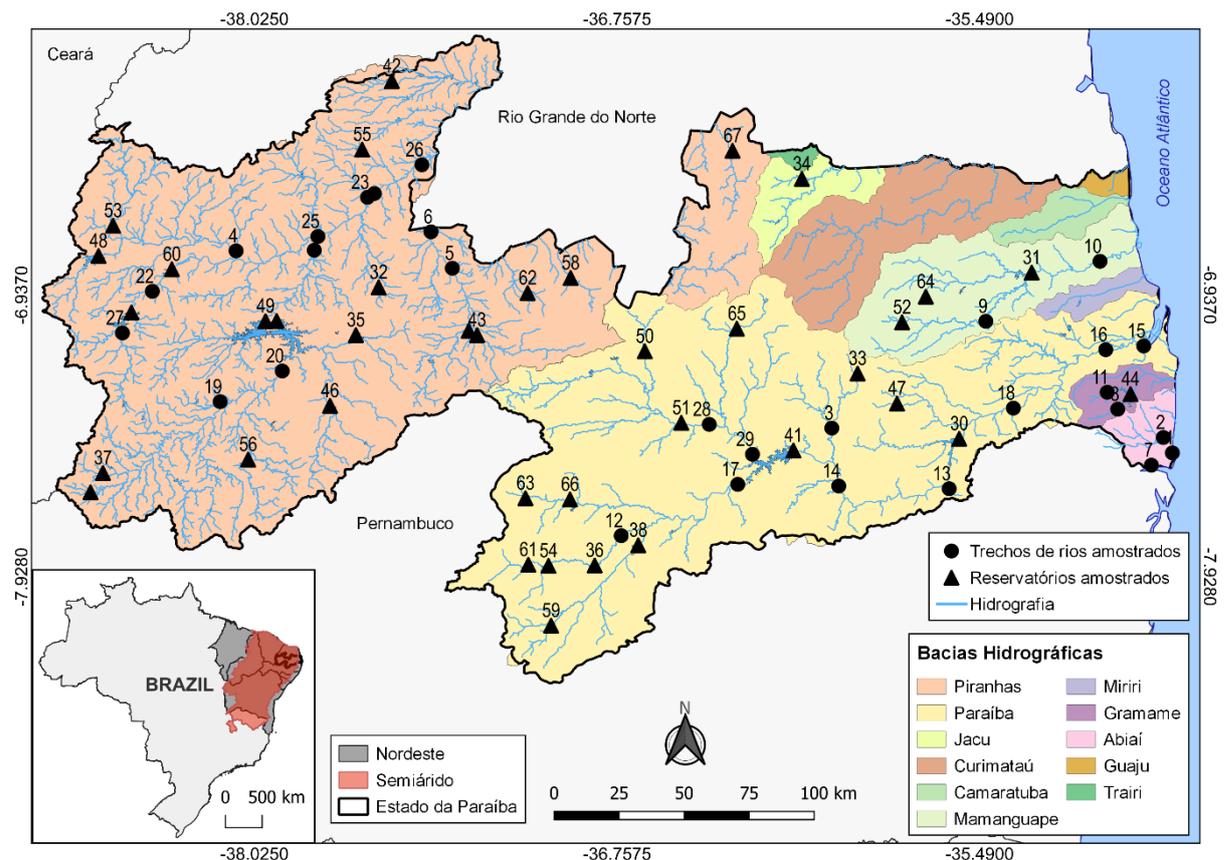
que (i) *C. furcoides* está em processo de expansão em ecossistemas lóticos e lênticos neotropicais, (ii) sendo os reservatórios mais suscetíveis à invasão de *C. furcoides* do que os rios, e (iii) que as condições de elevadas temperaturas (acima de 25°C), baixa precipitação (200-800 mm) e elevadas biomassas de cianobactérias, característicos da região Nordeste do Brasil, estabelecem relação negativa com a biomassa de *C. furcoides*.

5 MATERIAIS E MÉTODOS

5.1 Área de Estudo

O estudo foi realizado em 14 rios e 38 reservatórios distribuídos em seis das 11 bacias hidrográficas do Estado da Paraíba, no Nordeste do Brasil, sendo elas as bacias dos rios Abiaí (3 rios), Gramame (2 rios e 1 reservatório), Jacu (1 reservatório), Mamanguape (1 rio e 3 reservatórios), Paraíba (4 rios e 14 reservatórios) e Piranhas (4 rios e 19 reservatórios) (Figura 1). Esses ecossistemas aquáticos são utilizados para pesca, irrigação, lazer e, em alguns locais, para piscicultura e turismo regional. Mas, no caso dos reservatórios, o uso é prioritário para abastecimento público e dessedentação animal (AESAs, 2023).

Figura 1: Localização dos rios e reservatórios amostrados no Estado da Paraíba, região Nordeste do Brasil.



Fonte: Elaborada pela autora, 2023.

Legenda: Os números se referem a cada ponto de amostragem, sendo os rios: 1. Riacho Pitimbu; 2. Rio Abiaí; 3. Rio São Pedro; 4. Rio do Peixe; 5. e 6. Rio Espinharas (trechos 1 e 2); 7. Rio Goiana; 8. Rio Gramame; 9. e 10. Rio Mamanguape (trechos 1 e 2); 11. Rio Mamuaba; 12. Rio Monteiro; 13., 14., 15., 16., 17. e 18. Rio Paraíba (trecho 1, 2, 3, 4 e 5); 19., 20. e 21. Rio Piancó (trechos 1, 2 e 3); 22., 23., 24., 25., 26., e 27. Rio Piranhas (trecho 1, 2, 3, 4, 5 e 6); 28. e 29. Rio Taperoá (trecho 1 e 2); e os reservatórios: 30. Argemiro Figueiredo (Acauã), 31. Araçagi, 32. Engenheiro Arcoverde, 33.

Bodocongó, 34. Boqueirão do Cais, 35. Cachoeira do Cegos, 36. Camalaú, 37. Condado, 38. Cordeiro, 39. Coremas, 40. Egenheiros Ávidos, 41. Epitácio Pessoa (Boqueirão), 42. Escondido, 43. Farinha, 44. Gramame-Mamoaba, 45. Jatobá I, 46. Jenipapeiro (Buiú), 47. José Rodrigues, 48. Lagoa do Arroz, 49. Mãe d'água, 50. Mucutu, 51. Namorado, 52. Nova Camará, 53. Pilões, 54. Poções, 55. Riacho dos Cavalos, 56. Saco, 57. Santa Inês, 58. Santa Luzia, 59. Santo Antônio, 60. São Gonçalo, 61. São José II, 62. São Mamede, 63. São Paulo, 64. Saulo Maia, 65. Soledade, 66. Sumé, 67. Várzea Grande.

A bacia do rio Abiaí está localizada no litoral Sul da Paraíba, na fronteira com o Estado de Pernambuco, entre as latitudes 7°10' e 7°30' Sul e longitudes 34°48' e 35°06' Oeste, tendo uma área de 449,5 km². Possui clima Am (monção tropical) (ALVARES et al., 2013; FRANCISCO et al., 2015), apresentando temperatura do ar entre 23 e 30 °C e chuva média anual de 3654,1 mm (AESAs, 2023). A bacia do rio Gramame, também está localizada no litoral Sul, entre as latitudes 7°11' e 7°23' Sul e as longitudes 34°48' e 35°10' Oeste, tem uma área de drenagem de 589,1 km². Limita-se a Leste com o Oceano Atlântico, a Oeste e Norte com a bacia do rio Paraíba e ao Sul com a bacia do rio Abiaí. Possui clima predominante Am (monção tropical) (ALVARES et al., 2013; FRANCISCO et al., 2015), apresentando temperaturas do ar entre 23 e 30 °C e chuva média anual de 2843,1 mm. Esta bacia é responsável por cerca de 70% do sistema de abastecimento de água da chamada grande João Pessoa, que compreende os municípios de João Pessoa, Cabedelo, Bayeux e parte de Santa Rita, e das cidades de Pedras de Fogo e Conde (AESAs, 2023).

A bacia do rio Mamanguape também está inserida na região costeira, no litoral Norte do Estado, com clima predominante As' (tropical com verão seco) (ALVARES et al., 2013; FRANCISCO et al., 2015), onde a temperatura do ar varia entre 17 e 28 °C e a média anual de chuva é de 1557,0 mm (AESAs, 2023). A bacia do rio Jacu, por sua vez, está localizada entre as latitudes de 6°26' e 6°50' Sul e longitudes 35°49' e 36°17' Oeste e possui clima predominante de Bsh (semiárido quente) (ALVARES et al., 2013; FRANCISCO et al., 2015), apresentando temperatura entre 17 e 32 °C e média anual de precipitação de 888,7 mm (AESAs, 2023).

A bacia do rio Paraíba, compreendida entre as latitudes 6°51' e 8°26' Sul e as longitudes 34°48' e 37°2' Oeste, é considerada uma das bacias mais importantes do semiárido, sendo a segunda maior do Estado da Paraíba, abrangendo 38% do seu território e abrigando 1.828.178 habitantes que correspondem a 52% da sua população total. Tem clima predominante de Bsh (semiárido quente) (ALVARES et al., 2013; FRANCISCO et al., 2015), com temperaturas do ar variando entre 17 e 32 °C e chuva média anual de aproximadamente 1078,5 mm (AESAs, 2023).

Por fim, a bacia do rio Piranhas é a maior do estado, com 102 municípios e população total de aproximadamente 914.343 habitantes, o que representa aproximadamente 25% da população total do estado (AESAs, 2023). O clima nesta bacia é predominante As' (ALVARES et al., 2013; FRANCISCO et al., 2015), onde a temperatura do ar está entre 19 e 36 °C e a média anual de chuva é de 1044,4 mm (AESAs, 2023).

5.2 Delineamento amostral

A amostragem foi realizada trimestralmente entre fevereiro de 2020 e novembro de 2021, totalizando 8 campanhas de amostragem. Nos reservatórios, as amostras foram obtidas em um único local, próximo da captação de água para abastecimento público, na região litorânea, na subsuperfície da coluna d'água (0,5 m de profundidade). Nos rios, as amostras foram obtidas em um único local, na margem, na subsuperfície da coluna d'água (0,5 m de profundidade), com exceção dos rios Espinharas, Mamanguape, Paraíba, Piancó, Piranhas e Taperoá, onde a amostragem foi realizada em mais de um local (diferentes trechos; Ver Figura 1).

Os dados obtidos fazem parte do Programa de Estímulo à Divulgação de Dados de Qualidade de Água (QUALIÁGUA), uma iniciativa da Agência Nacional de Águas e Saneamento Básico (ANA), que tem como entidade executora a Agência Executiva de Gestão das Águas do Estado da Paraíba (AESAs).

5.3 Amostragem e análise das variáveis físicas e químicas

Em cada corpo d'água foram mensurados *in situ* os dados de temperatura da água (°C), pH, oxigênio dissolvido (mg L^{-1}), condutividade elétrica ($\mu\text{S cm}^{-1}$) e turbidez (NTU) com uma sonda multiparamétrica HORIBA (modelo U-50). Além disso, foram amostrados 500mL de água para análise da concentração dos nutrientes.

As amostras para a análise de nutrientes (mg L^{-1}), alcalinidade total (mg L^{-1}) e cloreto total (mg L^{-1}) foram armazenadas em frascos de polietileno, acondicionadas em caixas com gelo e transportadas para o laboratório. As concentrações de nitrato (mg L^{-1}), amônia (mg L^{-1}) e fósforo total (mg L^{-1}) foram medidos de acordo com as técnicas descritas em *Standard Methods for the Examination of Water and Wastewater*

(APHA, 2012). Enquanto que as análises de alcalinidade e de cloreto total foram realizadas através do método titulométrico.

Por fim, também foram obtidos dados de precipitação pluviométrica (mm) e volume dos reservatórios (%) da Agência Executiva de Gestão das Águas do estado da Paraíba (AESAs, 2022). Os dados de precipitação foram coletados por município, considerando o acumulado mensal.

5.4 Amostragem e análise quali-quantitativa de *C. furcoides* e outras espécies fitoplanctônicas

As amostras para a análise qualitativa de *C. furcoides* e das outras espécies da comunidade fitoplanctônica foram obtidas através de arrastos horizontais com rede de plâncton de 20 μ m de abertura de malha, armazenadas em garrafas de polietileno de 250 mL e fixadas com formol a 4%. A identificação das espécies foi realizada a partir da confecção de lâminas semi-permanentes (n= 5) e posterior observação em microscópio óptico Zeiss Axioskop 40 (Carl Zeiss, Jena, Alemanha), utilizando bibliografia especializada (PRESCOTT et al., 1982; KOMÁREK, 1983; KRAMMER, 1991a; KRAMMER, 1991b; KOMÁREK, 1999). No caso de *C. furcoides*, a identificação foi realizada pela visualização da presença de uma epiteca cônica com um único corno e uma placa 4' triangular curta, e uma hipovalva apresentando dois ou três cornos que variavam em comprimento (23,29-102,37 μ m) (POPOVSKY; PFIESTER, 1990a; POPOVSKY; PFIESTER, 1990b; MOESTRUP; CALADO, 2018).

Para a análise quantitativa, foram obtidas amostras diretamente da água, armazenadas em garrafas de polietileno de 250 mL e fixadas com Lugol acético a 1%. A densidade (ind mL⁻¹) foi estimada segundo o método de sedimentação de Utermöhl (1958), utilizando um microscópio invertido na ampliação de 400x (Zeiss Axiovert 40°C), onde o tempo de sedimentação foi de pelo menos três horas para cada centímetro de altura da câmara (MARGALEF, 1983). Após isso, um transecto da câmara foi contado para cada amostra e a densidade (células mL⁻¹) foi mensurada utilizando a fórmula descrita por Ross (1979): $((n \times 1000) / s \times h \times c)$, onde n= número de células contadas, s= área do campo, h= altura da câmara de sedimentação, c= número de campos contados. O biovolume (mm³ L⁻¹) foi estimado multiplicando a densidade celular pela média do volume das células (~30 indivíduos) calculado a partir de modelos geométricos aproximados às formas das células, conforme descrito por

Hillebrand et al., (1999). Por fim, cada $\text{mm}^3 \text{L}^{-1}$ do biovolume celular foi convertido em mg L^{-1} de biomassa (WETZEL; LIQUENS, 2000).

É importante ressaltar que nos ambientes onde *C. furcoides* não foi encontrado nas amostras da análise quantitativa, mas foi observado nas amostras da análise qualitativa, assumimos um valor de biomassa de $0.000235 \text{ mg L}^{-1}$ na matriz de dados quantitativos, o qual corresponde a biomassa de ao menos um indivíduo na amostra.

5.5 Análise de dados

5.5.1 Análise da distribuição e ocorrência de C. furcoides

Para avaliar a distribuição de *C. furcoides* nos corpos de água estudados, foi realizado o mapeamento de sua ocorrência a partir da posição geográfica dos rios e reservatórios (latitude e longitude), obtida com o Sistema de Posicionamento Global (GPS), disponibilizado pela Agência Executiva de Gestão das Águas do Estado da Paraíba/AESA (AESAs, 2023). Também foi feita a análise do número acumulado de novos registros ao longo do tempo, para cada tipo de ambiente, como medida comparativa do aumento da distribuição de *C. furcoides* entre os tipos de ambientes estudados.

5.5.2 Análise da biomassa de C. furcoides e da relação com as variáveis

A biomassa relativa (%) de *C. furcoides* na comunidade fitoplanctônica foi determinada de acordo com Lobo e Leighton (1986), considerando os seguintes critérios: abundante, se sua biomassa foi superior à média da biomassa da comunidade, e dominante, se sua biomassa ultrapassou 50% do total da biomassa total da comunidade. Para isso, as espécies da comunidade fitoplanctônica, exceto *C. furcoides* foram agrupadas em Cyanobacteria e outras (que agrupa as classes Zygnemaphyceae, Euglenophyceae, Bacillariophyceae, Chlorophyceae e Cryptophyceae).

Para verificar a existência de diferença significativa na biomassa de *C. furcoides* e nas variáveis físicas, químicas e biológicas (biomassas das cianobactérias) entre os tipos de ambientes (isto é, rios e reservatórios) bem como entre os meses amostrados para cada ambiente, foi realizada um modelo linear

generalizado (GLM) com o erro de distribuição *Gaussian* (usando a função 'glm' do pacote "stats"). No caso das variáveis físicas, químicas e biológicas, previamente a essas análises, foi testada a multicolinearidade potencial entre essas variáveis por meio do fator de inflação de variância ($VIF > 5$; JAMES et al., 2013), onde foram retiradas as variáveis ortofosfato e condutividade. Também foi realizada uma Análise de Variância Multivariada Permutacional (PERMANOVA), para verificar a diferença entre rios e reservatórios considerando todo o conjunto de dados das variáveis preditoras (ANDERSON, 2004), onde a função 'adonis' do pacote "vegan" foi usada para considerar 9.999 permutações (coeficiente de distância euclidiana). Essas foram realizadas utilizando o software R, versão 4.2.2 (R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2023).

A relação entre a biomassa de *C. furcoides* e as variáveis ambientais estudadas, assim como a importância relativa de cada variável foram examinadas através de Árvores de Regressão Aumentadas (BRT), que é uma técnica de aprendizado de máquina que combina as vantagens das análises de árvore de decisão com algoritmos de *boosting* e *bagging* para melhorar o desempenho preditivo do modelo estatístico (FRIEDMAN et al., 2000; FRIEDMAN, 2002). Estudos ecológicos recentes usando BRT demonstraram várias vantagens em comparação com outras técnicas de modelagem para avaliar a dinâmica da abundância e biomassa de espécies (NEWMAN et al., 2015; DESCY et al., 2016; CONI et al., 2017; CREMONA et al., 2020; PATHAK et al., 2021; STEFANIDIS et al., 2021; JOVEM-AZEVEDO et al., 2022), tais como: (1) detectam relações importantes a partir de grandes conjuntos de variáveis explicativas; (2) acomodam as curvas de resposta não lineares complexas; e (3) têm melhor desempenho preditivo.

Seguindo Elith et al. (2008), usamos a combinação de diferentes valores de complexidade da árvore tc ($tc = 1, 2, 3, 4$ e 5), taxa de aprendizado (lr 0,0005, 0,0001, 0,005, 0,001, 0,05 e 0,01) e fração de bolsa ($bf = 0,5$ e $0,75$) para otimizar o desempenho preditivo dos modelos de BRT, onde a complexidade da árvore regula o número de nós em uma árvore, a taxa de aprendizado refere-se à contribuição de cada árvore para o modelo final e a fração de bolsa é a proporção de dados obtidos aleatoriamente para produção do modelo (ELITH et al., 2008). Usamos a combinação desses três parâmetros (tc , lr e bf) com o menor desvio de validação cruzada (cvd) para produzir o modelo de BRT ideal, sendo ele: $tc=3$, $lr=0,0001$ e $bf=0,5$, que resultaram em um $cvd=0,008$. Consideramos os quatro preditores mais importantes

no modelo em que as variáveis explicativas ambientais explicam pelo menos 40% da variabilidade da abundância da espécie (NEWMAN et al., 2015; JOVEM-AZEVÊDO et al., 2022). Ajustamos todos os modelos de BRT com distribuição de erros de Gaussian usando a função 'gbm' do pacote "*dismo*" (HIJMANS et al., 2017), no software R (R CORE DEVELOPMENT TEAM, 2023).

6 RESULTADOS

6.1 Distribuição e novos registros de *C. furcoides*

Ceratium furcoides ocorreu em 4 rios (corresponde a 30,77% dos rios estudados) distribuídos entre as bacias do rio Paraíba e do rio Piranhas, e em 24 reservatórios (corresponde a 63,16% dos reservatórios estudados), distribuídos entre as bacias do rio Paraíba, rio Piranhas e rio Mamanguape (Figura 2; Tabela 1).

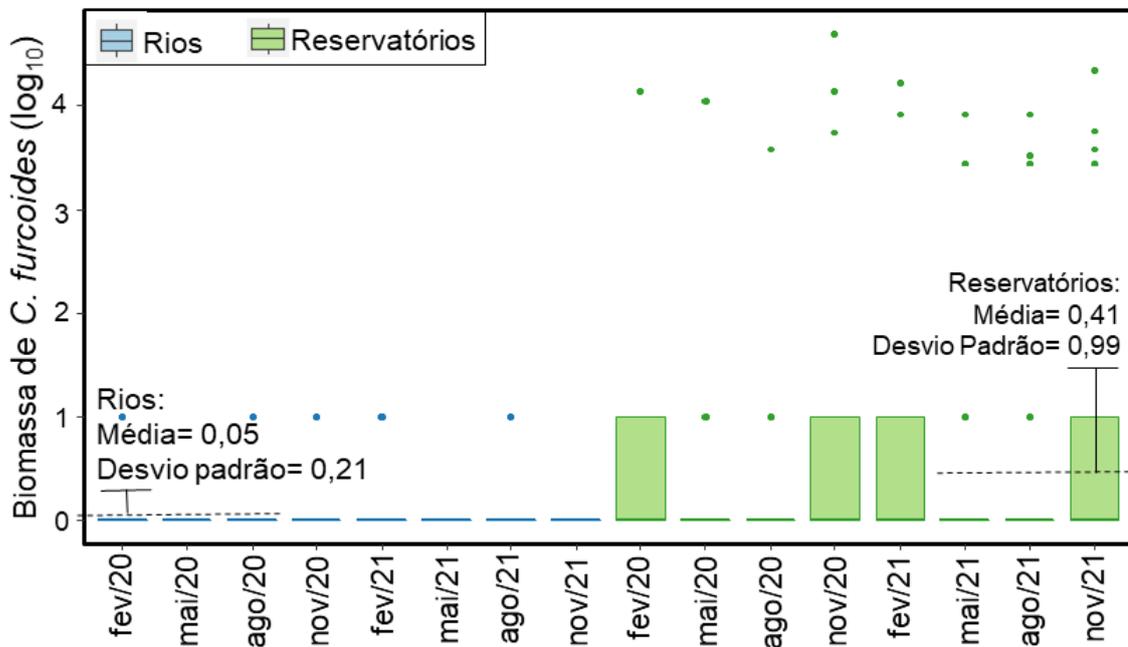
Novos registros de *C. furcoides* ocorreram em 4 rios, sendo eles: nos rios Monteiro e Paraíba, localizados na bacia do rio Paraíba, nos rios Piancó e Rio do Peixe, localizados na bacia do rio Piranhas; e em 14 reservatórios, sendo eles: no reservatório Saulo Maia, localizado na bacia do rio Mamanguape, nos reservatórios Cachoeira dos Cegos, Coremas, Mãe D'água, São Mamede, Riacho dos Cavalos, Santa Inês, São Gonçalo e Lagoa do Arroz, localizados na bacia do rio Piranhas, e nos reservatórios José Rodrigues, Santo Antônio, São Paulo, Santa Luzia e Namorado, localizados na bacia do rio Paraíba (Figura 2, Tabela 1).

A análise do número acumulado de novos registros mostrou que, ao longo do tempo, *C. furcoides* foi invadindo novos ambientes (Tabela 1), sendo o aumento no número de registros maior em reservatórios do que em rios (Figura 2c).

6.2 Biomassa de *C. furcoides* entre rios e reservatórios

A biomassa de *C. furcoides* diferiu significativamente entre os tipos de ambientes, isto é, rios ($0,00001 \pm 0,00004 \text{ mg L}^{-1}$) e reservatórios ($0,0159 \pm 0,0866 \text{ mg L}^{-1}$) ($p < 0,05$) (Figura 3), alcançando maiores valores nos reservatórios (biomassa máxima de $1,16 \text{ mg L}^{-1}$). Quanto aos meses de coleta, não houve variação significativa da biomassa para ambos os tipos de ambientes ($p > 0,05$).

Figura 3: Biomassa de *C. furcoides* (\log_{10}) nos rios e reservatórios em cada mês amostrado.

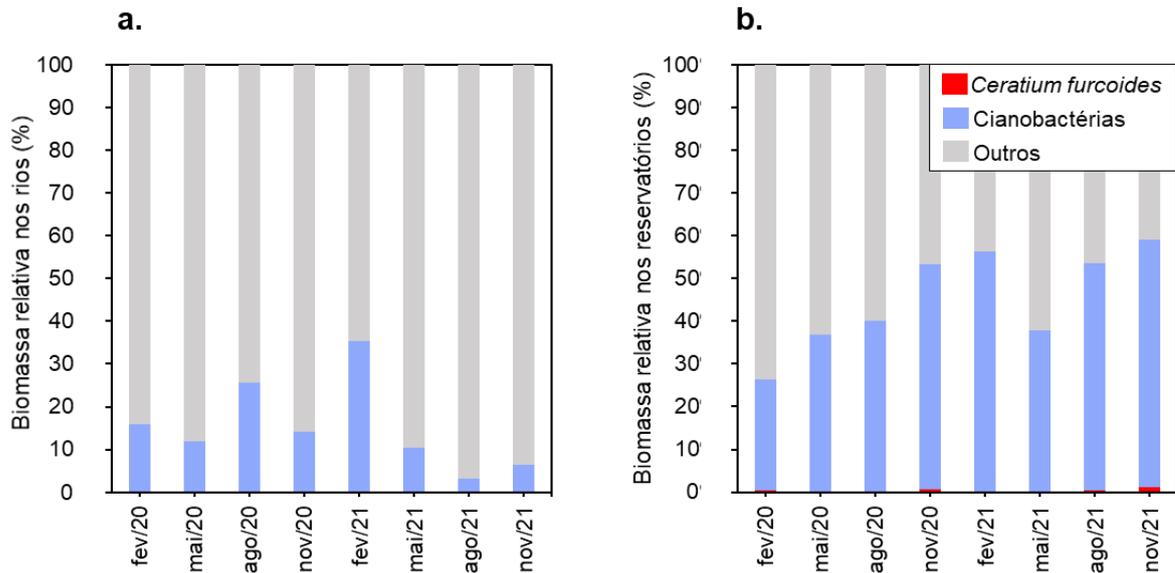


Fonte: Elaborada pela autora, 2023.

Legenda: As caixas azuis representam a biomassa de *C. furcoides* nos rios, enquanto as caixas verdes representam a biomassa em reservatórios.

A análise da biomassa relativa mostrou que *C. furcoides* não foi abundante ou dominante na comunidade fitoplanctônica ao longo dos meses amostrados tanto nos rios quanto nos reservatórios. Nos rios, a biomassa relativa de *C. furcoides* foi menor que 0,002% (Figura 4a), enquanto que nos reservatórios, variou entre 0,002% e 1,05% (Figura 4b).

Figura 4: Biomassa relativa de *C. furcoides* na comunidade fitoplanctônica nos rios e reservatórios em cada mês de coleta.



Fonte: Elaborada pela autora, 2023.

6.3 Relação entre as variáveis predictoras e a biomassa de *C. furcoides*

A PERMANOVA mostrou diferença significativa para as variáveis predictoras entre os tipos de ambientes (isto é, rios e reservatórios) (pseudo-F= 9,9129 e $p < 0,001$). A diferença significativa ocorreu para precipitação (glm, $p = 0,006$), temperatura da água (glm, $p = 0,01$), condutividade elétrica (glm, $p < 0,001$), fósforo (glm, $p = 0,001$), nitrato (glm, $p = 0,001$), pH (glm, $p = 0,001$) e para a biomassa de cianobactérias (glm, $p < 0,001$) (Tabela 2).

A BRT para os ambientes de rio não identificou variáveis que explicou a biomassa de *C. furcoides* (desvio preditivo= 0). Nos reservatórios, a BRT explicou pouco a variação da biomassa de *C. furcoides* (desvio preditivo= 12,5%), com a amônia (44,4%), a turbidez (11,5%), o volume dos mananciais (11,3%) e o fósforo total (11%) sendo as quatro variáveis explicativas com maior importância relativa, que juntas contribuíram com 78,2% do poder preditivo da BRT otimizada (Figura 5).

Todas as funções ajustadas revelaram relações não lineares e complexas entre as variáveis explicativas e a biomassa de *C. furcoides* nos reservatórios. Logo, quanto aos 12,5% de explicabilidade do modelo, foi visto que a biomassa de *C. furcoides* foi maior sob baixas concentrações de amônia ($0,01 - 0,06 \text{ mg L}^{-1}$), baixa turbidez ($24 -$

31 NTU), mananciais com menor volume hídrico (4 – 6%) e com baixas concentrações de fósforo total (0,005 – 0,1 mg L⁻¹).

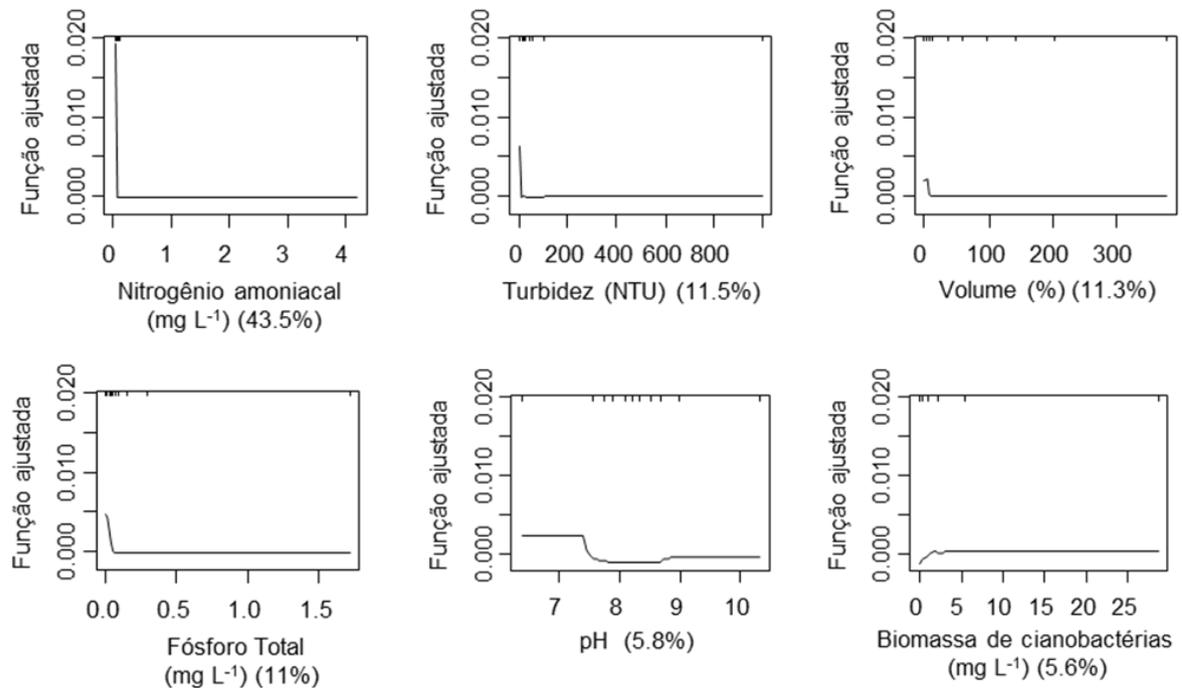
Tabela 2: Variáveis ambientais (média e desvio padrão) usadas para explicar a biomassa relativa do dinoflagelado invasor *C. furcoides*.

Variáveis ambientais	Rios (média ± desvio padrão)	Reservatórios (média ± desvio padrão)	Valor de p
Precipitação (mm)	94,06 ± 98,86	70,16 ± 84,28	0,00678
Temperatura da água (°C)	28,13 ± 2,41	27,67 ± 2,24	0,0199
Alcalinidade total (mg L ⁻¹)	45,50 ± 63,41	48,59 ± 74,04	0,595
Condutividade elétrica (µS cm ⁻¹)	2468,3± 6817,02	928,6 ± 1768,76	0.000225
Fósforo Total (mg L ⁻¹)	0,22 ± 0,2511	0,12 ± 0,22	0,0000071
Nitrato (mg L ⁻¹)	0,39 ± 1,08	0,09 ± 0,27	0,0000082
Amônia (mg L ⁻¹)	0,15 ± 0,41	0,11 ± 0,35	0,303
Oxigênio dissolvido (mg L ⁻¹)	7,82 ± 10,29	7,27 ± 2,44	0,399
pH	8,05 ± 0,69	8,23 ± 0,57	0,00191
Turbidez (NTU)	35,97 ± 80,96	55,84 ± 130,26	0,0566
Biomassa de cianobactérias (mg L ⁻¹)	0,21 ± 0,87	1,83 ± 4,13	0,00000208

Fonte: Elaborada pela autora, 2023.

Legenda: O “Valor de p” se refere à significância da GLM feita para cada variável.

Figura 5: Funções ajustadas para as variáveis preditoras mais importantes nos reservatórios (classificadas por porcentagem de influência relativa da esquerda para a direita) por modelos BRT relacionando variáveis ambientais e biológicas à biomassa de *C. furcoides*.



Fonte: Elaborada pela autora, 2023.

Nota: Foram mostradas mais de quatro variáveis na figura para que a explicabilidade da biomassa de cianobactérias fosse contemplada. Uma escala comum é usada no eixo vertical para todos os gráficos de cada tipo de ambiente. Os resultados para os rios não foram mostrados porque a BRT não foi explicativa para este tipo de ambiente.

7 DISCUSSÃO

Esse estudo identificou 18 novos registros de *C. furcoides* em ecossistemas aquáticos da região Nordeste do Brasil, sendo quatro deles em sistemas lóticos (rios) e 14 em sistemas lênticos (reservatórios), distribuídos entre três bacias hidrográficas do Estado da Paraíba (rio Paraíba, rio Piranhas e rio Mamanguape). Esse aumento do número de registros foi considerado a partir do número de registros publicados por um trabalho anterior, nesta mesma área de estudo (SEVERIANO et al., 2022), o que confirma a hipótese de que *C. furcoides* continua em processo de expansão na América do Sul, corroborando com Meichtry de Zaburlín et al., 2016.

A biomassa de *C. furcoides* em reservatórios foi significativamente maior do que a biomassa em rios. Em ambos os tipos de ambientes esta biomassa esteve abaixo do limite para desenvolvimento de florações (10 mg L^{-1} , nível alerta 2 da OMS, (OMS, 1995)), mas a maior dispersão (número de registros) e o aumento significativo da biomassa de *C. furcoides* em reservatórios corroboram com outros estudos que indicam que esta espécie se desenvolve melhor em ambientes lênticos e tem se expandido melhor entre as barragens (CASSOL et al., 2014; OLIVEIRA et al., 2021; MACÊDO et al., 2021a).

Esses ambientes são defendidos como trampolins para espécies invasoras (NASELLI-FLORES; MARRONE, 2019), uma vez que aumentam o efeito da área-alvo para essas espécies que, uma vez estabelecidas, podem chegar a novos ambientes através deste primeiro (SHIGESADA; KAWASAKI, 1997). Isso ocorre devido os impactos que esses ambientes sofrem desde a construção, através da conversão de rios de fluxo livre em águas estagnadas, ao uso diário, para atividades antrópicas, que facilitam a dispersão de invasores (JOHNSON et al., 2008; LATINI et al., 2016; ESSL et al., 2020).

Dentre as atividades antrópicas que ocorrem nesses ambientes, o uso recreativo intensivo dos reservatórios pode contribuir para sua conectividade, já que a movimentação de barcos entre os sistemas também é um vetor de disseminação de invasores (JOHNSON; PADILLA, 1996; HAVEL; STELZLENI-SCHWENT, 2000). Apesar de as formas de uso dos ambientes aquáticos não terem sido objetivo de investigação neste estudo, vale lembrar que os ecossistemas aqui amostrados são constantemente utilizados para atividades antrópicas, inclusive para recreação (AESA, 2023), o que pode estar relacionado ao maior aumento no número de registros

de *C. furcoides* não só nos reservatórios, mas também nos rios. Além disso, não podemos descartar a ação de dispersantes comuns do fitoplâncton, como o vento e outros animais, que possibilitam o aumento dessa expansão (PADISÁK et al., 2016), que também pode ser facilitada pelas características morfofisiológicas de resistência às variações ambientais que esta espécie possui (POLLINGHER, 1988; OLRİK, 1994).

A região estudada contém uma densa rede de reservatórios, que foram construídos principalmente para sanar problemas de escassez hídrica, característicos da região (LUNGUINHO; VIANA, 2007; DANTAS et al., 2020; AESA, 2023). Este cenário, apesar de positivo para população humana quanto à disponibilidade hídrica, é preocupante quanto à perspectiva de invasões por *C. furcoides*, uma vez que o papel facilitador dos reservatórios para as invasões pode atenuar à medida que a paisagem se torna saturada com mais ambientes invadidos, aumentando também o risco de invasão em outros ecossistemas aquáticos, através do encurtamento da distância entre eles (JOHNSON et al., 2008). Além disso, as mudanças na disponibilidade da água induzidas pelo clima e o aumento da demanda humana por água pode levar a construção de novos reservatórios, fornecendo mais oportunidades para que *C. furcoides* se espalhe ainda mais (PALMER et al., 2008; MACÊDO et al., 2021a).

Esse estudo também mostrou que a biomassa relativa de *C. furcoides* não chegou a ser abundante (foi menor que 2%) nos sistemas estudados (rios e reservatórios). Os ambientes de rios foram dominados pelo grupo denominado “outros”, enquanto que os reservatórios variaram em relação a dominância de cianobactérias e as demais algas. Como a biomassa das cianobactérias não foi explicativa para a variação da biomassa de *C. furcoides*, não é possível afirmar que as cianobactérias impedem a invasão de *C. furcoides*. Logo, essa é uma questão que precisa ser melhor investigada, seja através de dados de campo ou através de experimentos.

Quanto às variáveis abióticas, foi visto que o modelo utilizado explicou pouco a variação da biomassa fitoplanctônica, onde baixas concentrações de amônia, baixa turbidez, mananciais com menor volume hídrico e com baixas concentrações de fósforo total foram os melhores preditores para o aumento da biomassa de *C. fruoides*. Quanto às concentrações de nutrientes (amônia e fósforo) e a turbidez, este resultado contraria estudos anteriores que mostraram que *C. furcoides* se desenvolveu melhor em ambientes com altas concentrações de nutrientes e alta

turbidez, característicos de ambientes meso e eutróficos, onde geralmente se desenvolvem melhor (MATSUMURA-TUNDISI ET AL., 2010; BUSTAMANTE GIL et al., 2012; ALMANZA et al., 2016; CAVALCANTE et al., 2016; CAMPANELLI et al., 2016; PACHECO et al., 2021; MACÊDO et al., 2021).

Devido à baixa explicabilidade encontrada nesses resultados sobre as variáveis ambientais utilizadas, destaca-se a importância da adição, em trabalhos futuros, de outros fatores que não foram incluídos nesse estudo, tais como abióticos (físicos e químicos), como profundidade e área do reservatório, velocidade do vento, transparência da água e estado trófico dos ambientes estudados (PACHECO et al., 2021) ou bióticos, incluindo interações tróficas, por exemplo predação, como é o caso dos rotíferos *Asplanchna spp.*, conhecidos por predarem células de *Ceratium* em áreas nativas (POCIECHA; WILK-WOZNIAK, 2008) e invadidas (KAPPES et al., 2000).

Alertamos para a necessidade de manutenção do monitoramento desses sistemas, uma vez que os ambientes invadidos podem funcionar como uma “janela de oportunidade” para *C. furcoides* (CROSSETI et al., 2019; PACHECO et al., 2021), onde eventos de perturbação, que possam alterar as características físicas, químicas e biológicas da comunidade nativa, podem facilitar o crescimento do dinoflagelado (REYNOLDS et al., 1997). Esse crescimento pode inclusive ocorrer de maneira súbita, quando considerando a ativação de propágulos dormentes no sedimento do corpo d’água (CROSSETI et al., 2019; PACHECO et al., 2021).

Também alertamos para o número crescente de ambiente invadidos, uma vez que, tanto esse como a biomassa aqui observada, podem ser ainda maior do que o registrado, devido a própria amostragem (na subsuperfície da coluna d’água) que pode não ter abrangido sua abundância relativa total, uma vez que a presença de flagelos desta espécie permite sua migração para áreas mais profundas (STEFANIAK et al., 2007) onde a amostragem não alcançou, ou mesmo pela capacidade de formar cistos de resistência que podem eclodir no momento em que as condições se tornem favoráveis (POLLINGHER, 1988; OLRİK, 1994).

Por fim, dadas às previsões de mudanças climáticas e modificação dos ecossistemas para os próximos anos (DIEZ et al., 2012; MACÊDO et al., 2021a), que podem aumentar as possibilidades de invasões biológicas, os resultados colhidos nesse trabalho, somados ao conhecimento de fatores que podem impulsionar o aumento da biomassa de *C. furcoides* na região Nordeste do Brasil são de suma

importância para melhor compreensão sobre a vulnerabilidade (invasibilidade) de ambientes lóticos e lênticos neotropicais à invasão por esta espécie, possibilitando o direcionamento de políticas públicas e manejo adequado de áreas invadidas, evitando assim, possíveis impactos para esses ecossistemas, a qualidade da água e a economia e o bem-estar das populações humanas.

8 CONCLUSÃO

Este estudo contribui para o banco de dados de registro de bioinvasão por espécies aquáticas, mostrando o avanço dispersivo de *C. furcoides* em quatro rios e 14 reservatórios do Nordeste do Brasil, distribuídos em três bacias hidrográficas. O aumento do número de registros nesta região, assim como maior distribuição e biomassa em reservatórios confirma a primeira e segunda hipóteses levantadas aqui. Isso deve alertar gestores e pesquisadores para o monitoramento constante desses ambientes, principalmente por pertencerem a uma região que já enfrenta problemas relacionados a vulnerabilidade hídrica.

Apesar da alta dispersão, a biomassa de *C. furcoides* não chegou próximo ao limite determinado para formação de florações e não conseguiu tornar-se abundante sobre a comunidade fitoplanctônica desses ambientes. Esses resultados precisam ser cuidadosamente considerados, uma vez que a amostragem utilizada não inclui todos os compartimentos dos corpos d'água, bem como a espécie pode estar em forma de cisto de resistência durante o período de amostragem.

Por fim, não foi possível estabelecer variáveis ambientais (bióticas e abióticas) significativamente importantes para a dinâmica da biomassa de *C. furcoides* nesses ambientes. Sugerimos a realização de análises mais detalhadas, assim como a avaliação de condições climáticas e limnológicas adicionais para os dois tipos de ambientes, para que tenhamos melhores elucidaciones sobre o atual processo invasivo de *C. furcoides* nessa região e quais as opções de manejo adequadas, evitando danos graves ao meio ambiente e aos serviços ecossistêmicos.

REFERÊNCIAS

- ACCATTATIS, Victoria et al. Identifying invaders: the case of *Ceratium furcoides* (Gonyaulacales, Dinophyceae) in South America. **Journal of phycology**, v. 56, n. 5, p. 1362-1366, 2020.
- ADRIAN, Rita et al. Lakes as sentinels of climate change. **Limnology and oceanography**, v. 54, n. 6part2, p. 2283-2297, 2009.
- AESA. Agência Executiva de Gestão das Águas do Estado da Paraíba. 2023. **Volume dos açudes**. Disponível em: <<http://www.aesa.pb.gov.br/aesa-website/monitoramento/>>. Acesso em: jan. de 2023.
- ALMANZA, Viviana et al. Características morfológicas y limnológicas de las floraciones de *Ceratium furcoides* (Dinophyta) en un lago somero de Chile Central. **Limnetica**, v. 35, n. 1, p. 253-268, 2016.
- ALVARES, Clayton Alcarde et al. Köppen's climate classification map for Brazil. **Meteorologische zeitschrift**, v. 22, n. 6, p. 711-728, 2013.
- AMORIM, Cihelio Alves; DO NASCIMENTO MOURA, Ariadne. Ecological impacts of freshwater algal blooms on water quality, plankton biodiversity, structure, and ecosystem functioning. **Science of the Total Environment**, v. 758, p. 143605, 2021.
- ANDERSON, Marti J.; MILLAR, Russell B. Spatial variation and effects of habitat on temperate reef fish assemblages in northeastern New Zealand. **Journal of experimental marine biology and ecology**, v. 305, n. 2, p. 191-221, 2004.
- APHA (American Public Health Association), **Standard Methods for the Examination of Water and Wastewater**, 21 Ed. Washington, DC, 1200 p. 2012.
- BARBOSA, Jose Etham de Lucena et al. Impacts of inter-basin water transfer on the water quality of receiving reservoirs in a tropical semi-arid region. **Hydrobiologia**, v. 848, p. 651-673, 2021.
- BARBOSA, José Etham de Lucena et al. Aquatic systems in semi-arid Brazil: limnology and management. **Acta Limnologica Brasiliensia**, v. 24, p. 103-118, 2012.
- BELLARD, Céline; CASSEY, Phillip; BLACKBURN, Tim M. Alien species as a driver of recent extinctions. **Biology letters**, v. 12, n. 2, p. 20150623, 2016.
- BIGGS, Jeremy; VON FUMETTI, S.; KELLY-QUINN, M. The importance of small waterbodies for biodiversity and ecosystem services: implications for policy makers. **Hydrobiologia**, v. 793, p. 3-39, 2017.
- BLACKBURN, Tim M. et al. A proposed unified framework for biological invasions. **Trends in ecology & evolution**, v. 26, n. 7, p. 333-339, 2011.
- BORDET, Facundo; FONTANARROSA, María Soledad; O'FARRELL, Ines. Influence of light and mixing regime on bloom-forming phytoplankton in a subtropical reservoir. **River Research and Applications**, v. 33, n. 8, p. 1315-1326, 2017.

- BULLERI, Fabio et al. Propagule composition regulates the success of an invasive seaweed across a heterogeneous seascape. **Journal of Ecology**, v. 108, n. 3, p. 1061-1073, 2020.
- BUSTAMANTE GIL, Carolina et al. Spatial and temporal change characterization of *Ceratium furcoides* (Dinophyta) in the equatorial reservoir Riogrande II, Colombia. **Acta Limnologica Brasiliensia**, v. 24, p. 207-219, 2012.
- CAMPANELLI, L. C. et al. Record of the occurrence of dinoflagellate *Ceratium furcoides* in a fish farming lake located in the countryside of São Carlos (SP, Brazil). **Brazilian Journal of Biology**, v. 77, p. 426-427, 2016.
- CARLTON, James T. Transoceanic and interoceanic dispersal of coastal marine organisms: the biology of ballast water. **Oceanography and marine biology, an Annual review**, v. 23, p. 313-371, 1985.
- CASSEY, Phillip et al. Dissecting the null model for biological invasions: A meta-analysis of the propagule pressure effect. **PLoS biology**, v. 16, n. 4, p. e2005987, 2018.
- CASSOL, A. P. V. et al. First record of a bloom of the invasive species *Ceratium furcoides* (Levander) Langhans 1925 in Rio Grande do Sul state, Brazil. **Brazilian Journal of Biology**, v. 74, p. 515-517, 2014.
- CASTELLO, Leandro et al. The vulnerability of Amazon freshwater ecosystems. **Conservation letters**, v. 6, n. 4, p. 217-229, 2013.
- CATFORD, Jane A. et al. Traits linked with species invasiveness and community invasibility vary with time, stage and indicator of invasion in a long-term grassland experiment. **Ecology Letters**, v. 22, n. 4, p. 593-604, 2019.
- CAVALCANTE, Kaoli Pereira et al. First record of expansive *Ceratium Schrank, 1793* species (Dinophyceae) in Southern Brazil, with notes on their dispersive patterns in Brazilian environments. **Check List**, v. 9, n. 4, p. 862-866, 2013.
- CAVALCANTE, Kaoli Pereira et al. Towards a comprehension of *Ceratium* (Dinophyceae) invasion in Brazilian freshwaters: autecology of *C. furcoides* in subtropical reservoirs. **Hydrobiologia**, v. 771, p. 265-280, 2016.
- CONI, Ericka OC et al. Modeling abundance, growth, and health of the solitary coral *Scolymia wellsi* (Mussidae) in turbid SW Atlantic coral reefs. **Marine biology**, v. 164, p. 1-15, 2017.
- CORRÊA, Raphael Ferreira et al. First report of the invasive *Ceratium furcoides* (dinoflagellate) in Paracambi Reservoir, Rio de Janeiro: Risks to the world's largest domestic water treatment plant. **Lakes & Reservoirs: Research & Management**, v. 27, n. 2, p. e12400, 2022.
- CREMONA, Fabien et al. How warming and other stressors affect zooplankton abundance, biomass and community composition in shallow eutrophic lakes. **Climatic Change**, v. 159, p. 565-580, 2020.

CROSSETTI, Luciane Oliveira et al. Phytoplankton species interactions and invasion by *Ceratium furcoides* are influenced by extreme drought and water-hyacinth removal in a shallow tropical reservoir. **Hydrobiologia**, v. 831, p. 71-85, 2019.

DANTAS, José Carlos; DA SILVA, Richarde Marques; SANTOS, Celso Augusto Guimarães. Drought impacts, social organization, and public policies in northeastern Brazil: a case study of the upper Paraíba River basin. **Environmental monitoring and assessment**, v. 192, p. 1-21, 2020.

DESCY, J.-P. et al. Identifying the factors determining blooms of cyanobacteria in a set of shallow lakes. **Ecological Informatics**, v. 34, p. 129-138, 2016.

DIDHAM, Raphael K. et al. Are invasive species the drivers of ecological change?. **Trends in ecology & evolution**, v. 20, n. 9, p. 470-474, 2005.

DIEZ, Jeffrey M. et al. Will extreme climatic events facilitate biological invasions?. **Frontiers in Ecology and the Environment**, v. 10, n. 5, p. 249-257, 2012.

DUKES, Jeffrey S.; MOONEY, Harold A. Does global change increase the success of biological invaders?. **Trends in ecology & evolution**, v. 14, n. 4, p. 135-139, 1999.

ELITH, Jane; LEATHWICK, John R.; HASTIE, Trevor. A working guide to boosted regression trees. **Journal of animal ecology**, v. 77, n. 4, p. 802-813, 2008.

ELTON, C. S. *The Ecology of Invasions by Animals and Plants* Chapman & Hall. **New York**, 1958.

ESSL, Franz et al. Drivers of future alien species impacts: An expert-based assessment. **Global Change Biology**, v. 26, n. 9, p. 4880-4893, 2020.

FRANCISCO, Paulo Roberto Megna et al. Classificação climática de Köppen e Thornthwaite para o estado da Paraíba. **Revista Brasileira de Geografia Física**, v. 8, n. 4, p. 1006-1016, 2015.

FRIEDMAN, Jerome H. Stochastic gradient boosting. **Computational statistics & data analysis**, v. 38, n. 4, p. 367-378, 2002.

FRIEDMAN, Jerome; HASTIE, Trevor; TIBSHIRANI, Robert. Additive logistic regression: a statistical view of boosting (with discussion and a rejoinder by the authors). **The annals of statistics**, v. 28, n. 2, p. 337-407, 2000.

GALARCE, Luciano Caputo et al. A new record of the non indigenous freshwater jellyfish *Craspedacusta sowerbii* Lankester, 1880 (Cnidaria) in Northern Patagonia (40 S, Chile). **BiolInvasions Records**, v. 2, n. 4, p. 263-270, 2013.

GUILLEMAUD, Thomas et al. Biological invasions in agricultural settings: insights from evolutionary biology and population genetics. **Comptes rendus biologies**, v. 334, n. 3, p. 237-246, 2011.

HANSON, C. A. Microbial biogeography. **International Encyclopedia of Geography: People, the Earth, Environment and Technology: People, the Earth, Environment and Technology**, p. 1-6, 2016.

HAVEL, John E. et al. Aquatic invasive species: challenges for the future. **Hydrobiologia**, v. 750, p. 147-170, 2015.

HAVEL, John E.; STELZLENI-SCHWENT, Jennifer. Zooplankton community structure: the role of dispersal. **Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie: Verhandlungen**, v. 27, n. 5, p. 3264-3268, 2000.

HICKEL, Barbara. Sexual reproduction and life cycle of *Ceratium furcoides* (Dinophyceae) in situ in the lake Plußsee (FR). **Flagellates in Freshwater Ecosystems**, p. 41-48, 1988.

HIJMANS, Robert J. et al. Package 'dismo'. **Circles**, v. 9, n. 1, p. 1-68, 2017.

HILLEBRAND, Helmut et al. Biovolume calculation for pelagic and benthic microalgae. **Journal of phycology**, v. 35, n. 2, p. 403-424, 1999.

HILLEBRAND, Helmut et al. Biovolume calculation for pelagic and benthic microalgae. **Journal of phycology**, v. 35, n. 2, p. 403-424, 1999.

HILT, Sabine et al. Translating regime shifts in shallow lakes into changes in ecosystem functions and services. **BioScience**, v. 67, n. 10, p. 928-936, 2017.

HOLLE, Betsy Von; SIMBERLOFF, Daniel. Ecological resistance to biological invasion overwhelmed by propagule pressure. **Ecology**, v. 86, n. 12, p. 3212-3218, 2005.

HUGHES, MARTINY JB. Microbial biogeography: putting microorganisms on the map. **Nature Rev. Micro.**, v. 4, p. 102-112, 2006.

JAMES, Gareth et al. **An introduction to statistical learning**. New York: springer, 2013.

JATI, S. et al. First record of the occurrence of *Ceratium furcoides* (Levander) Langhans (Dinophyceae) in the Upper Paraná River Floodplain (PR/MS), Brazil. **Brazilian Journal of Biology**, v. 74, p. S235-S236, 2014.

JOHNSON, Ladd E.; PADILLA, Dianna K. Geographic spread of exotic species: ecological lessons and opportunities from the invasion of the zebra mussel *Dreissena polymorpha*. **Biological conservation**, v. 78, n. 1-2, p. 23-33, 1996.

JOHNSON, Pieter TJ; OLDEN, Julian D.; VANDER ZANDEN, M. Jake. Dam invaders: impoundments facilitate biological invasions into freshwaters. **Frontiers in Ecology and the Environment**, v. 6, n. 7, p. 357-363, 2008.

JOVEM-AZEVEDO, Daniele et al. Modelling the abundance of a non-native mollusk in tropical semi-arid reservoirs. **Hydrobiologia**, p. 1-15, 2022.

KAŠTOVSKÝ, Jan et al. A review of the alien and expansive species of freshwater cyanobacteria and algae in the Czech Republic. **Biological invasions**, v. 12, p. 3599-3625, 2010.

KELLER, Reuben P.; MASOODI, Ather; SHACKLETON, Ross T. The impact of invasive aquatic plants on ecosystem services and human well-being in Wular Lake, India. **Regional environmental change**, v. 18, p. 847-857, 2018.

KOMÁREK, J.; ANAGNOSTIDIS, K. Cyanoprokaryota 1. Teil: Chroococcales. Süßwasserflora von Mitteleuropa 19/1. **Stuttgart: Fisher**, 1999.

KOMÁREK, Jiri. Das Phytoplankton des Süßwassers. Systematik und Biologie. 7. Teil, 1. Hälfte. Chlorophyceae (Grünalgen). Ordnung Chlorococcales. **Die Binnengewässer**, v. 16, p. 1-1044, 1983.

KRAMMER, K. Bacillariophyceae 4. Teil: Achnantheaceae, Kritische Ergänzungen zu Navicula (Lineolatae) und Gomphonema. **Subwasserflora von Mitteleuropa**, v. 2, 1991a.

KRAMMER, K. Teil: Centrales, Fragilariaceae, Eunotiaceae. **Süßwasserflora von Mitteleuropa. Bacillariophyceae**, v. 3, p. 576, 1991b.

LATINI, Anderson Oliveira et al. (Ed.). **Espécies exóticas invasoras de águas continentais no Brasil**. Ministério do Meio Ambiente, 2016.

LEVINE, Jonathan M.; D'ANTONIO, Carla M. Elton revisited: a review of evidence linking diversity and invasibility. **Oikos**, p. 15-26, 1999.

LITCHMAN, Elena. Invisible invaders: non-pathogenic invasive microbes in aquatic and terrestrial ecosystems. **Ecology letters**, v. 13, n. 12, p. 1560-1572, 2010.

LOBO, E.; LEIGHTON, G. Estructuras comunitarias de las fitocenosis planctónicas de los sistemas de desembocaduras de ríos y esteros de la zona central de Chile. **Rev. Biol. Mar**, v. 22, n. 1, p. 1-29, 1986.

LOCKWOOD, Julie L.; CASSEY, Phillip; BLACKBURN, Tim. The role of propagule pressure in explaining species invasions. **Trends in ecology & evolution**, v. 20, n. 5, p. 223-228, 2005.

Long-term dynamics of *Asplanchna priodonta* in Lake Windsborn with comments on the diet. **Hydrobiologia**, v. 432, p. 91-100, 2000.

LOWE, Sarah et al. **100 of the world's worst invasive alien species: a selection from the global invasive species database**. Auckland: Invasive Species Specialist Group, 2000.

LUNGUINHO, Lairton Lopes; VIANNA, Pedro Costa Guedes. Domínio Territorial do Abastecimento de Água na Paraíba: Municipalização X Estadualização. **João Pessoa-PB**, v. 67, 2007.

MACÊDO, Rafael L. et al. The global social-economic dimension of biological invasions by plankton: Grossly underestimated costs but a rising concern for water quality benefits?. **Water Research**, v. 222, p. 118918, 2022.

MACÊDO, Rafael Lacerda et al. Climate and landscape changes enhance the global spread of a bloom-forming dinoflagellate related to fish kills and water quality deterioration. **Ecological Indicators**, v. 133, p. 108408, 2021a.

MACÊDO, Rafael Lacerda et al. Spreading of the invasive dinoflagellate *Ceratium furcoides* (Levander) Langhans throughout the Paraíba do Sul ecoregion, South America, Brazil. **Limnetica**, v. 40, n. 2, p. 233-246, 2021c.

MACÊDO, Rafael Lacerda et al. The drifting dinoflagellate *Ceratium furcoides* (Levander) Langhans 1925: fundamental niche shift during global invasion. **Hydrobiologia**, v. 848, p. 2105-2117, 2021b.

MALLON, Cyrus Alexander; VAN ELSAS, Jan Dirk; SALLES, Joana Falcão. Microbial invasions: the process, patterns, and mechanisms. **Trends in microbiology**, v. 23, n. 11, p. 719-729, 2015.

MANZOOR, Syed Amir; GRIFFITHS, Geoffrey; LUKAC, Martin. Land use and climate change interaction triggers contrasting trajectories of biological invasion. **Ecological Indicators**, v. 120, p. 106936, 2021.

MARGALEF, R. **Limnología**. Barcelona: Omega, 1983.

MATSUMURA-TUNDISI, T. et al. Occurrence of *Ceratium furcoides* (Levander) Langhans 1925 bloom at the Billings Reservoir, São Paulo State, Brazil. **Brazilian Journal of Biology**, v. 70, p. 825-829, 2010.

MCGEOCH, Melodie A. et al. Global indicators of biological invasion: species numbers, biodiversity impact and policy responses. **Diversity and Distributions**, v. 16, n. 1, p. 95-108, 2010.

MEICHTRY DE ZABURLIN, Norma et al. Potential distribution of the invasive freshwater dinoflagellate *Ceratium furcoides* (Levander) Langhans (Dinophyta) in South America. **Journal of Phycology**, v. 52, n. 2, p. 200-208, 2016.

MEICHTRY DE ZABURLIN, Norma et al. Primer registro del dinoflagelado invasor *Ceratium furcoides* (Levander) Langhans 1925 en la Argentina y su distribución en el área de influencia del Embalse Yacyretá (río Paraná, Argentina-Paraguay). **Limnetica**, v. 33, n. 1, p. 153-160, 2014.

MOESTRUP, Øjvind; CALADO, António J. **Süßwasserflora von Mitteleuropa, Bd. 6-Freshwater Flora of Central Europe, Vol. 6: Dinophyceae**. Springer-Verlag, 2018.

MORALES, Eduardo A. Floración de *Ceratium furcoides* (Levander) Langhans (Dinoflagellata, Dinophyceae) en la represa de La Angostura, Cochabamba, Bolivia. **Acta Nova**, v. 7, n. 4, p. 389-398, 2016.

MOREIRA, Raquel Aparecida et al. First record of *Ceratium furcoides* (Dinophyta), an invasive species, in a temporary high-altitude lake in the Iron Quadrangle (MG, Southeast Brazil). **Brazilian Journal of Biology**, v. 75, p. 98-103, 2015.

MOYLE, Peter B.; LIGHT, Theo. Biological invasions of fresh water: empirical rules and assembly theory. **Biological conservation**, v. 78, n. 1-2, p. 149-161, 1996.

NASELLI-FLORES, Luigi; MARRONE, Federico. Different invasibility of permanent and temporary waterbodies in a semiarid Mediterranean Island. **Inland Waters**, v. 9, n. 4, p. 411-421, 2019.

NEWMAN, Steven P. et al. Reef flattening effects on total richness and species responses in the Caribbean. **Journal of Animal Ecology**, v. 84, n. 6, p. 1678-1689, 2015.

OLIVEIRA, Carlos Yure B. et al. Temporal occurrence of *Ceratium furcoides* (Dinophyceae: Ceratiaceae) during an extreme drought season in Pernambuco state, Northeast Brazil. **Rodriguésia**, v. 72, 2021.

OLIVEIRA, Helton Soriano; MOURA, Ariadne; CORDEIRO-ARAÚJO, Micheline. First record of *Ceratium Schrank*, 1973 (Dinophyceae: Ceratiaceae) in freshwater ecosystems in the semiarid region of Brazil. **Check List**, v. 7, n. 5, p. 626-628, 2011.

OLRIK, Kirsten. **Phytoplankton-Ecology: Determining factors for the distribution of phytoplankton in freshwater and the sea**. Ministry of the Environment, Danish Environmental Protection Agency, 1994..

OMS, Geneva. **Guías para la calidad del agua potable**. v. 1: Recomendaciones.-v. 3: Vigilancia y control de los abastecimientos de agua a la comunidad. 1995.

PACHECO, Juan Pablo et al. Invasion of *Ceratium furcoides* in subtropical lakes in Uruguay: Environmental drivers and fish kill record during its bloom. **Biological Invasions**, v. 23, n. 11, p. 3597-3612, 2021.

PADISÁK, Judit; VASAS, Gábor; BORICS, Gábor. Phycogeography of freshwater phytoplankton: traditional knowledge and new molecular tools. **Hydrobiologia**, v. 764, p. 3-27, 2016.

PATHAK, Devanshi et al. Hourly prediction of phytoplankton biomass and its environmental controls in lowland rivers. **Water Resources Research**, v. 57, n. 3, p. e2020WR028773, 2021.

PEJCHAR, Liba; MOONEY, Harold A. Invasive species, ecosystem services and human well-being. **Trends in ecology & evolution**, v. 24, n. 9, p. 497-504, 2009.

PETSCH, Danielle Katharine et al. Invasive potential of golden and zebra mussels in present and future climatic scenarios in the new world. **Hydrobiologia**, v. 848, p. 2319-2330, 2021.

POCIECHA, Agnieszka; WILK-WOŹNIAK, Elżbieta. Comments on the diet of (*Gosse*, 1850) in the Dobczycki dam reservoir on the basis of field sample

observations. **Oceanological and Hydrobiological Studies**, v. 37, n. 3, p. 63-69, 2008.

POLLINGHER, U. Freshwater armored dinoflagellates: growth, reproduction strategies, and population dynamics. **Growth and reproductive strategies of freshwater phytoplankton**, p. 134-174, 1988.

POPOVSKY, J.; PFIESTER, L. A. **Dinophyceae (Dinoflagellida)**. G. Fischer, 1990a.

POPOVSKY, Jiri; PFIESTER, L. A. Süßwasserflora von Mitteleuropa, Bd. 6: Dinophyceae (Dinoflagellida). **Book in German]. Spektrum Akademischer Verlag**, 1990b.

PRESCOTT, Gerald W.; VINYARD, W. C.; BICUDO, Carlos E. de M. **Desmidiaceae: Placodermae, Section 4**. University of Nebraska press, 1982.

PYŠEK, Petr et al. Scientists' warning on invasive alien species. **Biological Reviews**, v. 95, n. 6, p. 1511-1534, 2020.

PYŠEK, Petr; RICHARDSON, David M. Invasive species, environmental change and management, and health. **Annual review of environment and resources**, v. 35, p. 25-55, 2010.

R CORE TEAM (2023). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL:< <https://www.R-project.org/>>.

RAMÍREZ RESTREPO, John Jairo; GUTIÉRREZ VANEGAS, Fernando León; VARGAS, Alexander. Respuesta de la comunidad fitoplanctónica a experimentos de eutroficación artificial realizados en la represa La Fe, El Retiro, Antioquia, Colombia. **Caldasia**, v. 27, n. 1, p. 103-115, 2005.

REYNOLDS, C. S.; IRISH, A. E. Modelling phytoplankton dynamics in lakes and reservoirs: the problem of in-situ growth rates. **Hydrobiologia**, v. 349, p. 5-17, 1997.

RIBEIRO, Karine Felix; DUARTE, Leandro; CROSSETTI, Luciane Oliveira. Everything is not everywhere: a tale on the biogeography of cyanobacteria. **Hydrobiologia**, v. 820, p. 23-48, 2018.

RICHARDSON, David M. et al. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. **Diversity and distributions**, v. 6, n. 2, p. 93-107, 2000.

RICHARDSON, David M.; PYŠEK, Petr. Plant invasions: merging the concepts of species invasiveness and community invasibility. **Progress in physical geography**, v. 30, n. 3, p. 409-431, 2006.

ROSS, J. Práticas de Ecología. pp.181. Barcelona: **Ediciones Omega**, 1979.

SALUSSO, María Mónica; MORAÑA, Liliana B. Fitoplancton de dos embalses de la Provincia de Salta. **Lhawet**, v. 4, n. 1, p. 33-39, 2015.

SANTOS-WISNIEWSKI, M. J. et al. First record of the occurrence of *Ceratium furcoides* (Levander) Langhans 1925, an invasive species in the hydroelectricity power plant Furnas Reservoir, MG, Brazil. **Brazilian Journal of Biology**, v. 67, p. 791-793, 2007.

SEVERIANO, Juliana dos Santos et al. Invasion of the dinoflagellate *Ceratium furcoides* (Levander) Langhans 1925 in South America: record of the pattern of expansion and persistence in tropical reservoirs in Northeastern Brazil. **Biological Invasions**, v. 24, n. 1, p. 217-233, 2022.

SHIGESADA, Nanako; KAWASAKI, Kohkichi. **Biological invasions: theory and practice**. Oxford University Press, UK, 1997.

SHRESTHA, Uttam Babu; SHRESTHA, Bharat Babu. Climate change amplifies plant invasion hotspots in Nepal. **Diversity and Distributions**, v. 25, n. 10, p. 1599-1612, 2019.

SILVA, Lidiane Cristina da et al. Invasion of the dinoflagellate *Ceratium furcoides* (Levander) Langhans 1925 at tropical reservoir and its relation to environmental variables. **Biota Neotropica**, v. 12, p. 93-100, 2012.

SILVA, Luiza Nicoleite da et al. Invasion and establishment of *Ceratium furcoides* (Dinophyceae) in an urban lake in Porto Alegre, RS, Brazil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 33, p. 654-663, 2019.

SILVA, Weliton José da et al. Expansion of invasive *Ceratium furcoides* (Dinophyta) toward north-central Brazil: new records in tropical environments. **Acta Limnologica Brasiliensia**, v. 30, 2018.

SIMBERLOFF, Daniel. The politics of assessing risk for biological invasions: the USA as a case study. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 20, n. 5, p. 216-222, 2005.

SIMBERLOFF, Daniel. The role of propagule pressure in biological invasions. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 40, p. 81-102, 2009.

SMALLEY, Gabriela W.; COATS, D. Wayne. Ecology of the red-tide dinoflagellate *Ceratium furca*: distribution, mixotrophy, and grazing impact on ciliate populations of Chesapeake Bay. **Journal of Eukaryotic Microbiology**, v. 49, n. 1, p. 63-73, 2002.

SMALLEY, Gabriela Wiederkehr. Mixotrophy in the red-tide dinoflagellate *Ceratium furca*, with emphasis on feeding biology and ecology. 2003.

STACHOWICZ, John J. et al. Linking climate change and biological invasions: ocean warming facilitates nonindigenous species invasions. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 99, n. 24, p. 15497-15500, 2002.

STEFANIAK, K.; GOLDYN, R.; KOWALCZEWSKA-MADURA, K. Changes of summer phytoplankton communities in Lake Swarzedzkie in the 2000-2003 period. **Oceanological and Hydrobiological Studies**, n. 36, 2007.

STEFANIDIS, Konstantinos et al. Delineating the relative contribution of climate related variables to chlorophyll-a and phytoplankton biomass in lakes using the ERA5-Land climate reanalysis data. **Water research**, v. 196, p. 117053, 2021.

SUKENIK, Assaf et al. Invasion of Nostocales (cyanobacteria) to subtropical and temperate freshwater lakes—physiological, regional, and global driving forces. **Frontiers in microbiology**, v. 3, p. 86, 2012.

VANDERLEY, Rayane F. et al. Abiotic factors driving cyanobacterial biomass and composition under perennial bloom conditions in tropical latitudes. **Hydrobiologia**, v. 848, p. 943-960, 2021.

VERMEIJ, Geerat J. An agenda for invasion biology. **Biological conservation**, v. 78, n. 1-2, p. 3-9, 1996.

VILÀ, Montserrat; HULME, Philip E. Non-native species, ecosystem services, and human well-being. **Impact of biological invasions on ecosystem services**, p. 1-14, 2017.

VILLABONA-GONZÁLEZ, Silvia L. et al. Rotifer biomass of two reservoirs with different trophic states (Antioquia, Colombia) and its relationship with some limnological variables. **Actualidades Biológicas**, v. 36, n. 101, p. 149-162, 2014.

WETZEL, Robert G. et al. Composition and biomass of phytoplankton. **Limnological analyses**, p. 147-174, 2000.

WONHAM, Marjorie J. et al. Fish and ships: relating dispersal frequency to success in biological invasions. **Marine Biology**, v. 136, p. 1111-1121, 2000.

ZENNI, Rafael D.; NUÑEZ, Martin A. The elephant in the room: the role of failed invasions in understanding invasion biology. **Oikos**, v. 122, n. 6, p. 801-815, 2013.