



UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DO SEMI-ÁRIDO
PRÓ-REITORIA DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO

OZELITA EMÍDIA DE SOUSA MORAIS

**PADRÕES E PROCESSOS DE DIVERSIDADE BETA DE ASSEMBLEIAS DE
MACRÓFITAS EM UM RIO TROPICAL INTERMITENTE AO LONGO DO
REGIME HIDROLÓGICO.**

MOSSORÓ

2018

OZELITA EMÍDIA DE SOUSA

**PADRÕES E PROCESSOS DE DIVERSIDADE BETA DE ASSEMBLEIAS DE
MACRÓFITAS EM UM RIO TROPICAL INTERMITENTE AO LONGO DO
REGIME HIDROLÓGICO.**

Dissertação apresentada ao Mestrado
do Programa de Pós-Graduação em
Ecologia e Conservação da
Universidade Federal Rural do
Semiárido como requisito para
obtenção do título de Mestre.

Linha de Pesquisa: Ecologia e
Conservação de Ecossistemas
Aquáticos.

Orientador: Prof. Dr. Rodrigo
Fernandes - UFERSA

MOSSORÓ

2018

© Todos os direitos estão reservados a Universidade Federal Rural do Semi-Árido. O conteúdo desta obra é de inteira responsabilidade do (a) autor (a), sendo o mesmo, passível de sanções administrativas ou penais, caso sejam infringidas as leis que regulamentam a Propriedade Intelectual, respectivamente, Patentes: Lei nº 9.279/1996 e Direitos Autorais: Lei nº 9.610/1998. O conteúdo desta obra tomar-se-á de domínio público após a data de defesa e homologação da sua respectiva ata. A mesma poderá servir de base literária para novas pesquisas, desde que a obra e seu (a) respectivo (a) autor (a) sejam devidamente citados e mencionados os seus créditos bibliográficos.

M861p Moraes, Ozelita Emídia de Sousa.
 Padrões e processos de diversidade beta de
 assembleias de macrófitas em um rio tropical
 intermitente ao longo do regime hidrológico /
 Ozelita Emídia de Sousa Moraes. - 2018.
 31 f. : il.

 Orientador: Rodrigo Fernandes.
 Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal
 Rural do Semi-árido, Programa de Pós-graduação em
 Ecologia e Conservação, 2018.

 1. Ciclo hidrológico. 2. Rios intermitentes. 3.
 Turnover. 4. Diversidade beta. I. Fernandes,
 Rodrigo, orient. II. Título.

O serviço de Geração Automática de Ficha Catalográfica para Trabalhos de Conclusão de Curso (TCC's) foi desenvolvido pelo Instituto de Ciências Matemáticas e de Computação da Universidade de São Paulo (USP) e gentilmente cedido para o Sistema de Bibliotecas da Universidade Federal Rural do Semi-Árido (SISBI-UFERSA), sendo customizado pela Superintendência de Tecnologia da Informação e Comunicação (SUTIC) sob orientação dos bibliotecários da instituição para ser adaptado às necessidades dos alunos dos Cursos de Graduação e Programas de Pós-Graduação da Universidade.

OZELITA EMÍDIA DE SOUSA

**PADRÕES E PROCESSOS DE DIVERSIDADE BETA DE ASSEMBLEIAS DE
MACRÓFITAS EM UM RIO TROPICAL INTERMITENTE AO LONGO DO
REGIME HIDROLÓGICO.**

Dissertação apresentada ao Mestrado
do Programa de Pós-Graduação em
Ecologia e Conservação da
Universidade Federal Rural do
Semiárido como requisito para
obtenção do título de Mestre.

Linha de Pesquisa: Ecologia e
Conservação de Ecossistemas
Aquáticos.

Defendida em: 07 / Agosto / 2 018.

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. Rodrigo Fernandes
Presidente - UFERSA

Prof. Dr. Gustavo Henrique Gonzaga da Silva
Membro interno - UFERSA

Prof. Dra. Eveline de Almeida Ferreira
Membro externo - UFERSA

DEDICO

Aos meus pais Esaú e Naide, ao meu marido
Éverton, minha filha Nena e aos meus irmãos
Emídio e Diana, que sempre me incentivaram
e acreditaram em mim, vocês são minha
fortaleza!

AGRADECIMENTOS

À UNIVERDIDADE FEDERAL RURAL DO SEMIÁRIDO – UFERSA.

Ao meu professor de graduação e orientador de pós-graduação, Rodrigo Fernandes por cada segundo que dedicou à minha formação profissional. Pelo conhecimento acadêmico e de vida que foram fundamentais para o meu crescimento nesses últimos anos. Obrigada pela paciência, pelos conselhos, pela compreensão, pelo estímulo e especialmente pela amizade.

Ao professor Gustavo Henrique pela imensurável contribuição para realização desse estudo, bem como pelas considerações relativas à qualificação, que foram de suma importância para a melhoria do trabalho

À professora Eveline Ferreira por todas as sugestões feitas durante a qualificação para melhoria e enriquecimento desse trabalho.

À professora e amiga Milena pela oportunidade de amadurecimento acadêmico e por todos os conhecimentos compartilhados.

À minha grande amiga Elissandra Souza que mesmo de longe se manteve perto, e foi fiel nos momentos de dúvidas e incertezas que se fizeram presente em alguns momentos.

Aos meus velhos e novos amigos Hudson, Vinicio, Alcéster e Camila que foram fundamentais em momentos tão importantes e, me ajudaram cada um à sua maneira para finalizar esse trabalho que eu sempre chamei de sonho!

RESUMO

A intermitência dos rios do semiárido brasileiro é uma das principais características atribuídas à irregularidade pluviométrica da região. Isto desencadeia flutuações nas condições ambientais e espaciais e, conseqüentemente, deve influenciar a variação na composição de espécies de macrófitas no espaço e tempo. O objetivo desse estudo foi investigar a influência dos processos espaciais e ambientais na diversidade beta de assembleias de macrófitas de habitats permanentes de um rio intermitente do semiárido brasileiro ao longo do regime hidrológico. Mais especificamente, foi realizada uma comparação entre os níveis de diversidade beta entre um período seco e um úmido. O estudo foi conduzido em 16 ambientes aquáticos permanentes distribuídos longitudinalmente no canal principal do rio no período de novembro de 2007 e maio de 2008. Construiu-se uma matriz de incidência (presença e ausência) para representar a composição específica das assembleias de cada ponto de amostragem em ambas estações hidrológicas. Foram selecionadas variáveis ambientais relacionadas às condições e recursos limitantes para espécies de macrófitas e a partir disso foi construída uma matriz com valores médios de cada variável em cada ponto de amostragem. As medidas de latitude e longitude dos pontos de amostragem foram utilizadas para construir uma matriz com a distância geográfica (km) entre os pontos de amostragem e o índice de dissimilaridade de Jaccard (β_{JAC}) para quantificar as mudanças espaciais na composição das assembleias de macrófitas em cada estação hidrológica, uma análise de variância multivariada com permutações foi realizada para testar diferenças nos índices de dissimilaridade entre as estações hidrológicas e identificar mudanças temporais na composição das assembleias. O teste de Mantel avaliou as correlações entre as matrizes ambiental e espacial e as matrizes de dissimilaridade de espécies. Durante o período de estudo foram identificadas 31 espécies de macrófitas, e na estação seca, o número médio de espécies por ponto de amostragem foi significativamente maior do que no período úmido. Por fim, os resultados demonstram que os padrões longitudinais de dissimilaridade das assembleias de macrófitas do rio Apodi/Mossoró são caracterizados por um elevado *turnover* de espécies e a atuação de diferentes processos ecológicos moldam a composição de assembleias locais de macrófitas do rio intermitente ao longo do regime hidrológico.

Palavras-chave: Ciclo hidrológico, rios intermitentes, *turnover*, diversidade beta

ABSTRACT

The intermittence of the rivers of the Brazilian semi-arid is one of the main characteristics attributed to the rainfall irregularity of the region. This triggers fluctuations in environmental and spatial conditions and, consequently, must influence the composition variation of species of macrophytes in space and time. The objective of this study was to investigate the influence of spatial and environmental processes on the beta diversity of macrophyte assemblages from permanent habitats of an intermittent river of the Brazilian semiarid region along the hydrological regime. More specifically, a comparison was made between levels of beta diversity between a dry and wet period. The study was conducted in 16 permanent aquatic environments distributed longitudinally in the main channel of the river in the period of November 2007 and May 2008. An incidence matrix (presence and absence) was constructed to represent the specific composition of the assemblies of each point of sampling in both hydrological stations. Environmental variables related to limiting conditions and resources for macrophyte species were selected and from this a matrix was constructed with mean values of each variable at each sampling point. The latitude and longitude measurements of the sampling points were used to construct a matrix with the geographical distance (km) between the sampling points and the Jaccard dissimilarity index ($\beta -JJ$) to quantify the spatial changes in the composition of the assemblies of macrophytes at each hydrological station, a multivariate analysis of variances with permutations was performed to test differences in the dissimilarity indexes between the hydrological stations and to identify temporal changes in the composition of the assemblies. The Mantel test evaluated the correlations between environmental and spatial matrices and species dissimilarity matrices. During the study period 31 species of macrophytes were identified, and in the dry season the average number of species per sampling point was significantly higher than in the wet period. Finally, the results demonstrate that the longitudinal patterns of dissimilarity of the macrophyte assemblages of the Apodi / Mossoró River are characterized by a high turnover of species and the performance of different ecological processes shape the composition of local assemblages of macrophytes from intermittent river to the hydrological regime.

Keywords: Hydrological cycle, intermittent rivers, turnover, beta diversity

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 - Localização dos pontos de amostragem de coletas de assembleias de macrófitas e de variáveis limnológicas no rio Apodi-Mossoró/Brasil.....	15
Figura 2 - Precipitação média mensal nos períodos seco e chuvoso da região no biênio de 2007/2008.....	16
Figura 3 - Resultado de análises de coordenadas principais baseados nos índices de dissimilaridade de Jaccard, <i>turnover</i> e aninhamento.....	22
Figura 4 - Resultado de análise de coordenada principal baseada distância euclidiana de variáveis ambientais.....	23
Figura 5- Relações entre as distâncias ambientais e espaciais com os índices de dissimilaridade nas estações seca e úmida.....	25

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 - Frequência relativa das espécies de macrófitas aquáticas nos dois períodos de amostragem no rio Apodi-Mossoró- RN.....	17
Tabela 2 – Valores médios e desvio padrão dos índices de dissimilaridade de Jaccard, turnover e aninhamento de assembleias de macrófitas nas estações seca e úmida.....	21
Tabela 3 - Valores médios das variáveis ambientais e desvio padrão de todos os pontos de amostragens durante os dois períodos de coleta.....	23
Tabela 4 - Testes de Mantel e Mantel parcial entre as relações espaciais e ambientais	24

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO	12
Objetivos.....	13
Predição.....	13
2. MATERIAL E MÉTODOS	14
2.1 Área de Estudo.....	14
2.2 Amostragens das assembleias de macrófitas.....	16
2.3 Variáveis ambientais e espaciais	17
2.4 Análises estatísticas.....	17
3. RESULTADOS	18
3.1 Padrões de riqueza e de dissimilaridade de espécies.....	18
3.2 Mudanças temporais na estrutura ambiental	22
3.3 Direcionadores dos padrões espaciais dos índices de dissimilaridade de espécies.....	23
4. DISCUSSÃO	25
5. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	30

1. INTRODUÇÃO

Processos espaciais e ambientais são importantes determinantes da estruturação e regulação da biodiversidade de comunidades aquáticas. O entendimento da contribuição relativa de ambos, e de sua interação, possibilita compreender como diferentes mecanismos relacionados a heterogeneidade espacial e ambiental (processos ambientais baseado em nicho; GRAVEL e et al. 2006) e dinâmicas de dispersão de espécies (processos nulos; HUBBELL 2001) moldam a estrutura e composição de assembleias locais, tornando-se essencial para subsidiar medidas de manejo da biodiversidade.

Em rios intermitentes de regiões áridas e semiáridas, distúrbios hidrológicos sazonais (ex. seca e inundação) podem alterar a importância relativa de processos espaciais e ambientais na estruturação de comunidades aquáticas. Em períodos secos, por exemplo, o aumento da fragmentação de habitats produzida pela redução do volume de água restringe as dinâmicas de dispersão de organismos aquáticos (MALTCHIK & MEDEIROS, 2006), e induz dinâmicas ambientais locais independentes devido ao isolamento espacial (GIROLAMO e *et al.*, A. M. D., 2015). A diminuição do fluxo diminui a largura e a profundidade e, conseqüentemente, reduz a disponibilidade de habitat. Além disso, a adequação do habitat também pode ser alterada pela redução da velocidade da água, aumento da sedimentação, menor disponibilidade de recursos e alterações nas concentrações de nutrientes (MAS-MARTÍ e *et al.*, 2010). Como resultado, em condições de maior intermitência entre habitats são esperados maiores níveis de heterogeneidade ambiental espacial (DAVEY & KELLY, 2007; PERKIN, 2007). Nessas condições, processos de filtragem de habitat e dinâmicas de seleção de espécies devem produzir maiores níveis de turnover de espécies (BASELGA, 2010). Por outro lado, em períodos mais chuvosos, distúrbios de inundação podem promover o aumento da

conectividade hidrológica e a homogeneização das condições ambientais através da mistura de água entre habitats (THOMAZ et al., 2007). Adicionalmente, a conexão superficial de habitat previamente isolados pode facilitar a dispersão e colonização de organismos. Assim, em condições ambientais homogêneas e de maior conectividade, processos estocásticos de dispersão de espécies produzir menores níveis de turnover de espécies (VITORINO et al., 2016).

A exploração de padrões de diversidade beta e sua relação com processos ambientais e espaciais nos ajuda a compreender como diferentes mecanismos ecológicos montam a composição de espécies no espaço e no tempo (ANDERSON et al. 2011; SOCOLAR et al. 2016, LEGENDRE 2014, SHUKLA & BHAT 2017). Recentemente, padrões de diversidade beta têm sido estudados a partir da partição de índices de dissimilaridade em componentes de turnover e de aninhamento (*nestedness*) (BASELGA 2010). O componente de turnover descreve a contribuição de processos de substituição de espécies na mudança da composição entre assembleias locais, enquanto o componente de aninhamento descreve mudanças produzidas por diferenças na riqueza de espécies (ganho e perda de espécies). Apesar da importância de identificar os padrões e processos de diversidade beta, pouco é conhecido sobre a influência de fatores espaciais e ambientais e na diversidade de assembleias de macrófitas em rios intermitentes tropicais.

Nesse estudo, nós investigamos a influência de processos espaciais e ambientais na diversidade beta de assembleias de macrófitas de habitats permanentes de um rio intermitente do semiárido brasileiro (rio Apodi/Mossoró) ao longo do regime hidrológico. Mais especificamente, nós comparamos os níveis de diversidade beta entre um período seco e um úmido, e quantificamos a contribuição relativa de processos de substituição e perda e ganho de espécies na dissimilaridade de espécies. Nós testamos a hipótese que no

período mais seco, maiores níveis de heterogeneidade ambiental resultam em uma maior diversidade beta, quando comparado à um período úmido.

2. MATERIAIS MÉTODOS

2.1 Área de estudo

Nós conduzimos o estudo em 16 ambientes aquáticos permanentes distribuídos longitudinalmente no canal principal do rio Apodi/Mossoró (Figura 1), abrangendo uma extensão espacial de 200 km entre os pontos de amostragem mais distante. A bacia hidrográfica do rio abrange uma área de 14.271 km², com cerca de 200 km de extensão. O clima regional é predominante do tipo BSw^h (classificação de Köppen), caracterizando-se por ser um clima muito quente, seco e semiárido. O regime pluviométrico é do tipo tropical com elevadas taxas de evaporação, a estação chuvosa ocorre de janeiro a junho, com o máximo nos meses de março e abril (ANA, 2016). A junção do regime irregular das chuvas com a elevada evapotranspiração permite que o sistema de drenagem dos rios seja intermitente em sua maioria, porém em locais de marés mais baixas e nos lugares próximos aos reservatórios esse sistema é contínuo (HENRY-SILVA et al., 2010).

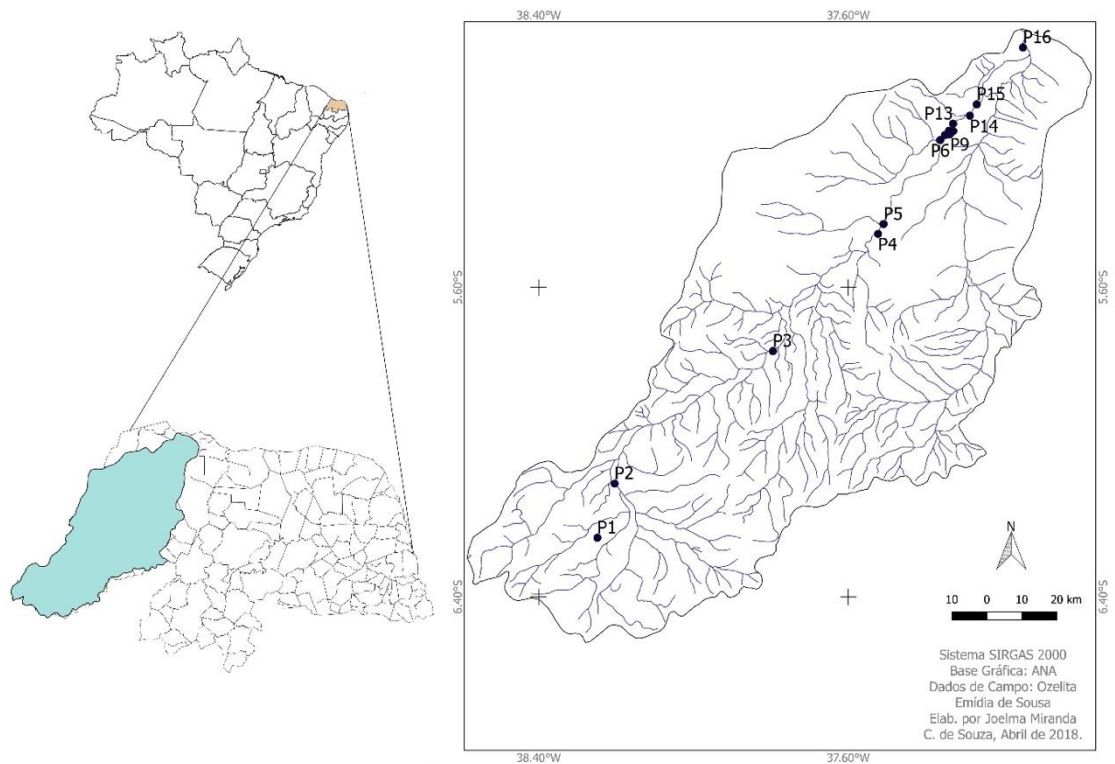


Figura 1: Localização dos pontos de amostragem de coletas de assembleias de macrófitas e de variáveis limnológicas no rio Apodi-Mossoró, Brasil.

Para representar a variação do regime hidrológico, nós realizamos amostragens das assembleias de macrófitas e de variáveis ambientais em duas estações: uma seca (novembro de 2007) e outra úmida (maio 2008) (Figura 2). A estação seca foi caracterizada por um período prolongando de estiagem (aproximadamente 4 meses) após o período de picos de chuvas. A estação úmida foi caracterizada pelo fim dos períodos de chuva, no qual os ambientes aquáticos se encontram com maiores valores de volume de água e conexão superficial devido a chuva acumulada.

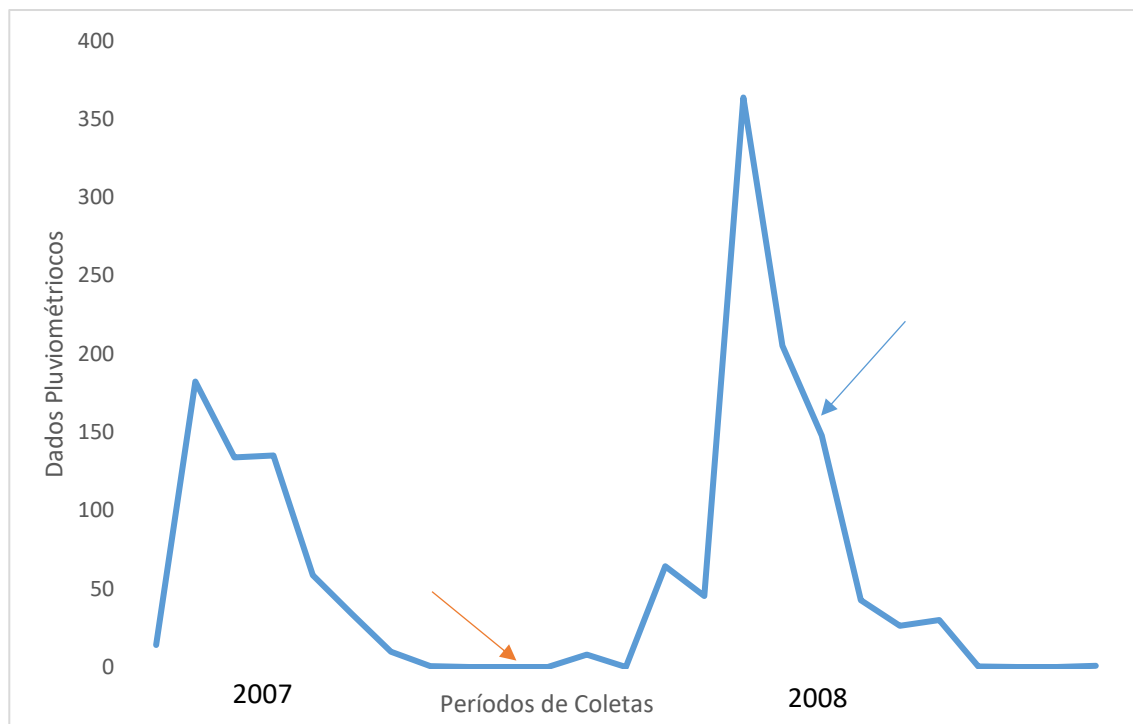


Figura 2: Precipitação média mensal nos períodos seco e chuvoso da região. As amostragens foram realizadas em novembro de 2007 (seta laranja) e maio de 2008 (seta azul). Fonte: EMPARN, monitoramento pluviométrico (2017).

2.2 Amostragens das assembleias de macrófitas

Em cada ponto de amostragem, caminhamos aleatoriamente em trechos de áreas litorâneas distando aproximadamente 2 m em relação a margem, por um período de 30 minutos e coletamos todas as espécies de macrófitas observadas. Espécies submersas foram amostradas com o uso de um rastelo. Todas as espécies coletadas foram fotografadas e acondicionadas em exsiccatas para posterior identificação taxonômica. Para maiores detalhes sobre a identificação taxonômica das espécies, ver Henry-Silva et al. (2010). Por fim, construímos uma matriz de incidência (presença e ausência) para representar a composição específica das assembleias de cada ponto de amostragem em ambas estações hidrológicas.

2.3 Variáveis Ambientais e espaciais

Em cada ponto de amostragem, nós usamos uma sonda multisensor (modelo U52G Horiba®) para medir a condutividade elétrica (mS/cm), turbidez (UNT) e pH da água. As medidas foram realizadas em 3 pontos equidistantes ao longo da extensão da área de coleta das macrófitas. Adicionalmente, nós coletamos amostras de água de cada ponto de amostragem para mediar as concentrações de fosfato, nitrito e nitrato. Todas as variáveis ambientais selecionadas são relacionadas às condições e recursos limitantes para espécies de macrófitas. Por fim, nós construímos uma matriz com valores médios de cada variável em cada ponto de amostragem para sumarizar a variação ambiental local em ambas as estações hidrológicas.

Nós usamos as medidas de latitude e longitude dos pontos de amostragem para construir uma matriz com a distância geográfica (km) entre os pontos de amostragem. Medidas de distância euclidiana podem não representar fielmente a distância entre habitats aquáticos fluviais, pela natureza dendrítica desses sistemas. Entretanto, devido a característica de distribuição longitudinal dos nossos pontos de amostragem, a distância euclidiana se aproxima da distância aquática (*watercourse distance*).

2.4 Análises Estatísticas

Nós calculamos o índice de dissimilaridade de Jaccard (β_{JAC}) para quantificar a mudanças espaciais na composição das assembleias de macrófitas em cada estação hidrológica, e usamos o método de partição aditiva de Baselga (BASELGA, 2012) para o índice de Jaccard em um componente de *turnover* (β_{JTU}) e de aninhamento (β_{JNE}).

Nós usamos uma análise de variância multivariada com permutações (PERMANOVA, MCARDLE & ANDERSON, 2001) para testar diferenças nos índices de dissimilaridade entre as estações hidrológicas e identificar mudanças temporais na composição das assembleias. Adicionalmente, nós usamos análises de dispersão multivariada (BETADISPER, ANDERSON et al., 2006) para testar diferenças na heterogeneidade dos índices de dissimilaridade entre as estações hidrológicas.

Nós usamos testes de Mantel para avaliar as correlações entre as matrizes ambientais e espacial e as matrizes de dissimilaridade de espécies. Em seguida, nós usamos testes Mantel parcial para avaliar efeitos interativos das matrizes espacial e ambiental nas matrizes de dissimilaridade.

Todas as análises foram realizadas no programa R. As partições de dissimilaridade foram calculadas através do pacote *betapart* (BASELGA e ORME, 2012). BETADISPER, PERMANOVA e testes de Mantel foram calculados através do pacote *vegan* (OKSANEN et al. 2011). A matriz de distância espacial foi calculada através do pacote *fossil* (Package *fossil* version 0.3.7). Os testes estatísticos foram considerados significativos se $P < 0,05$. Para PERMANOVA, BETADISPER e testes de Mantel e Mantel parcial, nós avaliamos a significância dos testes através de 999 permutações.

3. RESULTADOS

3.1 Padrões de riqueza e de dissimilaridade de espécies

Durante o período de estudo identificamos 31 espécies de macrófitas, com predominância de formas de vida emersas, seguidas de submersas e flutuantes livres. Na

estação seca, o número médio de espécies por ponto de amostragem foi significativamente maior (5,1 espécies/30 min) do que no período úmido (2,4 espécies/30 min) ($t_{\text{pareado}} = 6,65$; $P < 0,001$).

Tabela 1: Frequência relativa das espécies de macrófitas aquáticas nos dois períodos de amostragem no rio Apodi-Mossoró- RN.

Espécies	Formas de Vida	Seca	Úmida
<i>Ruelia paniculata</i>	Emersa	0,13	0,00
<i>Sesuvium portulacastrum</i>	Emersa	0,13	0,13
<i>Blutaporon portulacoides</i>	Emersa	0,38	0,44
<i>Blutaporon philoxeroides</i>	Emersa	0,06	0,00
<i>Pistia stratiotes</i>	Flutuantes livres	0,56	0,00
<i>Eclipta alba</i>	Emersa	0,06	0,00
<i>Ceratophyllum submersum</i>	Submersa	0,06	0,00
<i>Ipomoea fistulosa</i>	Emersa	0,44	0,56
<i>Ludwigia peploides</i>	Emersa	0,13	0,13
<i>Eleocharis acutangula</i>	Emersa	0,00	0,06
<i>Eleocharis sp</i>	Emersa	0,19	0,00
<i>Apalnthe granatensis</i>	Submersa	0,13	0,00
<i>Lemna sp</i>	Flutuantes livres	0,19	0,00
<i>Hidrocleys parviflora</i>	Enraizadas com folhas flutuantes	0,06	0,00
<i>Nymphaea alba</i>	Enraizadas com folhas flutuantes	0,19	0,00
<i>Ludwigia helminthorrhiza</i>	Emersa	0,19	0,00
<i>Cynodon dactylon</i>	Emersa	0,00	0,06
<i>Paspalidium paludivagum</i>	Emersa	0,06	0,13
<i>Chloris sp</i>	Emersa	0,13	0,25
<i>Heteranthera seubertiana</i>	Emersa	0,19	0,13
<i>Eichhornia crassipes</i>	Flutuantes livres	0,50	0,06
<i>Ruppia maritima</i>	Submersa	0,06	0,00
<i>Salvinia auriculata</i>	Flutuantes livres	0,19	0,00
<i>Stemodia maritima</i>	Emersa	0,69	0,19
<i>Salicorniagaudiachaudiana</i>	Emersa	0,06	0,06
<i>Cyperus gardneri</i>	Emersa	0,06	0,00
<i>Cyperus ligularis</i>	Emersa	0,06	0,00
<i>Eleocharis geniculata</i>	Emersa	0,06	0,13
<i>Eleocharis interstincta</i>	Emersa	0,06	0,00
<i>Echinochloa polystachya</i>	Emersa	0,06	0,00
<i>Paspalum vaginatum</i>	Submersa	0,06	0,06

Para ambas estações hidrológicas foram observados elevados valores médios de dissimilaridade de Jaccard ($\beta_{JAC} > 0,80$) (Tabela 2). Para ambas as estações, a componente de *turnover* contabilizou a maior contribuição da variação do índice de Jaccard. A dissimilaridade média dos índices de Jaccard (pseudo- $F = 3,017$; $P = 0,001$) e *turnover* (pseudo- $F = 2,531$; $P = 0,022$) diferiram significativamente entre as estações hidrológicas. Os valores de heterogeneidade espacial dos índices de Jaccard (pseudo- $F = 0,216$; $P = 0,632$), *turnover* (pseudo- $F = 0,103$; $P = 0,741$) e aninhamento (pseudo- $F = 2,739$; $P = 0,120$) foram similares entre os períodos hidrológicos (Figura 3).

Tabela 2: Valores médios e desvio padrão dos índices de dissimilaridade de Jaccard, *turnover* e aninhamento de assembleias de macrófitas nas estações seca e úmida.

Estação hidrológica	Jaccard	Turnover	Aninhamento
Seca	0,83 (0,16)	0,74 (0,26)	0,08 (0,14)
Úmida	0,84 (0,18)	0,72 (0,36)	0,12 (0,23)

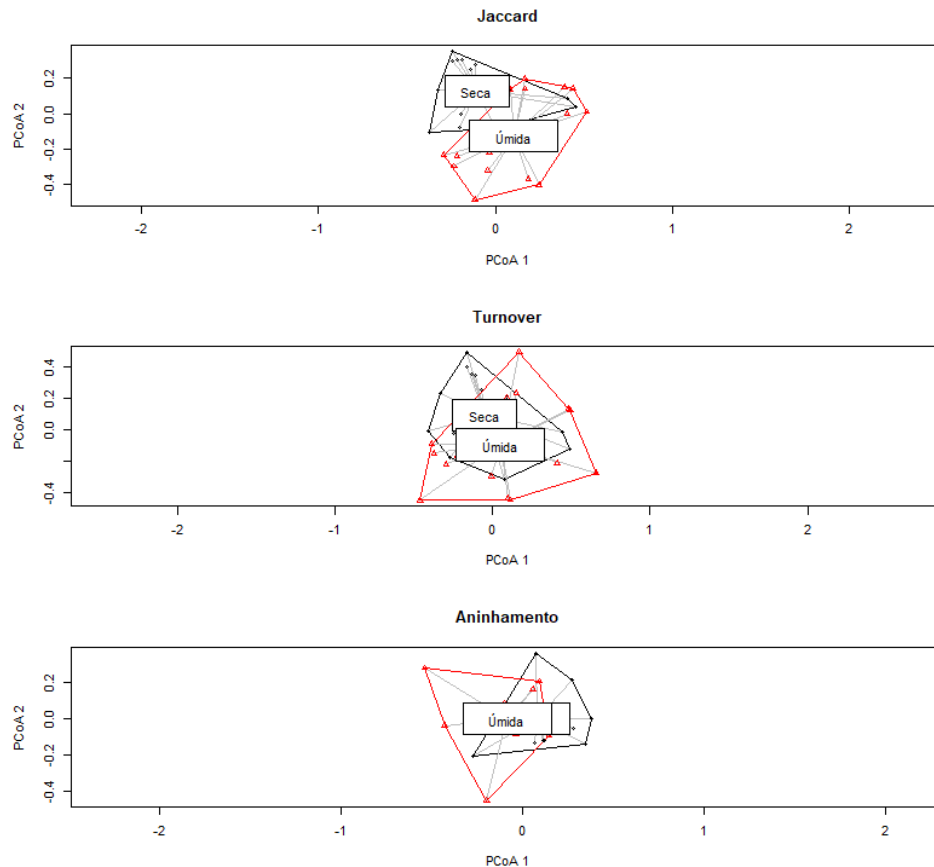


Figura 3: Resultado de análises de coordenadas principais baseados nos índices de dissimilaridade de Jaccard, turnover e aninhamento. Polígonos pretos representam a heterogeneidade espacial das assembleias de macrófitas na estação seca, e polígonos vermelhos na estação úmida.

3.2 Mudanças temporais na estrutura ambiental

Nós encontramos uma diferença temporal significativa na dissimilaridade ambiental entre as estações hidrológicas (PERMANOVA: pseudo-F = 8,524, $P = 0,001$). Na estação seca, os ambientes apresentaram maiores valores médios de concentração de fosfato e pH em relação à estação chuvosa, e menores valores médios de turbidez (Tabela 2). A heterogeneidade espacial ambiental na estação seca foi maior que na estação chuvosa (BETADISPER: pseudo-F = 9,18; $P = 0,004$; Figura 4).

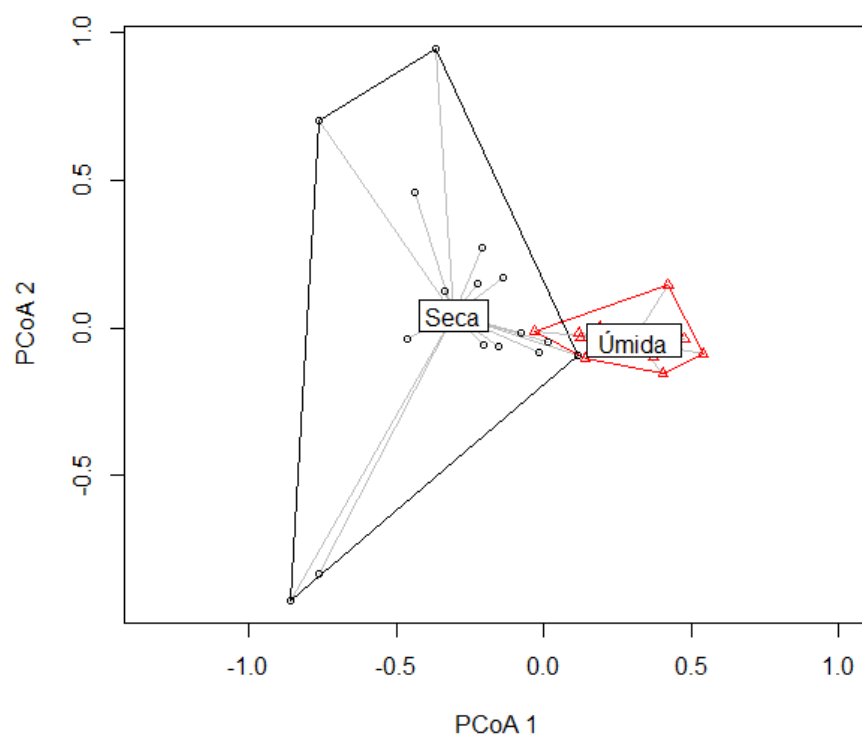


Figura 4: Resultado de análise de coordenada principal baseada distância euclidiana de variáveis ambientais. Polígono preto representa a heterogeneidade ambiental espacial na estação seca, e polígono vermelho na estação úmida.

Tabela 3: Valores médios das variáveis ambientais e desvio padrão de todos os pontos de amostragens durante os dois períodos de coleta

Variáveis Ambientais	Período Seco	Período Chuvoso	Teste <i>t</i> pareado	Valor de <i>P</i>
Cond. Elet.	10759,3 (25394,1)	427,5 (475,5)	1,65	0,119
Turbidez	140,4 (151,6)	287,6 (228,6)	-2,88	0,011
pH	7,8 (0,8)	6,9 (0,5)	3,43	0,003
Fosfato	2,6 (2,7)	0,8 (0,1)	2,33	0,033
Nitrato	10,7 (12,9)	4,8 (0,6)	1,88	0,079
Nitrito	0,2 (0,3)	0,1 (0,1)	1,64	0,121

3.3 Direcionadores dos padrões espaciais dos índices de dissimilaridade de espécies

Na estação seca, a diferença ambiental e distância espacial dos habitats foram significativamente correlacionadas com os valores de dissimilaridade de Jaccard e do componente de turnover (Tabela 3, Figura 05). Entretanto, as correlações entre a diferença ambiental e os índices de dissimilaridade deixaram de ser significativas, quando controlando o efeito da distância geográfica dos ambientes. Na estação seca, a diferença ambiental e distância espacial dos habitats não foram significativamente correlacionadas com nenhum dos índices de dissimilaridade.

Tabela 4: Testes de Mantel e Mantel parcial entre as relações. Valores em negrito foram considerados significativos.

Estação	Índice de dissimilaridade		R	P
Seca	Jaccard	Ambiental	0,35	0,036
	Turnover	Ambiental	0,30	0,042
	Aninhamento	Ambiental	-0,12	0,788
	Jaccard	Espacial	0,49	0,010
	Turnover	Espacial	0,48	0,006
	Aninhamento	Espacial	-0,33	0,978
	Jaccard	Ambiental Espacial	0,19	0,139
	Turnover	Ambiental Espacial	0,26	0,048
	Aninhamento	Ambiental Espacial	-0,01	0,512
	Jaccard	Espacial Ambiental	0,43	0,014
	Turnover	Espacial Ambiental	0,42	0,010
	Aninhamento	Espacial Ambiental	-0,31	0,980
	Ambiental	Espacial	0,31	0,074
	Jaccard	Ambiental	0,19	0,097
	Turnover	Ambiental	0,21	0,071
Úmida	Aninhamento	Ambiental	-0,20	0,937
	Jaccard	Espacial	0,23	0,091
	Turnover	Espacial	0,24	0,075
	Aninhamento	Espacial	-0,21	0,945

	Jaccard	Ambiental Espacial	0,04	0,379
	Turnover	Ambiental Espacial	0,06	0,295
	Aninhamento	Ambiental Espacial	-0,07	0,746
	Jaccard	Espacial Ambiental	0,14	0,160
	Turnover	Espacial Ambiental	0,13	0,159
	Aninhamento	Espacial Ambiental	-0,10	0,785
	Ambiental	Espacial	0,70	0,001

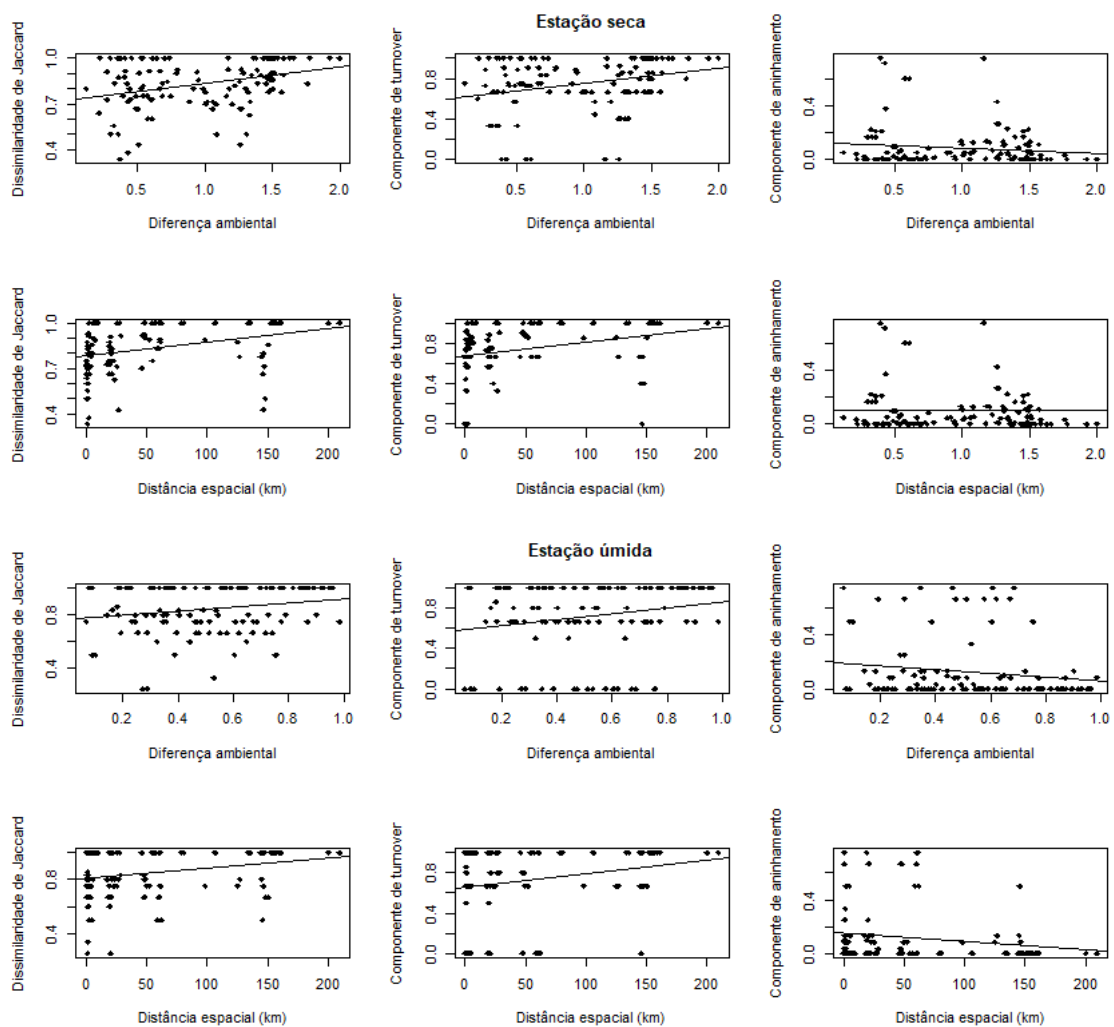


Figura 05: Relações entre as distâncias ambientais e espaciais com os índices de dissimilaridade nas estações seca e úmida.

4. DISCUSSÃO

Nossos resultados demonstraram elevados níveis de dissimilaridade nas assembleias de macrófitas em ambas estações hidrológicas, os quais foram predominantemente determinados por processos de substituição de espécies (turnover) ao longo do gradiente longitudinal do rio. Adicionalmente, apesar das evidentes mudanças temporais na riqueza local (diversidade- α), variação nos níveis de heterogeneidade espacial ambiental e composição das assembleias de macrófitas ao longo do regime hidrológico, contrariamente a nossa predição inicial, nós encontramos níveis similares de heterogeneidade espacial de dissimilaridade de espécies (diversidade- β). Adicionalmente, encontramos que a influência de processos ambientais e espaciais sobre a composição das assembleias apresentam diferentes relações nas estações de seca e chuva. Em conjunto, nossos resultados sugerem a atuação de diferentes processos ecológicos moldando a composição de assembleias locais de macrófitas de ambientes do rio intermitente ao longo do regime hidrológico.

Durante a estação seca, nós encontramos correlações significativas entre a variação ambiental e estrutura espacial com o turnover de espécies, e as mesmas se mantiveram significativas, mesmo após o controle das covariáveis. Adicionalmente, a estrutura espacial não foi significativamente relacionada com variação ambiental, indicando que na seca a heterogeneidade ambiental dos ambientes não é espacialmente estruturada. Em conjunto, esses resultados sugerem que na seca, os efeitos de processos espaciais e ambientais independentes determinam a substituição de espécies no gradiente longitudinal do rio. Assim, a combinação de respostas espécie-específicas de seleção de habitat (processos baseados em nicho) e de processos de limitação de dispersão de espécies induzidos pela fragmentação parecem ser predominantes na organização das assembleias em períodos secos. Esse resultado é concordante com a nossa expectativa

inicial, visto que o aumento da heterogeneidade ambiental na seca explica mudanças na composição de macrófitas ao longo do gradiente espacial. Adicionalmente, em condições de maior heterogeneidade ambiental, os habitats podem suportar maior diversidade alfa, o que tende a elevar as taxas de *turnover* entre ambientes. De fato, na seca encontramos maiores valores médios de riqueza e espécies com variadas formas de vida. O padrão de observado no nosso estudo é concordante com outros grupos taxonômicos submetidos à condições de intermitência (DAVEY & KELLY, 2007; PERKIN, 2007; SHUKLA & BLAT, 2018).

Na estação úmida, nós não encontramos relações significativas entre a variação ambiental e estrutura espacial com nenhum índice de dissimilaridade. Esses resultados sugerem que processos estocásticos relacionados a dispersão de espécies direcionam o elevado nível de substituição de espécies observado na estação úmida. Adicionalmente, durante o período chuvoso, mudanças relacionadas a inundação (ex. aumento do volume dos corpos d'água, formação de fluxo e alterações abióticas) produzem a desestruturação da zona litorânea, resultando na extinção de espécies estabelecidas na seca não adaptadas as novas condições, e a colonização de novas espécies adaptadas as mudanças de habitat. Por exemplo, na estação úmida, em condições de maior turbidez e fluxo, nós registramos a redução de frequência de ocorrência de espécies submersas e livres flutuantes.

Nesse estudo nós assumimos a ocorrência do aumento da conectividade entre os habitats aquáticos na estação úmida. Apesar de não quantificarmos diretamente essa propriedade, a redução do nível de heterogeneidade ambiental na estação úmida e a formação de um forte gradiente ambiental longitudinal produzem evidência do aumento de conexão superficial desses ambientes. No canal principal de ecossistemas perenes, a redução da heterogeneidade ambiental e o aumento da conectividade é esperada produzir menores níveis de turnover de espécies, com predominância de dinâmicas efeitos de

massa. Entretanto, apesar da evidência de aumento de conectividade, o canal principal do rio Apodi-Mossoró elevado número de barragens e em muitos trechos não há conexão entre os ambientes fluviais. Como resultado, mesmo em períodos de maior conectividade, o rio ainda apresenta elevada fragmentação. Nós acreditamos que a manutenção da fragmentação na estação úmida restringe a dispersão e colonização de novas espécies. Assim, mesmo apresentando condições ambientais mais similares na estação úmida, barreiras físicas e diferenças nas estratégias espécie-específicas de dispersão devem produzir elevados níveis de turnover de espécies.

Apesar de não ser nosso objetivo principal, nós identificamos mudanças temporais conspícuas na composição das assembleias locais. Considerando, as mudanças nos padrões espaciais de heterogeneidade ambiental e suas relações com o *turnover* de espécies, nossos resultados sugerem que distúrbios de seca e inundações atuam como determinantes da sucessão ecológica ao longo do regime hidrológico. Assim, os efeitos diferenciados de processos ecológicos relacionados a alternância entre distúrbios sazonais de seca e de inundação moldam a estrutura espaço-temporal da composição das assembleias. Esses resultados indicam que a regularidade das dinâmicas sazonais ao longo do regime hidrológico é fundamental na manutenção da diversidade regional das assembleias. Assim, alterações nas dinâmicas sazonais podem ter implicações negativas sobre os níveis de diversidade regional. Por exemplo, nos últimos 5 anos, a região do semiárido brasileiro tem apresentado baixas médias de chuva, resultando em um período de seca prolongado. Apesar de não haver estudos ecológicos sistematizados durante esse período, é esperado que a diversidade regional de macrófitas tenha reduzido.

Concluindo, os nossos resultados demonstram que os padrões longitudinais de dissimilaridade das assembleias de macrófitas do rio Apodi/Mossoró são caracterizados por um elevado turnover de espécies. Mesmo apresentando diferenças temporais na

composição específica, os níveis de turnover espacial foram similares. Adicionalmente, a diferença na importância relativa de processos espaciais e ambientais direciona a variação espacial do turnover de espécies ao longo do regime hidrológico. Em períodos secos, as condições limnológicas atuam como filtros ambientais na seleção da composição local, juntamente com restrições de dispersão impostas pela fragmentação de habitats. Em períodos úmidos de maior conectividade e homogeneidade ambiental, processos estocásticos de colonização e extinção de espécies, e restrições de dispersão induzidas por fragmentação artificial e natural parecem ser predominantes na estruturação da composição local. Nossos resultados evidenciam a importância do regime hidrológico e de seus distúrbios sazonais na manutenção da biodiversidade regional.

5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ANDERSON, MJ. A new method for non-parametric of multivariate analysis of variance. *Austral Ecology*, v. 26, p. 32–46, 2001.

ANDERSON, MJ. Multivariate dispersion as measure of beta diversity. *Ecology Letters*, 2016.

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

BASELGA, A. Betapart: an R package for the study of beta diversity. *Methods in Ecology and Evolution*. v. 3, p. 808-812, 2012.

DAVEY, AJH. KELLY, DJ. Fish community response to drying disturbance in an intermittent stream. *Freshwater Biology*, v. 52, 1719 – 1733, 2007.

GIROLAMO, A. M. D, GALLART, F., PAPPAGALLO, G., SANTESE, G. and PORTO, A. L. An eco-hydrological assessment method for temporary rivers. The Celone and Salsola rivers case study (SE, Italy). *Ann. Limnologia*. - v 51, p. 1–10, 2015

LEIGH, C., BOULTON, A. J., COURTWRIGHT, J. L., FRITZ, K., MAY, C. L., WALKER, R. H. and DATRY, T. Ecological research and management of intermittent rivers: an historical review and future directions. *Freshwater Biology*, p. 1-20, 2015

MALTCHIK L. & MEDEIROS E.S.F. Conservation importance of semi-arid streams in north-eastern Brazil: implications of hydrological disturbance and species diversity. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*. v. 16, p. 665-677, 2006.

MAS-MARTÍ, E. BERTHOUE, E. G, SABATER, S., TOMANOVA, S., MUNOZ, I. Comparing fish assemblages and trophic ecology of permanent and intermittent reaches in a Mediterranean stream. *Hydrobiologia*, v. 657 p. 167–180, 2010

PERKIN, JS. GIDO, KB, COOPER, AR. Fragmentation and dewatering transform Great Plains stream fish communities. *Ecological Monographs*, v. 85, p.73–92, 2015.

SHUKLA R. & BHAT A. Beta-diversity partitioning and drivers of variations in tropical fish community in central India. *Aquatic Sciences*, 2018.

THOMAZ SM., BINI, LM. & BOZELLI RL. Floods increase similarity among aquatic habitats in river flood plain systems. *Hydrobiologia*, v. 579, p. 1–13, 2007.