



**UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DO SEMI-ÁRIDO - UFERSA
PRÓ-REITORIA DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO - PROPPG
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO -
PPGEC
MESTRADO EM ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO**

VICTOR NEUDO SANTOS TAVARES

**PADRÕES E DETERMINANTES DA DIVERSIDADE BETA DA
METACOMUNIDADE DE MACROINVERTEBRADOS AQUÁTICOS DE RIACHOS
INTERMITENTES DO SEMIÁRIDO BRASILEIRO**

**MOSSORÓ
2026**

VICTOR NEUDO SANTOS TAVARES

**PADRÕES E DETERMINANTES DA DIVERSIDADE BETA DA
METACOMUNIDADE DE MACROINVERTEBRADOS AQUÁTICOS DE RIACHOS
INTERMITENTES DO SEMIÁRIDO BRASILEIRO**

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

Linha de Pesquisa: Ecologia e Conservação de
Ecossistemas Aquáticos.

Orientador: Prof. Dr. Rodrigo Fernandes

MOSSORÓ
2026

© 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.

TT231 TAVARES, VICTOR NEUDO SANTOS.
p PADRÕES E DETERMINANTES DA DIVERSIDADE BETA DA
METACOMUNIDADE DE MACROINVERTEBRADOS AQUÁTICOS DE
RIACHOS INTERMITENTES DO SEMIÁRIDO BRASILEIRO /
VICTOR NEUDO SANTOS TAVARES. - 2026.
51 f. : il.

Orientador: Rodrigo Fernandes.
Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal
Rural do Semi-árido, Programa de Pós-graduação em
--Selecione um Curso ou Programa--, 2026.

1. Turnover. 2. Filtragem Ambiental. 3.
Restrição de Dispersão. 4. Conectividade
Hidrológica. 5. Impactos Antrópicos. I. Fernandes,
Rodrigo, orient. II. Título.

Ficha catalográfica elaborada por sistema gerador automático em conformidade
com AACR2 e os dados fornecidos pelo(a) autor(a).
Biblioteca Campus Mossoró / Setor de Informação e Referência
Bibliotecária: Keina Cristina Santos Sousa e Silva
CRB: 15/120

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.

VICTOR NEUDO SANTOS TAVARES

**PADRÕES E DETERMINANTES DA DIVERSIDADE BETA DA
METACOMUNIDADE DE MACROINVERTEBRADOS AQUÁTICOS DE RIACHOS
INTERMITENTES DO SEMIÁRIDO BRASILEIRO**

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

Linha de Pesquisa: Ecologia e Conservação de
Ecossistemas Aquáticos.

Orientador: Prof. Dr. Rodrigo Fernandes

Defendida em: __26__ / __02__ / 2026

BANCA EXAMINADORA

Dr. Dr. Rodrigo Fernandes (UFERSA)
Presidente

Dra. Eveline de Almeida Ferreira (UFERSA)
Membro Examinador

Dra. Bianca de Freitas Terra (UVA)
Membro Examinador

AGRADECIMENTOS

Agradeço inicialmente à minha família, que me apoiou de todas as formas possíveis em minha jornada de formação acadêmica. Em especial, agradeço a minha mãe, Marli dos Santos da Silva, que nunca mediu esforços para a realização dos meus sonhos. Ao meu tio, Dr. Jaime dos Santos da Silva, que sempre buscou me guiar pelo caminho que me levasse mais longe academicamente. A minha tia Zenaide e seu esposo Mário, que sempre estiveram à disposição para qualquer necessidade que eu tivesse. E por fim, aos meus avós, Vó Luiza e Vô Toinho, que me permitiram redigir parte significativa da minha dissertação no porto do céu, o melhor lugar do mundo.

Agradeço aos meus orientadores, Dr. Rodrigo Fernandes e Dra. Eveline de Almeida Ferreira, que me acolheram no Laboratório de Ecologia de Comunidades e da Paisagem desde a minha graduação, me auxiliaram no desenvolvimento de minhas habilidades e na minha construção como pesquisador. Todos os ensinamentos e vivências são parte integral de quem sou e de quem serei pelo resto de minha vida.

Agradeço também ao Dr. Fernando Pelicice e novamente a Dra. Eveline de Almeida Ferreira pelas valiosas contribuições em minha banca de qualificação. Seus comentários engrandeceram a construção da minha pesquisa e do meu entendimento sobre a arte da redação científica.

Agradeço aos que foram meus colegas de laboratório: Laura Magdalena, Ailton Breno, Nayara Moura, Rodrigo Maia e Filipe Mateus. Todo o material que deu origem ao produto que estou entregando só existiu graças a vocês. Agradeço especialmente ao Arthur Igor (não ia esquecer de você), que resistiu até o último dia ao meu lado, me auxiliou com o preparo e interpretação dos resultados, além de todas as outras demandas para preparo do banco de dados desde que o projeto teve início em 2022.

Agradeço aos pós-graduandos que estiveram comigo ao longo da solitária jornada que é o mestrado: Marcus, Marcelo, Duda, Rilari, Alice, Filipe, Dynho, Pedro, Gil e Kauane. Em menor ou maior grau, a companhia e as conversas de corredor de vocês que me fizeram aguentar até o fim dessa jornada.

Agradeço também aos pós-graduandos que me ensinaram o que é ser um pós-graduando: Yara, Gil, Hudson, Michael, Ana, Éder e Camilla. Vocês me ensinaram

sobre as dificuldades, responsabilidades e alegrias de fazer uma pós-graduação, e minha entrada foi condicionada a inspiração que vocês me deram.

Agradeço aos professores que contribuíram com minha jornada, em especial ao Dr. Airton Carvalho, Dra. Milena Wachlevski, Dr. James Costa-Lima, Dra. Emanuelle Rabelo, Dr. Vitor Lunardi e Dra. Diana Lunardi. Seus conselhos, apoios e ensinamentos foram essenciais para minha formação. Agradeço especialmente a Dra. Eulene Francisco, que mudou significativamente a minha vida, agindo como professora, orientadora, amiga, conselheira e muitos outros adjetivos. Obrigado por tudo Eulene.

Agradeço aos meus amigos, alguns já citados, outros que não eram diretamente associados ao mundo universitário: Baki, Sthefany, Letícia, Ícaro, Enzo, Thibério, Sther, Matheus, Brenda, Celina, Paulo, Nalu, Angel e vários outros que me fizeram sorrir e lembrar o lado bom da vida. Em especial, preciso agradecer a Clara, pelos momentos de paz e motivação na reta final, esse gás fez toda a diferença. Também preciso mencionar individualmente o Wesley, que me lembrou o quanto a vida ainda tem a oferecer, e as cervejas também.

Agradeço também a Isadora Gomes Guerra, obrigado minha velha, você precisa de um agradecimento individual pela quantidade de coisas boas que trouxe à minha vida desde o início desse mestrado. Boa parte das melhores memórias destes dois anos são graças a você. Obrigado por nunca ter recusado um café.

Agradeço a comissão organizadora do II SIMPECOS. Realizar esse evento foi além de uma retribuição pessoal ao que a Ecologia me proporcionou, mas também um fator determinante para que eu prosseguisse até o fim da jornada quando as maiores dúvidas me afligiram.

Agradeço a CAPES, pela concessão da bolsa, que tornou possível minha permanência. Ao programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação, à UFERSA, ao LECOMP, ao GEPQAS, e ao Limnoaqua, que forneceram subsídios para execução da pesquisa.

Por fim, agradeço as irmãs Villareal da banda *The Warning*, pois todas as palavras que aqui tenho escritas, assim como análises e preparo de dados, foram executadas ouvindo um excelente rock mexicano.

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001.

RESUMO

Filtros ambientais e espaciais são os principais determinantes do funcionamento de assembleias aquáticas em riachos intermitentes. Entretanto, a importância relativa desses processos pode variar de acordo com o período do ciclo hidrológico e com a extensão da escala espacial do estudo. Apesar dessa dependência de contexto, pouco é conhecido como esses processos influenciam a diversidade beta de macroinvertebrados em riachos intermitentes do semiárido brasileiro. Neste contexto, investigamos como fatores ambientais e espaciais influenciam os padrões espaciais da diversidade beta de macroinvertebrados aquáticos no período de secagem dos riachos, em uma escala espacial intermediária (30 km de extensão). Amostragens de macroinvertebrados aquáticos e de variáveis ambientais foram realizadas em 34 sites (50 m) distribuídos longitudinalmente em riachos da Bacia Hidrográfica do Rio Apodi-Mossoró. Macroinvertebrados foram coletados em campo usando redes tipo-D em diferentes habitats ao longo de cada site. Para quantificar a variação ambiental local, foram medidos em campo os valores de oxigênio dissolvido, temperatura, condutividade elétrica, pH, porcentagem de areia, silte e argila, largura e profundidade média. Em laboratório foram medidas as concentrações totais de fósforo e nitrogênio, clorofila- α , sólidos totais dissolvidos e carbono orgânico total no sedimento. Usamos índices de dissimilaridade baseados em incidência (Sørensen) e abundância de espécies (Bray-Curtis) para quantificar os padrões de diversidade beta, e particionamos suas variações em seus respectivos componentes: *turnover* e *nestedness* para o índice de Sørensen, e *balanced variation in species abundance* e *abundance gradient* para o índice de Bray-Curtis. Para quantificar a variação espacial, criamos uma matriz de vizinhança baseada em uma matriz fluvial. Usamos análises de redundância baseada em dissimilaridade simples e parcial e partição de variância para quantificar os efeitos puros e compartilhados das matrizes ambientais e espaciais resultantes sobre as matrizes de dissimilaridade geradas. A metacomunidade de macroinvertebrados apresentou valores médios intermediários de dissimilaridade de Sørensen (0,45) e Bray-Curtis (0,56), com os componentes de *turnover* e *balanced*, respectivamente, contribuindo com mais de 80% da variação dos índices. Os resultados das partições de variâncias demonstraram que os efeitos puros ambientais (8,5%) e espaciais (9,5%) contribuíram similarmente para o índice de Sørensen, com o efeito compartilhado (4,7%) apresentando menor influência relativa, mas que o espaço puro (10,3%) foi mais importante para o índice de Bray-Curtis quando comparado ao efeito ambiental (2,7%) e compartilhado (1,6%). Entretanto, para os componentes particionados do índice de Sørensen o padrão foi diferente, com o efeito compartilhado apresentando a maior contribuição para o *turnover* (12,0%), e o efeito ambiental puro (26,0%) apresentando a maior contribuição para o *nestedness*. Para o componente de *balanced* (10,3%) o padrão foi similar ao encontrado para o índice de Bray-Curtis. Nossos resultados sugerem que efeitos ambientais e espaciais atuam em conjunto na estruturação das assembleias de macroinvertebrados aquáticos de riachos intermitentes no período de secagem, mas que sua influência varia de acordo com o componente da diversidade beta analisado. Adicionalmente, nossos resultados demonstram que a presença antrópica influencia nos padrões de distribuição.

Palavras-chave: Turnover, Filtragem Ambiental, Restrição De Dispersão, Conectividade Hidrológica; Impactos antrópicos.

ABSTRACT

Environmental and spatial filters are the main determinants of the functioning of aquatic assemblages in intermittent streams. However, the relative importance of these processes may vary according to the period of the hydrological cycle and the extent of the spatial scale of the study. Despite this context dependence, little is known about how these processes influence the beta diversity of macroinvertebrates in intermittent streams of the Brazilian semiarid region. In this context, we investigated how environmental and spatial factors influence the spatial patterns of aquatic macroinvertebrate beta diversity during the drying period of streams, at an intermediate spatial scale (30 km in extent). Sampling of aquatic macroinvertebrates and environmental variables was conducted at 34 sites (50 m) distributed longitudinally in streams of the Apodi-Mossoró River Basin. Macroinvertebrates were collected in the field using D-shaped nets in different habitats along each site. To quantify local environmental variation, we measured dissolved oxygen, temperature, electrical conductivity, pH, percentage of sand, silt and clay, width and average depth. In the laboratory, we measured total phosphorus and nitrogen concentrations, chlorophyll- α , total dissolved solids, and total organic carbon in the sediment. We used dissimilarity indices based on incidence (Sørensen) and species abundance (Bray-Curtis) to quantify beta diversity patterns and partitioned their variation into their respective components: turnover and nestedness for the Sørensen index, and balanced variation in species abundance and abundance gradient for the Bray-Curtis index. To quantify spatial variation, we created a neighborhood matrix based on a fluvial matrix. We used simple and partial distance-based redundancy analyses and variance partitioning to quantify the pure and shared effects of the resulting environmental and spatial matrices on the generated dissimilarity matrices. The macroinvertebrate metacommunity showed intermediate mean dissimilarity values for Sørensen (0.45) and Bray-Curtis (0.56), with the turnover and balanced components, respectively, contributing more than 80% of the index variation. The variance partitioning results showed that pure environmental (8.5%) and pure spatial (9.5%) effects contributed similarly to the Sørensen index, with the shared effect (4.7%) showing lower relative influence, but pure space (10.3%) was more important for the Bray-Curtis index when compared to the environmental (2.7%) and shared (1.6%) effects. However, for the partitioned components of the Sørensen index the pattern was different, with the shared effect showing the largest contribution to turnover (12.0%), and the pure environmental effect (26.0%) showing the largest contribution to nestedness. For the balanced component (10.3%) the pattern was similar to that found for the Bray-Curtis index. Our results suggest that environmental and spatial effects act together in structuring aquatic macroinvertebrate assemblages in intermittent streams during the drying period, but that their influence varies according to the beta diversity component analyzed. Additionally, our results demonstrate that anthropogenic presence influences distribution patterns.

Keywords: Turnover, Environmental Filtering, Dispersal Limitation, Hydrological Connectivity, Anthropogenic Impacts.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1: Distribuição espacial dos pontos de amostragem de amostragem de variáveis ambientais e das assembleias de macroinvertebrados aquáticos nos 34 sites distribuídos nos riachos intermitentes da Bacia Hidrográfica do Rio Apodi-Mossoró, entre os meses de junho e julho.	16
Figura 2: Biplot das dbRDA's entre as variáveis ambientais e os valores de dissimilaridade do índice de Sørensen e de seus componentes particionados para as 34 assembleias de macroinvertebrados aquáticos de riachos intermitentes do semiárido brasileiro.	24
Figura 3: Biplot das dbRDA's entre as variáveis ambientais e os valores de dissimilaridade do índice de Bray-Curtis e do componente balanced variation in species abundances para as 34 assembleias de macroinvertebrados aquáticos de riachos intermitentes do semiárido brasileiro. O eixo Y apresenta os valores não explicados pela variável selecionada.	25
Figura 4: Diagramas de Venn da partição de variância dos efeitos puros e compartilhados de fatores ambientais e espaciais nos valores dos índices de dissimilaridade de Sørensen e de Bray-Curtis e de seus componentes particionados.	28

LISTA DE TABELAS

Tabela 1: Lista dos 34 sites de amostragem distribuídos nos riachos intermitentes da Bacia Hidrográfica do Rio Apodi-Mossoró. A tabela apresenta a sub-bacia ao qual cada site pertence e a sua classificação de acordo com Araújo e colaboradores (2025)	16
Tabela 2: Valores de dissimilaridade dos índices de Sørensen e Bray-Curtis e seus componentes para as assembleias de macroinvertebrados aquáticos de 34 sites distribuídos nos riachos intermitentes do semiárido brasileiro. Na tabela são exibidos os valores mínimos, máximos, médios e o desvio padrão para os índices e seus componentes particionados.	21
Tabela 3: Resultados das análises de redundância baseadas em dissimilaridade dos padrões de diversidade beta de Sørensen e de Bray-Curtis e de seus componentes particionados para as assembleias de macroinvertebrados aquáticos dos 34 sites de amostragem dos riachos intermitentes do semiárido brasileiro. A tabela apresenta a significância das variáveis ambientais e espaciais para cada índice e seus componentes. Os valores de $p < 0,05$ (em negrito) foram significativos. N = Nitrogênio, OD = Oxigênio Dissolvido.	22
Tabela 4: Resultados das análises de redundância baseadas em dissimilaridade entre a variação ambiental e espacial os padrões de diversidade beta de Sørensen e de Bray-Curtis e de seus componentes particionados para as 34 assembleias de macroinvertebrados aquáticos de riachos intermitentes do semiárido brasileiro. A tabela apresenta a significância dos modelos ambientais, espaciais e espaço-ambientais para cada índice e seus componentes. Os valores de $p < 0,05$ (em negrito) foram significativos.	26

SUMÁRIO

1.	INTRODUÇÃO	11
2.	MATERIAIS E MÉTODOS.....	15
1.	Área de Estudo	15
2.	Amostragem de Campo	17
3.	Procedimentos laboratoriais	18
4.	Medidas de Variação Espacial	19
5.	Padrões espaciais de diversidade beta	19
6.	Relações entre fatores ambientais e espaciais e a diversidade beta	20
3.	RESULTADOS.....	20
1.	Composição e padrões espaciais de diversidade beta das assembleias de macroinvertebrados aquáticos	20
2.	Relação entre fatores ambientais e espaciais e a diversidade beta de macroinvertebrados aquáticos	21
4.	Discussão.....	28
5.	Considerações Finais.....	35
6.	Referências	36
7.	Anexos	48

1. INTRODUÇÃO

A acelerada extinção de espécies associada ao impacto das ações antrópicas tem se tornado uma preocupação global nos últimos anos (Dirzo; Raven, 2003; Turnhout; Purvis, 2020). Um dos primeiros passos para traçar estratégias de mitigação visando reduzir o número de espécies atingidas é compreender a forma como as assembleias se distribuem no espaço (Sofaer et al., 2019). Diversos ecólogos propuseram variadas métricas para mensurar a estrutura das assembleias e seus mecanismos determinantes em diferentes resoluções espaciais e temporais (Pavoine; Bonsall, 2011). Essas métricas de diversidade ecológica podem ser divididas em métricas de diversidade alfa, diversidade gamma e diversidade beta (Whittaker, 1960). Enquanto a diversidade alfa quantifica a diversidade em um local, e a diversidade gamma quantifica a diversidade de uma região, a diversidade beta quantifica a dissimilaridade na composição de espécies entre pares de localidades, refletindo o efeito da heterogeneidade e de gradientes ambientais na distribuição das espécies (Baselga, 2010). Desta forma, a diversidade beta permite avaliar em conjunto efeitos na diversidade local e regional (Socolar et al., 2016).

Como forma de quantificar a diversidade beta, pesquisadores utilizam índices de dissimilaridade (ou similaridade) baseados na incidência (presença ou ausência) e baseados na abundância de espécies situadas em diferentes locais. Índices baseados na incidência permitem inferir acerca de mudanças na composição das assembleias, enquanto índices baseados na abundância quantificam mudanças na estrutura das assembleias direcionadas por variações nos padrões de dominância (Baselga, 2013, 2017). A diversidade beta pode ainda ser particionada em substituição de espécies e diferença de riqueza, visando elucidar os processos que direcionam as mudanças na dissimilaridade das assembleias. Índices baseados na incidência podem ser particionados em *turnover*, que representa a substituição de espécies, e *nestedness*, que representa o ganho ou perda de espécies em subconjuntos locais (Baselga, 2010). Similarmente, índices baseados na abundância podem ser particionados em *balanced variation in species abundances*, que quantifica a mudança proporcional da abundância entre espécies, e *abundance gradient*, que quantifica o gradiente de perda de indivíduos das espécies entre localidades (Baselga, 2017). A compreensão de quais componentes mais influenciam as assembleias permite direcionar esforços para estratégias de conservação mais

eficazes (Baselga, 2012, 2013). Por exemplo, áreas que apresentam a diversidade beta composta principalmente pelo *turnover* indicam a necessidade de um maior número de áreas para preservar a diversidade regional, enquanto áreas que apresentam a diversidade beta composta principalmente pelo *nestedness* devem ter estratégias voltadas aos locais com maior riqueza de espécies (Socolar et al., 2016). Dentro dessa perspectiva, estudos focados em diversidade beta vêm ganhando força nos últimos anos por fornecer informações essenciais de como as espécies se distribuem no espaço e de como gradientes ambientais e espaciais direcionam a organização das assembleias, entretanto, a forma como a substituição e a perda de espécies atua ainda não é bem estabelecida em ambientes altamente dinâmicos (Castro et al., 2025; Liu et al., 2022; Zbinden; Matthews, 2017).

Em ambientes perenes, onde parâmetros físicos e químicos tendem a se manter estáveis ao longo do ano, assembleias de macroinvertebrados aquáticos tendem a ser dominadas majoritariamente pela substituição de espécies, entretanto, as relações para ambientes intermitentes variam de acordo com o contexto local. Padrões de diversidade beta de assembleias de macroinvertebrados aquáticos são altamente contexto-dependentes e variam no tempo e no espaço de acordo com as características ambientais do ecossistema ao qual fazem parte (Leibold et al., 2004). Em ambientes altamente dinâmicos como riachos intermitentes, os padrões de organização das assembleias mudam de acordo com o ciclo hidrológico, apresentando diferentes configurações em sua composição e distribuição entre as fases cheias, fragmentadas e secas dos corpos hídricos (Datry; Larned; Tockner, 2014). Durante o período de secagem, onde o corpo hídrico começa a se fragmentar, é esperado um aumento da contribuição do componente de aninhamento para os padrões de diversidade beta, onde os efeitos de filtros ambientais decorrentes da fragmentação extirpam táxons mais sensíveis ao dessecação (Datry; Larned; Tockner, 2014). Neste contexto, a conectividade hídrica e consequentemente a capacidade de dispersão dos organismos estritamente aquáticos, somadas a características de resistência e de resiliência dos organismos, regulam a distribuição e os padrões de diversidade beta dos macroinvertebrados aquáticos (Dong et al., 2021; Tonkin; Heino; Altermatt, 2018).

Durante o período de secagem dos riachos, quando há a interrupção da conectividade hídrica, organismos que apresentam dispersão limitada ao ambiente aquático sofrem maior influência de filtros ambientais, favorecendo a contribuição de

componentes como o *nestedness* e o *abundance gradient* (Leigh; Datry, 2016). Por exemplo, a redução do fluxo hídrico altera características físicas e químicas da água como a turbidez, a temperatura, o oxigênio dissolvido e as concentrações de nutrientes, podendo reduzir a abundância e, em alguns casos, extirpando táxons sensíveis (Gauthier et al., 2021; Sarremejane et al., 2021). Adicionalmente, táxons com habilidade de dispersão aérea e terrestre, que podem transpor barreiras geográficas impostas pelo período de retração hídrica, buscam manchas de habitat melhores que sejam geograficamente próximas, mas inacessíveis fluvialmente (Andrade et al., 2020). Neste cenário, diferenças na capacidade de dispersão desses organismos podem favorecer a contribuição de componentes como o *turnover* e o *balanced variation in species abundance* (Gauthier et al., 2020; Hill et al., 2017; Rolls; Heino; Chessman, 2016). Entretanto, a contribuição relativa de filtros ambientais e espaciais para a estruturação dos padrões de diversidade beta varia de acordo com o componente analisado, do grupo de estudo e do contexto ambiental (De Bie et al., 2012; Grönroos et al., 2013; Heino, 2013).

Durante o período de secagem dos riachos, assembleias compostas por organismos que apresentam diferentes características de resistência, resiliência e dispersão tendem a apresentar elevados valores de dissimilaridade (Aspin; House, 2022; Burgazzi, Gemma; Guareschi, Simone; Laini, Alex, 2018; Soria et al., 2024), mas o modo como o conjunto da influência ambiental e espacial atua sob as assembleias é complexo (Banegas-Medina et al., 2021; Li et al., 2012). Portanto, para investigar a estruturação das assembleias, é fundamental utilizar grupos biológicos capazes de refletir tanto pressões ambientais quanto restrições espaciais. Neste cenário, os macroinvertebrados aquáticos são frequentemente utilizados, por exibirem ampla diversidade de traços adaptativos e variados modos de dispersão, além de serem sensíveis a gradientes ambientais (Arias-Real et al., 2022; Heino, 2013). Entretanto, o conhecimento sobre o funcionamento de metacomunidades de macroinvertebrados aquáticos em riachos intermitentes é bastante escasso quando comparado a corpos hídricos perenes e estuarinos (Leigh et al., 2016). Por exemplo, estudos em estuários da costa semiárida do Brasil apontam o turnover como principal componente direcionador da diversidade beta em assembleias de macroinvertebrados aquáticos (Gomes et al., 2020; Medeiros et al., 2021), mas poucos estudos investigaram padrões para riachos intermitentes (Farias et al., 2020; Rocha; Medeiros; Andrade, 2012).

Os riachos intermitentes do semiárido brasileiro enfrentam uma elevada pressão devido a demandas para irrigação e dessedentação humana e animal (Araújo et al., 2025; Barbosa et al., 2012). Como consequência, o uso intensivo de riachos intermitentes para fins antrópicos, aliado à construção de barramentos próximos a zonas urbanas, é amplamente observado (Blicharska et al., 2024; Refati et al., 2023). A intervenção humana nesses corpos hídricos pode modificar substancialmente os parâmetros limnológicos e morfométricos de rios e riachos intermitentes em diversas escalas. Por exemplo, a construção de barragens destinadas ao beneficiamento de comunidades humanas gera um efeito em ampla escala ao restringir o fluxo hídrico em direção a jusante (Grill et al., 2019, 2015), reduzir a conectividade fluvial (Meynell; Metzger; Stuart, 2024), interferir no tamanho e na permanência dos corpos hídricos (Grill et al., 2019; Meynell; Metzger; Stuart, 2024) e alterar a estrutura das comunidades bióticas (Costa; Sant'Anna; Young, 2023). Dada a importância desses corpos hídricos para o abastecimento e consumo humano, e a relevância de sua biota para manutenção de seus serviços ecossistêmicos (Fovet et al., 2021), adquirir informações sobre os padrões de distribuição das assembleias de macroinvertebrados aquáticos em riachos intermitentes da região é essencial para traçar estratégias de conservação eficazes (Vorste; Sarremejane; Datry, 2020).

Mediante o exposto, o presente trabalho visou investigar os padrões de diversidade beta e de seus componentes particionados (*turnover* e *nestedness* e *balanced variation in species abundance* e *gradiente abundance*) para assembleias de macroinvertebrados aquáticos de 34 sites de riachos intermitentes da bacia hidrográfica do rio Apodi-Mossoró, localizada no semiárido brasileiro, durante o período de secagem dos riachos. Apresentamos como hipótese principal que a *turnover* e o *balanced variation in species abundance* são os principais estruturadores dos padrões de dissimilaridade de macroinvertebrados aquáticos da região. Adicionalmente, buscamos compreender a relação entre os efeitos ambientais e espaciais com os padrões de diversidade beta, apresentando como hipótese que os valores de dissimilaridades serão elevados em decorrência do período do estudo, e que grupos com melhores capacidades adaptativas ao período apresentarão maior dominância nas assembleias. Adicionalmente, esperamos que ambos os efeitos (ambientais e espaciais) são importantes para a estruturação das assembleias, mas que sua contribuição varia de acordo com o componente da diversidade beta analisado.

2. MATERIAIS E MÉTODOS

1. Área de Estudo

A área de estudo é localizada no médio curso superior da Bacia do Rio Apodi-Mossoró, no estado do Rio Grande do Norte, Nordeste brasileiro. (Figura 1). A bacia abrange uma área total de 14.276 km² e é contida no domínio da Caatinga, onde a região apresenta clima semiárido com pluviosidade média anual inferior a 700 mm³, sendo classificada como BSw'h' segundo Köppen. Apesar de contida no semiárido brasileiro, a área de estudo também apresenta florestas semidecíduas ombrófilas abertas, com temperaturas médias anuais de 23 °C e precipitação média anual de 1100 mm (Maia; Bezerra, 2012; Silva, 2022). O período chuvoso na região ocorre entre janeiro e junho, enquanto o período seco costuma se estender entre os meses de julho e dezembro. As drenagens da bacia são caracterizadas pela predominância de rios e riachos intermitentes, com a presença de trechos perenizados artificialmente pela presença de uma elevada densidade de barragens (Araújo, 2011; Silva, 2022).

A área do estudo é contida dentro dos limites territoriais dos municípios de Porta Alegre, Umarizal, Riacho da Cruz, Martins, Olho d'água dos Borges e Viçosa, apresentando diferentes níveis de antropização. A maior parte dos pontos de amostragem apresentam indicativos de atividades agropecuária, como a presença de animais de criação (bovinos e equinos) e plantações de milho, sorgo, feijão e cana de açúcar (Araújo et al., 2025). Além disso, alguns pontos de amostragem apresentavam proximidade com pequenos centros urbanos, com cerca de 10 mil habitantes, apresentando sinais de assoreamento e de atividades como a extração de areia. A área é ainda contida em duas sub-bacias principais (Tabela 1), onde a maior parcela dos pontos de amostragem com elevada antropização segundo os parâmetros estabelecidos por Araújo e colaboradores (2025) é presente na segunda sub-bacia (pontos de amostragem 19 ao 34), enquanto os pontos de amostragem com maior cobertura vegetal são presentes na primeira sub-bacia (pontos de amostragem 01 ao 18).

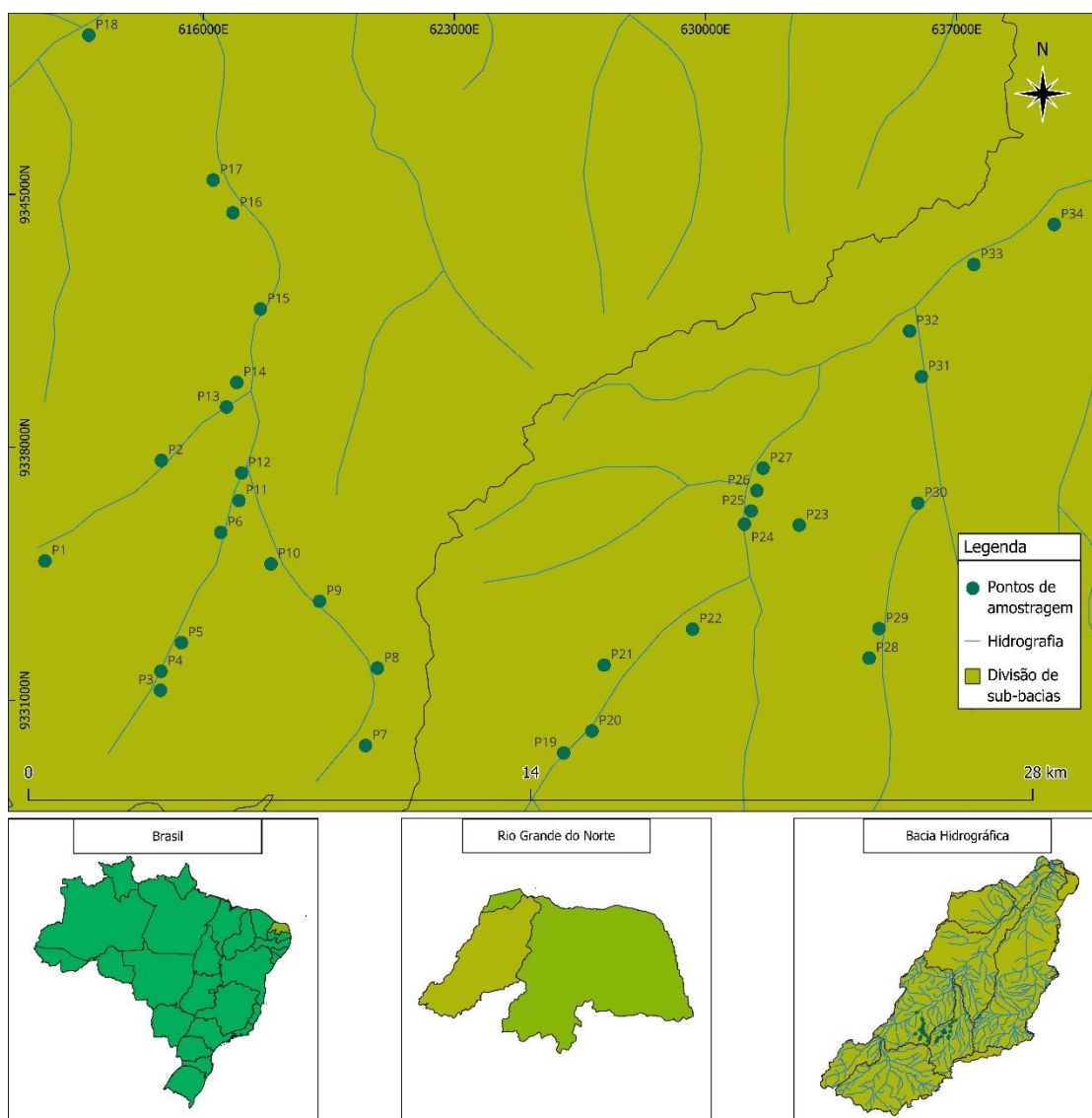


Figura 1: Distribuição espacial dos pontos de amostragem de amostragem de variáveis ambientais e das assembleias de macroinvertebrados aquáticos nos 34 sites distribuídos nos riachos intermitentes da Bacia Hidrográfica do Rio Apodi-Mossoró, entre os meses de junho e julho.

Tabela 1: Lista dos 34 sites de amostragem distribuídos nos riachos intermitentes da Bacia Hidrográfica do Rio Apodi-Mossoró. A tabela apresenta a sub-bacia ao qual cada site pertence e a sua classificação de acordo com Araújo e colaboradores (2025)

Site	Sub-bacia	Classificação
S01	1 ^a	Agropecuário
S02	1 ^a	Florestal
S03	1 ^a	Urbano
S04	1 ^a	Florestal

S05	1 ^a	Agropecuário
S06	1 ^a	Agropecuário
S07	1 ^a	Florestal
S08	1 ^a	Florestal
S09	1 ^a	Urbano
S10	1 ^a	Urbano
S11	1 ^a	Florestal
S12	1 ^a	Florestal
S13	1 ^a	Florestal
S14	1 ^a	Florestal
S15	1 ^a	Florestal
S16	1 ^a	Florestal
S17	1 ^a	Florestal
S18	1 ^a	Florestal
S19	2 ^a	Agropecuário
S20	2 ^a	Agropecuário
S21	2 ^a	Agropecuário
S22	2 ^a	Urbano
S23	2 ^a	Urbano
S24	2 ^a	Agropecuário
S25	2 ^a	Agropecuário
S26	2 ^a	Agropecuário
S27	2 ^a	Agropecuário
S28	2 ^a	Florestal
S29	2 ^a	Florestal
S30	2 ^a	Florestal
S31	2 ^a	Agropecuário
S32	2 ^a	Agropecuário
S33	2 ^a	Agropecuário
S34	2 ^a	Agropecuário

2. Amostragem de Campo

Os macroinvertebrados foram coletados em 34 sites de amostragem distribuídos em 10 riachos intermitentes, contidos em duas sub-bacias da região, entre junho e julho de 2022, correspondente ao final do período chuvoso e início do período seco, onde a maioria dos riachos apresentavam fragmentação hidrológica, com alguns apresentando somente poças. Cada ponto de amostragem consistiu em um transecto longitudinal de 50 m. Os indivíduos foram capturados com uma rede entomológica do tipo D em três seções de amostragem definidas a cada 16m do transecto (0 –16m, 17 – 32m, 33 – 50m). A amostragem foi realizada por dois coletores, cada um em uma margem do riacho, onde três varridas eram realizadas

por seção por cada coletor, totalizando seis varridas por seção e 18 por transecto, amostrando ao todo, cerca de 18m². Todas as amostras da assembleia foram agrupadas em apenas uma amostra composta, por site de coleta. Os indivíduos coletados estavam aderidos ao sedimento, presentes na coluna d'água, plantas aquáticas como bancos de macrófitas ou a rochas do leito dos riachos. Foram amostrados todos os ambientes do corpo do riacho, incluindo as porções que apresentavam macrófitas e quedas d'água. As coletas foram realizadas no sentido contrário ao fluxo do rio, para reduzir a interferência da suspensão de material particulado do sedimento sobre a comunidade. Todo o material biológico coletado foi armazenado em sacos plásticos com álcool 70%.

Como variáveis morfométricas foram medidos os valores de largura (m) e profundidade (cm) médios dos riachos, os quais foram obtidos partir das medidas pontuais em cada parcela dos transectos.

3. Procedimentos laboratoriais

Em laboratório, o material foi lavado, separado com auxílio de peneiras de malha de 5 mm e armazenado em potes plásticos com álcool 70% e corado com rosa de bengala 1% por um período mínimo de 48 horas. Foi realizado um procedimento de subamostragem (Haase et al., 2004), onde o material de cada ponto foi despejado em uma bandeja com 12 quadrículas e homogeneizado, e analisado o material de quadrículas aleatórias em bandejas luminosas até o valor de 350 indivíduos. Os indivíduos triados foram identificados até o menor nível taxonômico possível (maioria em família), de acordo com Mugnai, Nessimian e Baptista (2010), e quando necessário, o auxílio de especialistas em entomologia da região. Os indivíduos das ordens Ephemeroptera, Lepidoptera e Odonata que não apresentavam integridade física para identificação em nível de família foram removidos das análises posteriores.

Para caracterizar a variação ambiental local foram medidas um conjunto de variáveis físicas e químicas da água e do sedimento. Como variáveis da água, foram medidos em campo os valores de oxigênio dissolvido (mg/L) e temperatura (°C) através de uma sonda Hach, e condutividade elétrica (µS/cm) através de um condutivímetro. Adicionalmente, foram coletadas três amostras de 500 ml de água em garrafas plásticas para medir os valores de fósforo total (µg/L), nitrogênio total (µg/L) pelo método de Kjeldahl, clorofila-a (µg/L) através do método espectrofotométrico

com extração a partir de acetona 90%, sólidos totais dissolvidos (mg/L) e pH em laboratório. Para quantificar as variáveis do sedimento, foram coletadas em campo cinco amostras do sedimento nas margens e no centro dos riacho, que foram armazenadas como uma única amostra composta que representasse toda a extensão do site amostrado e levada ao laboratório para quantificar os valores de carbono orgânico total (COT) ($\mu\text{g/L}$) por titulação em triplicata e o percentual das frações de areia, silte e argila (%), sendo a fração de areia quantificada por tamisação, a fração de argila por sedimentação e a fração de silte pela diferença entre as duas. Os valores das variáveis ambientais estão apresentados no anexo 1.

4. *Medidas de Variação Espacial*

Para quantificar a variação espacial, foi construída uma matriz de distância fluvial através do pacote *riverdist*, utilizando as coordenadas geográficas dos pontos de amostragem e um *shapefile* com a malha de drenagem simplificada da região. A malha hidrográfica foi corrigida através do pacote, para gerar a matriz de distância. Em seguida, a matriz de distância fluvial foi utilizada para construção de uma matriz de vizinhança (PCNM).

5. *Padrões espaciais de diversidade beta*

Foram calculadas matrizes de dissimilaridade baseadas na incidência (índice de Sørensen) e na abundância (índice de Bray-Curtis) para investigar os padrões espaciais de diversidade beta das 34 assembleias de macroinvertebrados aquáticos. A matriz de dissimilaridade do índice de Sørensen foi decomposta em uma matriz de *turnover* e uma matriz de *nestedness* para avaliar a influência da substituição de táxons (*turnover*) e diferença de riqueza (*nestedness*) entre as assembleias (Baselga, 2012). A matriz de dissimilaridade do índice de Bray-Curtis foi decomposta em uma matriz de *balanced variation in species abundances* e uma matriz de *abundance gradient* para avaliar a substituição de indivíduos entre táxons (*balanced*) e a perda de indivíduos entre as assembleias (*gradient*) (Baselga, 2013). Para permitir comparações robustas da composição das assembleias e minimizar o efeito de diferenças no esforço amostral, os dados brutos de abundância dos táxons foram submetidos a um processo de rarefação através do comando *rrarefy*, utilizando como valor mínimo a abundância da menor assembleia amostrada (350 indivíduos).

6. *Relações entre fatores ambientais e espaciais e a diversidade beta*

Foram utilizadas análises de redundância baseadas em dissimilaridade (dbRDA's) simples e parciais (Oksanen et al., 2001) para avaliar o efeito puro e compartilhado dos fatores ambientais e espaciais nos padrões de diversidade beta das assembleias. Antes das análises de dbRDA, as variáveis ambientais foram padronizadas através do *scale* para que todas as variáveis apresentassem média zero e desvio padrão um. A escolha das variáveis ambientais e espaciais foi realizada através de um procedimento de seleção *forward* ($p < 0,05$), enquanto a significância dos modelos e eixos das dbRDA's foi calculada através de permutações ($n=999$). A importância relativa dos controles ambientais e espaciais, bem como sua interação foram quantificadas através do método de partição de variância de Borcard et al. (1992). Todas as análises estatísticas foram realizadas no software R (R Core Team, 2024), através dos pacotes *vegan* (Oksanen et al., 2001), *betapart* (Baselga et al., 2012), *sf* (Pebesma; Bivand, 2023) e *riverdist* (Tyers, 2016), e o preparo dos gráficos através dos pacotes *ggplot2* (Wickham, 2016) e *ggrepel* (Slowikowski, 2016).

3. RESULTADOS

1. *Composição e padrões espaciais de diversidade beta das assembleias de macroinvertebrados aquáticos*

Um total de 11.349 indivíduos pertencentes a assembleia de macroinvertebrados aquáticos foram identificados nos 34 sites de amostragem dos riachos intermitentes do semiárido brasileiro. Esses indivíduos foram distribuídos em 14 ordens e 65 famílias ou grupos (Anexo 1). A ordem Díptera apresentou a maior abundância relativa (44,0%), com destaque para a família Chironomidae (35,7%) que foi a mais dominante no estudo. Na sequência a ordem Hygrophila (17,1%), com destaque para a família Planorbidae (16,2%), e pela ordem Sorbeoconcha, representada pela família Thiaridae (13,2%). Os pontos apresentaram uma riqueza média de 20 famílias (desvio padrão = 4,58), onde as ordens mais presentes foram a Coleoptera com 11 famílias e a ordem Hemiptera com 10 famílias.

Para o índice de Sørensen, a diversidade beta total apresentou um valor médio de 0,455, direcionada principalmente pelo componente de *turnover*, que contribuiu com 80,4% do padrão, enquanto o componente de aninhamento contribuiu com

19,6%. Para o índice de Bray-Curtis, a diversidade beta total apresentou um valor médio de 0,558 com o componente *balanced* como predominante, representando 96,7% do padrão e o componente *gradient* representando apenas 3,3% (Tabela 1).

Tabela 2: Valores de dissimilaridade dos índices de Sørensen e Bray-Curtis e seus componentes para as assembleias de macroinvertebrados aquáticos de 34 sites distribuídos nos riachos intermitentes do semiárido brasileiro. Na tabela são exibidos os valores mínimos, máximos, médios e o desvio padrão para os índices e seus componentes particionados.

Métrica	Média	Desvio Padrão	Mínimo	Máximo
Sørensen	0,455	0,103	0,176	0,805
Turnover	0,366	0,122	0,063	0,733
Aninhamento	0,089	0,079	0,000	0,474
Bray-Curtis	0,558	0,176	0,117	0,912
Balanced	0,540	0,184	0,074	0,911
Gradient	0,018	0,025	0,000	0,110

2. Relação entre fatores ambientais e espaciais e a diversidade beta de macroinvertebrados aquáticos

Para o índice de Sørensen (Tabela 2) foram selecionadas as variáveis pH ($p = 0,001$) e oxigênio dissolvido ($p = 0,019$), onde o primeiro eixo da dbRDA explicou 14,7% da variação. Para o componente *turnover* foram selecionadas as variáveis pH ($p = 0,001$) e nitrogênio ($p = 0,032$), onde o primeiro eixo da dbRDA explicou 20,1% da variação. E para o componente *nestedness* as variáveis oxigênio dissolvido ($p = 0,005$) e porcentagem de argila ($p = 0,014$), com o primeiro eixo da dbRDA explicando 31,2% da variação (Figura 2). Para o índice de Bray-Curtis, apenas a variável

profundidade ($p = 0,031$) foi selecionada, com o primeiro eixo da dbRDA explicando 7,2% da variação, o mesmo ocorreu para o componente *balanced* ($p = 0,035$), com o primeiro eixo explicando 7,4% da variação (Figura 3), entretanto, nenhuma variável foi selecionada para o componente *gradient* em decorrência da sua baixa contribuição para os padrões de dissimilaridade de Bray-Curtis.

Para o índice de Sørensen, foram selecionadas as variáveis espaciais PCNM4 ($p = 0,027$) e PCNM10 ($p = 0,003$), indicando que a estrutura espacial também contribui para os padrões de similaridade entre as amostras, enquanto PCNM1 não foi significativa ($p = 0,757$). Para o componente de *turnover*, apenas a variável espacial PCNM4 foi selecionada ($p = 0,017$), sugerindo um componente espacial mais restrito para este aspecto da dissimilaridade. Para o *nestedness*, a variável espacial PCNM10 ($p = 0,030$) foi selecionada, evidenciando que a perda aninhada de espécies também é espacialmente estruturada. No índice de Bray-Curtis e no componente de *balanced*, as variáveis espaciais PCNM4 ($p = 0,028$ e $0,027$, respectivamente) e PCNM3 ($p = 0,011$ e $0,015$, respectivamente) foram significativas, demonstrando forte dependência espacial. Todos os modelos foram significativos, com apenas o primeiro eixo sendo significativo para ambos os índices, com exceção do componente *gradient* (Tabela 3).

Tabela 3: Resultados das análises de redundância baseadas em dissimilaridade dos padrões de diversidade beta de Sørensen e de Bray-Curtis e de seus componentes particionados para as assembleias de macroinvertebrados aquáticos dos 34 sites de amostragem dos riachos intermitentes do semiárido brasileiro. A tabela apresenta a significância das variáveis ambientais e espaciais para cada índice e seus componentes. Os valores de $p < 0,05$ (em negrito) foram significativos. N = Nitrogênio, OD = Oxigênio Dissolvido.

Índice	Modelo	Variável	Soma dos Quadrados	F	P
Sørensen	Ambiental	pH	0,44	5,23	0,001
		OD	0,23	2,69	0,019
	Espacial	PCNM4	0,21	2,48	0,027
		PCNM1	0,54	0,64	0,757

		PCNM10	0,31	3,71	0,003
Turnover	Ambiental	pH	0,42	7,19	0,001
		N	0,14	2,42	0,032
	Espacial	PCNM4	0,19	3,24	0,017
		PCNM1	0,05	0,81	0,561
		PCNM3	0,05	0,79	0,568
Nestedness	Ambiental	OD	0,05	11,92	0,005
		Argila (%)	0,03	6,98	0,014
	Espacial	PCNM10	0,03	6,32	0,030
Bray-Curtis	Ambiental	Profundidade	0,41	2,76	0,031
	Espacial	PCNM4	0,40	2,69	0,028
		PCNM3	0,44	3,02	0,011
Balanced	Ambiental	Profundidade	0,40	2,87	0,035
	Espacial	PCNM4	0,38	2,74	0,027
		PCNM3	0,44	3,14	0,015

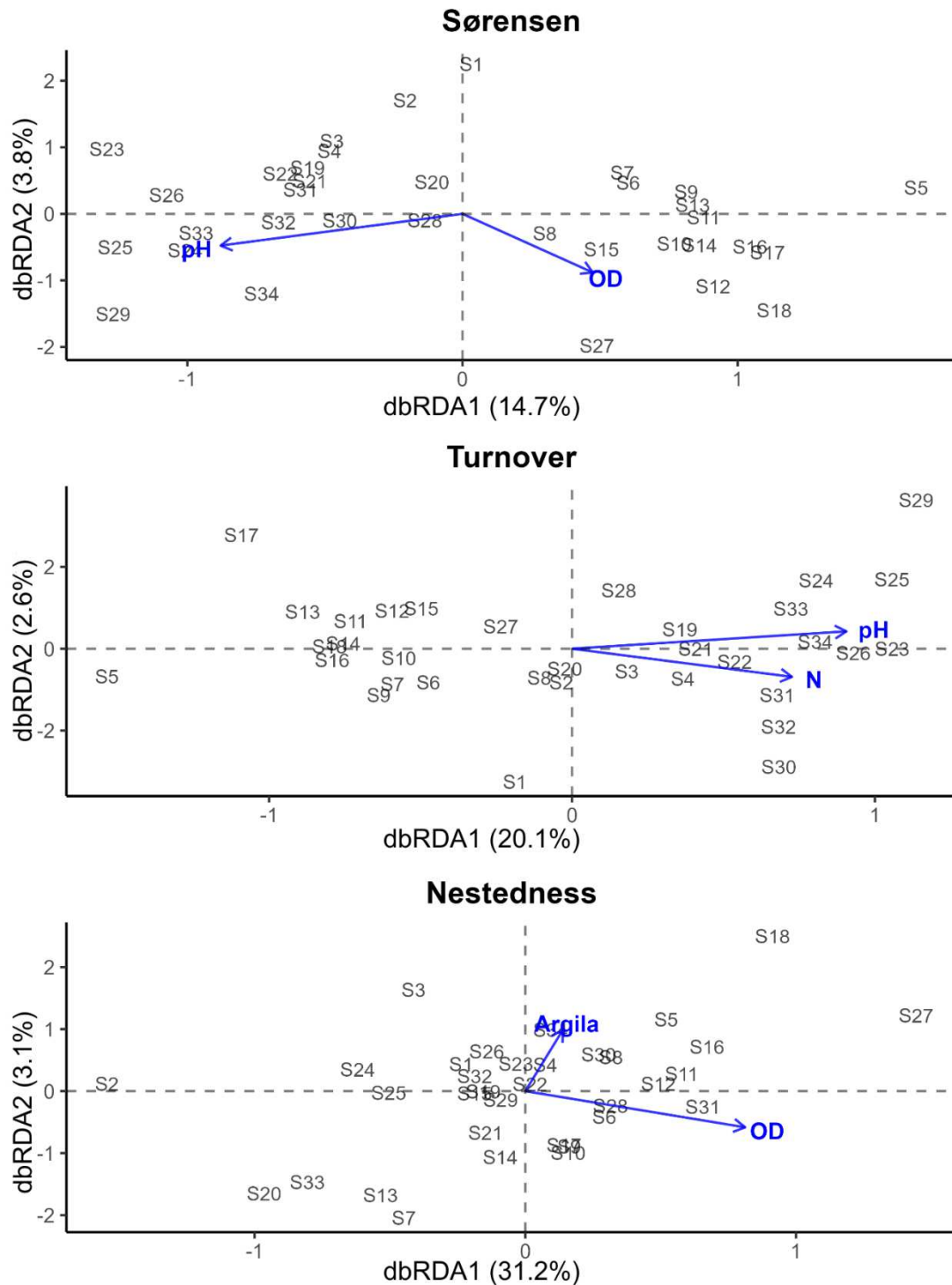


Figura 2: Biplot das dbRDA's entre as variáveis ambientais e os valores de dissimilaridade do índice de Sørensen e de seus componentes particionados para as 34 assembleias de macroinvertebrados aquáticos de riachos intermitentes do semiárido brasileiro.

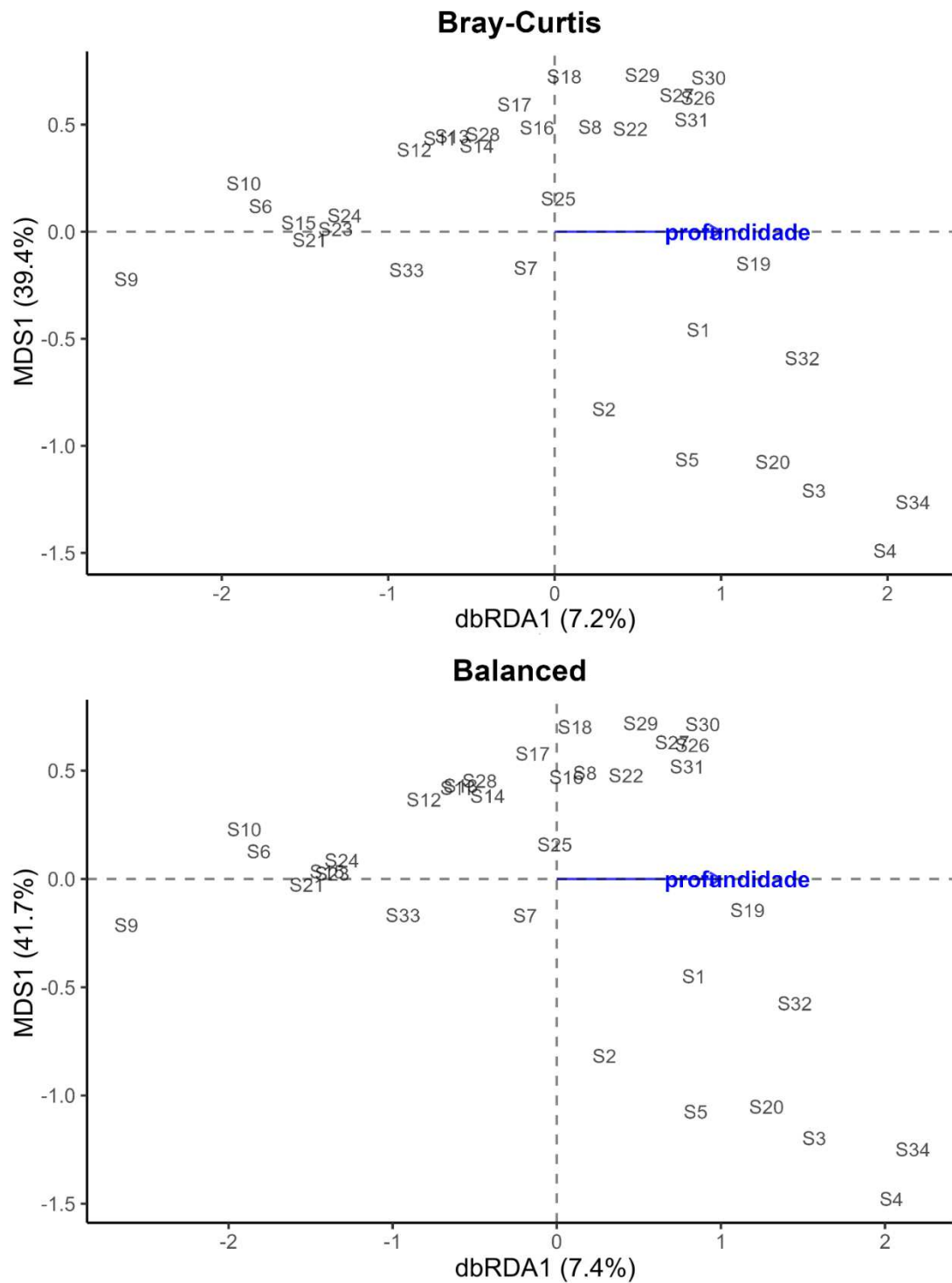


Figura 3: Biplot das dbRDA's entre as variáveis ambientais e os valores de dissimilaridade do índice de Bray-Curtis e do componente balanced variation in species abundances para as 34 assembleias de macroinvertebrados aquáticos de riachos intermitentes do semiárido brasileiro. O eixo Y apresenta os valores não explicados pela variável selecionada.

Tabela 4: Resultados das análises de redundância baseadas em dissimilaridade entre a variação ambiental e espacial os padrões de diversidade beta de Sørensen e de Bray-Curtis e de seus componentes particionados para as 34 assembleias de macroinvertebrados aquáticos de riachos intermitentes do semiárido brasileiro. A tabela apresenta a significância dos modelos ambientais, espaciais e espaço-ambientais para cada índice e seus componentes. Os valores de $p < 0,05$ (em negrito) foram significativos.

Índice	Modelo	Soma dos Quadrados	F	P
Sørensen	Ambiental	0,67	3,53	0,002
	Espacial	0,79	2,83	0,001
	Espaço-Ambiental	1,24	2,95	0,001
Turnover	Ambiental	0,56	4,54	0,001
	Espacial	0,59	3,19	0,001
	Espaço-Ambiental	0,84	2,89	0,002
Nestedness	Ambiental	0,08	8,07	0,004
	Espacial	0,04	6,48	0,039
	Espaço-Ambiental	0,11	8,41	0,002
Bray-Curtis	Ambiental	0,41	2,47	0,037
	Espacial	0,95	3,15	0,005
	Espaço-Ambiental	1,24	2,82	0,002
Balanced	Ambiental	0,40	2,56	0,031
	Espacial	0,93	3,23	0,004

Espaço- Ambiental	1,21	2,92	0,007
----------------------	------	------	-------

Para o índice de Sørensen a partição de variância demonstrou que o efeito ambiental puro (8,5%) e espacial puro (9,5%) contribuem de forma similar para o padrão observado, e o efeito compartilhado exerce menor influência relativa (4,7%). Para o componente *turnover*, o efeito compartilhado apresentou a maior contribuição (12,0%), seguida do efeito ambiental puro (5,7%) e espacial puro (4,6%). Para o componente *nestedness*, o efeito ambiental puro apresentou a maior contribuição (26,0%), seguido do efeito espacial puro (10,3%) e do efeito compartilhado (4,0%). Para o índice de Bray-Curtis, o efeito espacial puro apresentou a maior contribuição (10,0%), seguido do efeito ambiental puro (2,7%) e do efeito compartilhado (1,6%). O mesmo padrão foi observado para o componente *balanced*, com efeito espacial puro como predominante (10,3%), seguido do efeito ambiental puro (2,0%) e do efeito compartilhado (1,6%). O componente *gradient* não foi explicado por nenhum dos efeitos puros ou pelo efeito compartilhado (Figura 4).

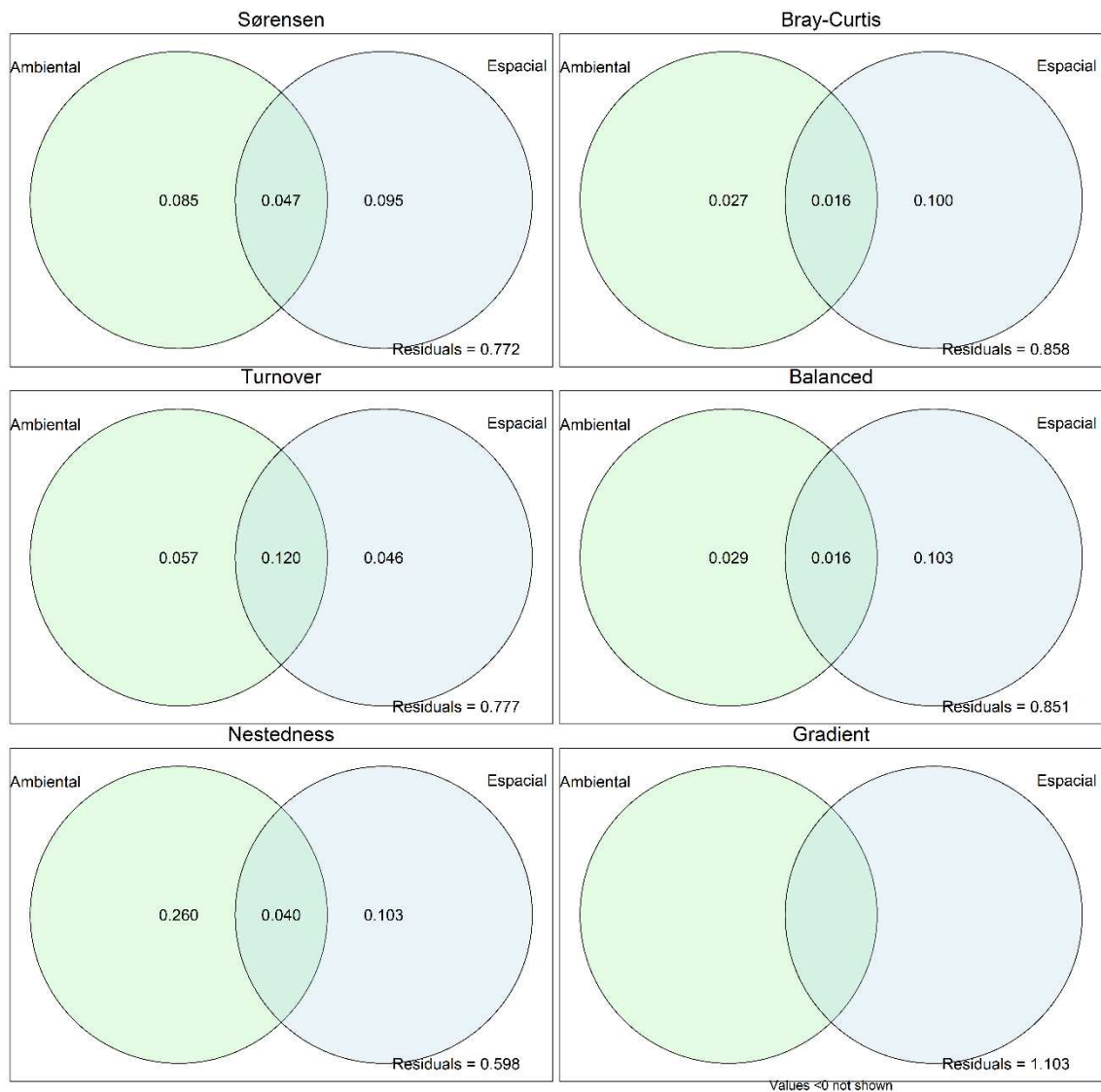


Figura 4: Diagramas de Venn da partição de variância dos efeitos puros e compartilhados de fatores ambientais e espaciais nos valores dos índices de dissimilaridade de Sørensen e de Bray-Curtis e de seus componentes particionados.

4. Discussão

Neste estudo, buscamos compreender quais os mecanismos determinantes da diversidade beta da metacomunidade de macroinvertebrados aquáticos de riachos intermitentes do semiárido brasileiro, durante o período de secagem, em uma escala espacial intermediária. Neste contexto, testamos a hipótese de que os valores de dissimilaridade seriam elevados em função do período de secagem dos riachos, onde grupos com características fisiológicas de resistência apresentariam maior dominância, e o *turnover* e o *balanced* são os componentes mais importantes da

diversidade beta da metacomunidade de macroinvertebrados aquáticos. Nossa hipótese foi parcialmente corroborada, uma vez que observamos valores intermediários de diversidade beta, mas com a predominância do componente de *turnover* e do componente de *balanced variation in abundance*, que representam mais de 80% dos padrões de diversidade beta encontrados em nosso estudo. Além disso, encontramos que o efeito puro espacial é o principal direcionador dos padrões de diversidade beta para o índice de Sørensen e de Bray-Curtis, mas que o efeito puro ambiental e o efeito compartilhado (espaço-ambiental) também são importantes estruturadores das assembleias de macroinvertebrados aquáticos do semiárido brasileiro durante o período supracitado, especialmente para o índice de Sørensen. Nossos resultados também demonstraram que a contribuição dos efeitos ambientais, espaciais e espaço-ambientais variam em relação ao componente da diversidade beta analisado.

Nossos resultados evidenciaram que os valores de diversidade beta da metacomunidade de macroinvertebrados aquáticos são intermediários tanto para o índice de Sørensen quanto para o índice de Bray-Curtis. Esses valores podem ser reflexo da escala espacial utilizada (Burgazzi, Gemma; Guareschi, Simone; Laini, Alex, 2018; Waite et al., 2014). A distribuição dos pontos de amostragem no biplot da dbRDA para o índice de Sørensen em nosso estudo corrobora essa premissa, onde a divisão dos pontos no espaço bidimensional segue a separação das sub-bacias. Em escalas espaciais de extensão pequena e intermediária, a variação ambiental, apesar de significativa, apresenta pouca variação, reduzindo o efeito de filtros puramente ambientais sobre as assembleias. Araújo e colaboradores (2025), que trabalharam com os mesmos pontos de amostragem em uma avaliação da qualidade de água e sedimento, demonstram que existe uma diferença no grau de antropização das duas sub-bacias, influenciadas pelos usos agrícolas da região. O efeito de filtros ambientais induzidos por atividades antrópicas pode alterar a estrutura das assembleias ao longo do tempo (Bacca et al., 2021; Csercsa et al., 2019), e o padrão estudado pode ser reflexo da composição dos pontos de amostragem anterior ao período de amostragem, decorrentes do efeito da antropização sobre os riachos estudados. Entretanto, essas diferenças ocorrem entre as duas sub-bacias, não apresentando forte variação entre pontos de amostragem que ocorrem dentro dos limites geográficos de cada uma delas, o que pode aumentar a similaridade entre pontos de amostragem contidos na mesma malha hidrográfica (e.g. pontos 01 ao 18),

demonstrando que apesar da influência antrópica, os padrões observados possivelmente são um reflexo da escala espacial.

Os valores intermediários de dissimilaridade encontrados em nosso estudo também podem ser um reflexo da composição dos sites das assembleias amostradas. A alta frequência de ocorrência e dominância de algumas famílias, como as famílias Chironomidae e Thiaridae, dilui o efeito da mudança da composição em termos de diversidade beta. Esses padrões de dominância podem estar associados a adaptações fisiológicas que aumentam a amplitude de tolerância desses grupos a determinadas condições ambientais. Por exemplo, larvas de Chironomidae costumam apresentar hemoglobina, o que possibilita a esses organismos maior eficácia no processo de obtenção de oxigênio mesmo quando presente em baixas concentrações (Gomes et al., 2020). Moluscos da família Thiaridae, por sua vez, apresentam uma alta capacidade reprodutiva, adotando estratégias como a partenogênese, que maximiza a sua ocorrência e abundância, principalmente em períodos adversos como o início da seca, onde seu potencial como competidor é maximizado (Okumura; Rocha, 2020; Santos; Eskinazi-Sant'Anna, 2010). Esses organismos apresentam uma alta capacidade de resistência a características ambientais adversas, com registros em ambientes altamente perturbados, e podem diluir o efeito de filtros ambientais nos valores de diversidade beta (Fritz; Dodds, 2004; Wang et al., 2024b). De fato, os mesmos pontos de amostragem apontados no estudo de Araújo e colaboradores como majoritariamente antrópicos, em nosso banco de dados são frequentemente dominados pelas famílias de moluscos Planorbidae e Thiaridae, e pela família de Diptera Culicidae, e essas famílias são frequentemente associadas a ambientes poluídos e antrópicos (Guimarães; Souza; Soares, 2001; Santos; Eskinazi-Sant'Anna, 2010; Stein et al., 2016), demonstrando que o padrão observado em nosso estudo é coerente com a expectativa de trabalhos anteriores, em função da dominância de táxons com alta resistência.

Como apresentado anteriormente, nossa hipótese principal apontava o *turnover* e o *balanced* como os principais componentes dos padrões de diversidade beta da metacomunidade de macroinvertebrados aquáticos dos riachos intermitentes da região e foi corroborada pelos nossos resultados. Nosso estudo foi realizado durante o período de secagem dos riachos, onde alguns trechos já apresentavam descontinuidade e alguns apresentavam apenas poças de água. Neste cenário, a redução do fluxo hidrológico restringe a capacidade de dispersão dos organismos,

aumentando a influência de condições ambientais, como o aumento de temperatura e a redução da disponibilidade de oxigênio, causando a extirpação de táxons pouco resistentes. (Banegas-Medina et al., 2021; Leigh; Datry, 2016). Resultados similares foram encontrados em ambientes montanhosos (Piano et al., 2020) e em rios neotropicais com elevada densidade de barramentos (Castro et al., 2025), onde a restrição de dispersão induzida pela intermitência e por barreiras geográficas deixam a assembleia exposta a múltiplas pressões que podem extirpar ou favorecer o aumento da dominância de determinados organismos (Fritz; Dodds, 2004; McPeck; Resetarits; Holt, 2024; Peláez; Pavanelli, 2019), favorecendo a substituição de táxons e o aumento da flutuação dos padrões espaciais de dominância. Em conjunto com os nossos resultados, os estudos sugerem que em ambientes onde a dispersão dos macroinvertebrados aquáticos é limitada, a substituição de táxons é predominante.

Ao avaliar a influência de fatores ambientais nos padrões de diversidade beta, encontramos uma relação significativa com os valores de pH e de oxigênio dissolvido para o índice de Sørensen. A relação entre pH e a diversidade de macroinvertebrados aquáticos é bastante conhecida na literatura (Berezina, 2001; Dalu et al., 2025; Dou et al., 2022; Spyra; Cieplik; Kaszyca-Taszakowska, 2023), principalmente como um fator limitante em condições extremas. O pH também atua como um fator que varia em conjunto com outras variáveis ambientais, como oxigênio dissolvido (Wang et al., 2024a) e nitrogênio (Dou et al., 2022), e atua como fator importante na disponibilidade de nutrientes como bicarbonato de cálcio para moluscos (Ninokawa et al., 2024), que representam parte considerável do nosso banco de dados (>30%). Nosso resultado entra em consonância com a literatura, demonstrando que o pH é um fator crucial na estruturação das assembleias de macroinvertebrados aquáticos. A relação com o oxigênio dissolvido também é bastante conhecida na literatura, e frequentemente associada a distúrbios antrópicos (Akhtar et al., 2021; Rabalais et al., 2010). Atividades antrópicas próximas a corpos hídricos, como o despejo de resíduos industriais e agrícolas no corpo hídrico, podem aumentar a disponibilidade de nutrientes como nitrogênio, fósforo e clorofila-a, que são indicativos de eutrofização, processo que reduz a disponibilidade de oxigênio na água (Morote-Sánchez et al., 2025; Zhou et al., 2025). Adicionalmente, a redução da vegetação ripária torna o corpo hídrico mais susceptível a receber descargas de dejetos agrícolas e industriais, intensificando o processo de eutrofização (Liu et al., 2023; Lyu et al., 2021; Mello et al., 2018). Níveis baixos de oxigênio dissolvido podem reduzir a riqueza de espécies

da assembleia (Croijmans; De Jong; Prins, 2021; Lucchesi; Chipps; Schumann, 2022) e favorecer táxons tolerantes a condições de hipoxia como Culicidae e Thiaridae, levando ao aumento da dominância desses táxons (Ding; Rong; Shan, 2016; Verdonschot et al., 2015). Os maiores valores de oxigênio dissolvido foram associados principalmente a dissimilaridade de pontos presentes na primeira sub-bacia, que apresenta menor grau de antropização e maior concentração de táxons sensíveis a distúrbios (e.g. *Trichoptera*, *Ephemeroptera*), o que sugere que a ocupação antrópica presente na segunda sub-bacia reduz a disponibilidade de oxigênio nos riachos intermitentes da região.

Os resultados indicaram uma relação significativa entre o *turnover* e as variáveis pH e nitrogênio. Esse padrão sugere que ambientes com elevada concentração de nutrientes, particularmente de nitrogênio, promovem uma modificação na estrutura das assembleias via *species sorting*. Esse efeito foi mais pronunciado na segunda sub-bacia, área sob maior influência antrópica. Nesse contexto, o aporte de resíduos agrícolas e industriais eleva as concentrações de nitrogênio (Corbi et al., 2018; Liu et al., 2021), o que pode alterar a estrutura das teias tróficas (Champagne et al., 2022), levar à extinção local de táxons sensíveis (e.g., *Trichoptera*; Zhang et al., 2021) e facilitar a invasão por espécies oportunistas (Dickey et al., 2021; Wang et al., 2020). Em conjunto, esses mecanismos podem modificar a estrutura das assembleias e explicar o aumento observado no *turnover*.

Nossos resultados apontaram uma relação significativa entre os valores da fração de argila e de oxigênio dissolvido com os valores de *nestedness*. Em alguns de nossos pontos de amostragem, observamos indicativos de retirada de areia nos riachos. Esses resultados sugerem que atividades antrópicas influenciam a estrutura da diversidade beta de macroinvertebrados aquáticos. Por exemplo, a remoção da camada de areia remove parte dos táxons que estão aderidos ou necessitam do habitat arenoso, gerando padrões de *nestedness* (Brysiewicz; Czerniejewski; Sieczko, 2024; Zou et al., 2019). Adicionalmente, alguns táxons bentônicos apresentam correlação negativa com a fração de argila, associada a redução da disponibilidade de luz e de alimento (Meng et al., 2018; Mulat; Mekoya, 2024). Além disso o sedimento fino pode enterrar macrófitas e perifíton, reduzindo a disponibilidade de recursos para organismos raspadores e coletores (Doretto et al., 2016; Ntloko et al., 2021). Desta forma, o aumento da fração de argila pode modificar

a estrutura da diversidade beta de macroinvertebrados aquáticos e gerar os padrões de *nestedness* encontrados em nosso trabalho.

Encontramos uma relação significativa entre a profundidade e os padrões de dissimilaridade do índice de Bray-Curtis. Nosso estudo foi realizado durante o período de secagem dos riachos, e neste cenário a profundidade pode atuar como um proxy de secagem. Riachos com menor profundidade apresentam maior flutuação das condições abióticas, como temperatura (Folegot et al., 2018) e disponibilidade de nutrientes. Adicionalmente, a redução da disponibilidade de água associada com o gradiente de profundidade reduz a disponibilidade de habitat para táxons exclusivamente aquáticos (Arias-Real et al., 2022). Ao mesmo tempo, quando o ambiente não apresenta conectividade fluvial e é restrito a poças d'água, condição que também encontramos em nosso estudo, o aumento da profundidade é associada a redução do oxigênio dissolvido e a dominância de táxons como Culicidae, Thiaridae e Planorbidae (Jane et al., 2021; Zhang et al., 2015). Nosso resultado sugere que a profundidade dos riachos é um importante estruturador da dissimilaridade das assembleias de macroinvertebrados aquáticos em riachos intermitentes, mas que o seu efeito é dependente do contexto ambiental dos riachos.

Os resultados da partição de variância indicam que o efeito espacial puro é o principal direcionador dos padrões de dissimilaridade para o índice de Sørensen (9,5%) e de Bray-Curtis (10%), enquanto o efeito ambiental (8,5% e 2,7% respectivamente) e o efeito compartilhado (4,7% e 1,6%) contribuem em menor proporção. Entretanto, apesar do efeito espacial puro apresentar a maior contribuição, para o índice de Sørensen a contribuição do efeito ambiental foi bastante similar. Esses resultados sugerem que a estrutura das assembleias de macroinvertebrados aquáticos estudadas é direcionada por ambos os efeitos. Em ambientes aquáticos, a distribuição dos organismos é frequentemente regulada por fatores ambientais (Gascón et al., 2016), entretanto, a conectividade hídrica limita a dispersão dos organismos (Pineda-Morante et al., 2022; Tonkin; Heino; Altermatt, 2018), tornando a disposição espacial um fator intrínseco a capacidade de recolonização de habitats após eventos de extirpação (Liu et al., 2021). A capacidade de recolonização de habitats também pode explicar a predominância do efeito espacial puro para o índice de Bray-Curtis. Enquanto a descontinuidade impede que táxons com dispersão reduzida (e.g. Annelida, Lepidoptera) recolonizem habitats após a extirpação, táxons com capacidade de voo (e.g. Odonata, Coleoptera) e mecanismos de resistência (e.g.

moluscos pulmonados) ocupam os nichos vagos e aumentam sua dominância nas assembleias (Bozóki et al., 2024; Chessman, 2015; Gauthier et al., 2021; Heino, 2013). Desta forma, especulamos que a dispersão limitada decorrente do período de secagem dos riachos em que o estudo foi realizado produza os padrões observados em nosso trabalho.

Apesar da predominância do efeito espacial nos padrões de dissimilaridade dos índices de Sørensen e de Bray-Curtis, nossos resultados também apontaram padrões diferentes para os seus componentes particionados. Para o componente de *turnover*, o efeito compartilhado entre ambiente e espaço representou o principal direcionador do padrão. Esse resultado sugere que a substituição de táxons é direcionada por uma variação ambiental espacialmente estruturada. Isso pode ser explicado pela diferença de antropização entre as duas sub-bacias. A presença antrópica pode modificar parâmetros físicos e químicos da água associados a estrutura de macroinvertebrados, e consequentemente, alterar os padrões de composição das assembleias (Arenas-Sánchez et al., 2021; Cai et al., 2017; Rivera et al., 2023; Strungaru et al., 2021; Wang et al., 2021). Para o componente de *nestedness*, o efeito ambiental puro foi o principal direcionador. Esse resultado, em conjunto com o resultado das análises de dbRDA, sugere que fatores ambientais locais podem restringir a ocorrência de determinados táxons, e que distúrbios associados a ações antrópicas podem extirpar táxons mais sensíveis (Mulat; Mekoya, 2024). Para o componente de *balanced* os resultados apontaram um padrão semelhante ao do índice de Bray-Curtis, com o efeito espacial como principal direcionador. Similarmente, Callisto e colaboradores (2021), ao estudarem riachos montanhosos neotropicais, observaram a substituição de táxons como principal mecanismo da diversidade beta, associada principalmente a variáveis espaciais, como a altitude dos riachos. Em conjunto, esses resultados sugerem que a influência dos efeitos ambientais e espaciais varia de acordo com o componente da diversidade beta analisado, e que diferentes processos estruturadores podem ser determinados por múltiplas causas.

Nossos resultados trazem implicações importantes sobre a estrutura das metacomunidades de macroinvertebrados aquáticos em riachos intermitentes da região. Os padrões de diversidade beta encontrados em nosso estudo, associada as relações observadas com as variáveis ambientais e espaciais, sugerem que a intensidade das atividades antrópicas próximas aos pontos de amostragem influencia

a estrutura das assembleias, podendo reduzir a ocorrência de táxons mais sensíveis e favorecendo a de organismos tolerantes a ambientes poluídos (Bohus et al., 2023; Strungaru et al., 2021). Neste cenário, sugerimos que em áreas próximas a corpos hídricos intermitentes, a intensidade das atividades agrícolas e industriais seja limitada, e que medidas de recomposição e de preservação da vegetação ripária sejam executadas (Champagne et al., 2022; Cole; Stockan; Helliwell, 2020), para garantir a manutenção dos padrões de distribuição da biota presente. Adicionalmente, em nosso estudo, não consideramos a influência dos efeitos ambientais e espaciais sobre diferentes grupos de dispersão. Outros trabalhos demonstraram que o efeito de fatores ambientais e espaciais variam de acordo com a capacidade de dispersão, influenciando de formas diferentes grupos com dispersão aérea e de dispersores aquáticos (Csercsa et al., 2019; Khattar; Savary; Peres-Neto, 2024; Rolls; Heino; Chessman, 2016). Nosso estudo também foi concentrado apenas no período de secagem dos riachos, entretanto, a estrutura de metacomunidades de macroinvertebrados aquáticos varia bastante ao longo do tempo, e em riachos intermitentes, é fortemente influenciada pelo ciclo hidrológico (Dong et al., 2021; Leigh, 2012). Sugerimos que pesquisas futuras avaliem o efeito da sazonalidade e da capacidade de dispersão dos organismos em conjunto aos efeitos ambientais e espaciais investigados em nosso estudo, visando uma melhor compreensão da estruturação das metacomunidades de macroinvertebrados aquáticos.

5. Considerações Finais

A metacomunidade de macroinvertebrados aquáticos estudada em nosso estudo apresentou padrões de dissimilaridade associados principalmente a substituição de táxons, durante o período de secagem dos riachos. Em conjunto com os resultados da partição de variância, esse padrão sugere que a variação ambiental decorrente do período supracitado e do grau de antropização ao redor dos riachos amostrados influenciam a composição das assembleias locais. Com base nesse resultado, sugerimos que ações de restauração e preservação da vegetação ripária sejam executadas, visando reduzir o efeito da antropização sobre a qualidade de água dos riachos. Adicionalmente, nossos resultados parecem sugerir que a restrição de dispersão imposta pelo período também exerce influência nos padrões de dissimilaridade. Neste sentido, sugerimos que futuros estudos investiguem o efeito da

sazonalidade e de diferentes modos de dispersão nos padrões de estruturação das metacomunidades de macroinvertebrados aquáticos da região.

6. Referências

AKHTAR, Naseem *et al.* Various Natural and Anthropogenic Factors Responsible for Water Quality Degradation: A Review. **Water**, v. 13, n. 19, p. 2660, jan. 2021.

ANDRADE, I. C. P. *et al.* Diversity of EPT (Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera) Along Streams Fragmented by Waterfalls in the Brazilian Savanna. **Neotropical Entomology**, v. 49, n. 2, p. 203–212, abr. 2020.

ARAÚJO, Sérgio Murilo Santos de. A REGIÃO SEMIÁRIDA DO NORDESTE DO BRASIL: Questões Ambientais e Possibilidades de uso Sustentável dos Recursos. **Revista Rios**, v. 5, n. 5, p. 89–98, 1 dez. 2011.

ARAÚJO, Yara de Almeida *et al.* Assessment of water and sediment quality in intermittent streams across different land uses in the Brazilian semiarid region: implications for sustainable irrigation and resource management. **Environmental Science and Pollution Research**, 17 mar. 2025.

ARENAS-SÁNCHEZ, Alba *et al.* Effects of anthropogenic pollution and hydrological variation on macroinvertebrates in Mediterranean rivers: A case-study in the upper Tagus river basin (Spain). **Science of The Total Environment**, v. 766, p. 144044, 20 abr. 2021.

ARIAS-REAL, Rebeca *et al.* Drying niches of aquatic macroinvertebrates identify potential biomonitoring indicators in intermittent and ephemeral streams. **Ecological Indicators**, v. 142, p. 109263, 1 set. 2022.

ASPIN, Thomas; HOUSE, Andy. Alpha and beta diversity and species co-occurrence patterns in headwaters supporting rare intermittent-stream specialists. **Freshwater Biology**, v. 67, n. 7, p. 1188–1202, 2022.

BACCA, Roberta Cozer *et al.* The role of environmental and spatial factors in the assembly of aquatic insect communities in southern Brazilian temporary ponds. **Austral Ecology**, v. 46, n. 2, p. 228–238, 2021.

BANEGAS-MEDINA, Andy *et al.* Hydrological, Environmental and Taxonomical Heterogeneity during the Transition from Drying to Flowing Conditions in a Mediterranean Intermittent River. **Biology**, v. 10, n. 4, p. 316, 9 abr. 2021.

BARBOSA, José Etham De Lucena *et al.* Aquatic systems in semi-arid Brazil: limnology and management. **Acta Limnologica Brasiliensia**, v. 24, n. 1, p. 103–118, 4 set. 2012.

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

BASELGA, Andrés. The relationship between species replacement, dissimilarity derived from nestedness, and nestedness. **Global Ecology and Biogeography**, v. 21, n. 12, p. 1223–1232, 2012.

BASELGA, Andres *et al.* **betapart: Partitioning Beta Diversity into Turnover and Nestedness Components**. , 2 mar. 2012. Disponível em: <<https://CRAN.R-project.org/package=betapart>>. Acesso em: 20 jan. 2026

BASELGA, Andrés. Multiple site dissimilarity quantifies compositional heterogeneity among several sites, while average pairwise dissimilarity may be misleading. **Ecography**, v. 36, n. 2, p. 124–128, 2013.

BASELGA, Andrés. Partitioning abundance-based multiple-site dissimilarity into components: balanced variation in abundance and abundance gradients. **Methods in Ecology and Evolution**, v. 8, n. 7, p. 799–808, 2017.

BEREZINA, N. A. Influence of Ambient pH on Freshwater Invertebrates under Experimental Conditions. **Russian Journal of Ecology**, v. 32, n. 5, p. 343–351, 1 set. 2001.

BLICHARSKA, Malgorzata *et al.* Global presumed drylands: drivers, pressures, state, impacts, responses. **Journal of Environmental Planning and Management**, p. 1–28, 22 maio 2024.

BOHUS, Attila *et al.* Effects of urbanization-induced local alterations on the diversity and assemblage structure of macroinvertebrates in low-order streams. **Hydrobiologia**, v. 850, n. 4, p. 881–899, 13 jan. 2023.

BORCARD, Daniel; LEGENDRE, Pierre; DRAPEAU, Pierre. Partialling out the Spatial Component of Ecological Variation. **Ecology**, v. 73, n. 3, p. 1045–1055, 1992.

BOZÓKI, Tamás *et al.* Resistance not resilience traits structure macroinvertebrate communities in newly drying stream sections. **Hydrobiologia**, v. 851, n. 15, p. 3577–3590, 1 set. 2024.

BRYŚIEWICZ, Adam; CZERNIEJEWSKI, Przemysław; SIECZKO, Leszek. An assessment of maintenance works and their impact on macroinvertebrate communities and long-term recolonization to small lowland watercourses. **Journal of Environmental Management**, v. 367, p. 121849, 1 set. 2024.

BURGAZZI, GEMMA; GUARESCHI, SIMONE; LAINI, ALEX. The role of small-scale spatial location on macroinvertebrate community in an intermittent stream. **Limnetica**, n. 37, p. 319–340, 15 jun. 2018.

CAI, Yongjiu *et al.* Relative roles of spatial processes, natural factors and anthropogenic stressors in structuring a lake macroinvertebrate metacommunity. **Science of The Total Environment**, v. 601–602, p. 1702–1711, 1 dez. 2017.

CALLISTO, Marcos *et al.* Beta diversity of aquatic macroinvertebrate assemblages associated with leaf patches in neotropical montane streams. **Ecology and Evolution**, v. 11, n. 6, p. 2551–2560, mar. 2021.

CASTRO, Diego M. P. *et al.* Spatial and temporal taxonomic and functional beta diversity of macroinvertebrate assemblages along a tropical dammed river. **Aquatic Sciences**, v. 87, n. 2, p. 1–14, 31 jan. 2025.

CHAMPAGNE, Emily J. *et al.* Riparian buffers maintain aquatic trophic structure in agricultural landscapes. **Biology Letters**, v. 18, n. 3, p. 20210598, mar. 2022.

CHESSMAN, Bruce C. Relationships between lotic macroinvertebrate traits and responses to extreme drought. **Freshwater Biology**, v. 60, n. 1, p. 50–63, jan. 2015.

COLE, Lorna J.; STOCKAN, Jenni; HELLIWELL, Rachel. Managing riparian buffer strips to optimise ecosystem services: A review. **Agriculture, Ecosystems & Environment**, v. 296, p. 106891, 1 jul. 2020.

CORBI, Juliano J. *et al.* Environmental diagnosis of metals in streams near sugarcane cultivation areas: current and historical analysis in the central region of the State of

São Paulo. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 90, p. 2711–2719, set. 2018.

COSTA, Lucas; SANT'ANNA, André Albuquerque; YOUNG, Carlos Eduardo Frickmann. Barren lives: drought shocks and agricultural vulnerability in the Brazilian Semi-Arid. **Environment and Development Economics**, v. 28, n. 6, p. 603–623, dez. 2023.

CROIJMANS, L.; DE JONG, J. F.; PRINS, H. H. T. Oxygen is a better predictor of macroinvertebrate richness than temperature—a systematic review. **Environmental Research Letters**, v. 16, n. 2, p. 023002, 1 fev. 2021.

CSERCSA, András *et al.* Seasonal changes in relative contribution of environmental control and spatial structuring on different dispersal groups of stream macroinvertebrates. **Hydrobiologia**, v. 828, n. 1, p. 101–115, 1 fev. 2019.

DALU, Tatenda *et al.* Effects of water and sediment chemistry variables on aquatic macroinvertebrate community structuring in a subtropical Austral river system. **Environmental Science and Pollution Research**, v. 32, n. 4, p. 1830–1845, 1 jan. 2025.

DATRY, Thibault; LARNED, Scott T.; TOCKNER, Klement. Intermittent Rivers: A Challenge for Freshwater Ecology. **BioScience**, v. 64, n. 3, p. 229–235, 1 mar. 2014.

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

DICKEY, James W. E. *et al.* Breathing space: deoxygenation of aquatic environments can drive differential ecological impacts across biological invasion stages. **Biological Invasions**, v. 23, n. 9, p. 2831–2847, 1 set. 2021.

DING, Yuekui; RONG, Nan; SHAN, Baoqing. Impact of extreme oxygen consumption by pollutants on macroinvertebrate assemblages in plain rivers of the Ziya River Basin, north China. **Environmental Science and Pollution Research**, v. 23, n. 14, p. 14147–14156, 1 jul. 2016.

DIRZO, Rodolfo; RAVEN, Peter H. Global State of Biodiversity and Loss. **Annual Review of Environment and Resources**, v. 28, n. Volume 28, 2003, p. 137–167, 1 nov. 2003.

DONG, Rui *et al.* The seasonality of macroinvertebrate β diversity along the gradient of hydrological connectivity in a dynamic river-floodplain system. **Ecological Indicators**, v. 121, p. 107112, 1 fev. 2021.

DORETTO, Alberto *et al.* Fine sedimentation affects CPOM availability and shredder abundance in Alpine streams. **Journal of Freshwater Ecology**, v. 31, n. 2, p. 299–302, 2 abr. 2016.

DOU, Qianming *et al.* Influence of environmental variables on macroinvertebrate community structure in Lianhuan Lake. **Ecology and Evolution**, v. 12, n. 2, p. e8553, 2022.

FARIAS, Rafaela Lima de *et al.* Partitioning of macroinvertebrate assemblages across temporary pools in an intermittent dryland river. **Inland Waters**, v. 10, n. 4, p. 480–492, 1 out. 2020.

FOLEGOT, Silvia *et al.* Low flow controls on stream thermal dynamics. **Limnologica**, Special Issue on Aquatic interfaces and linkages: An emerging topic of interdisciplinary research. v. 68, p. 157–167, 1 jan. 2018.

FOVET, Ophelie *et al.* Intermittent rivers and ephemeral streams: Perspectives for critical zone science and research on socio-ecosystems. **WIREs Water**, v. 8, n. 4, p. e1523, 2021.

FRITZ, Ken M.; DODDS, Walter K. Resistance and Resilience of Macroinvertebrate Assemblages to Drying and Flood in a Tallgrass Prairie Stream System. **Hydrobiologia**, v. 527, n. 1, p. 99–112, out. 2004.

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

GAUTHIER, Maïlys *et al.* Fragmentation promotes the role of dispersal in determining 10 intermittent headwater stream metacommunities. **Freshwater Biology**, v. 65, n. 12, p. 2169–2185, 2020.

GAUTHIER, Maïlys *et al.* Dispersal limitation by structures is more important than intermittent drying effects for metacommunity dynamics in a highly fragmented river network. **Freshwater Science**, v. 40, n. 2, p. 302–315, 1 jun. 2021.

GOMES, Wilma Izabelly Ananias *et al.* Effect of environmental filters on Chironomidae (Insecta: Diptera) assemblages of neotropical watersheds. **Limnetica**, v. 40, n. 1, p. 19–31, 1 jul. 2020.

GRILL, G. *et al.* Mapping the world's free-flowing rivers. **Nature**, v. 569, n. 7755, p. 215–221, maio 2019.

GRILL, Günther *et al.* An index-based framework for assessing patterns and trends in river fragmentation and flow regulation by global dams at multiple scales. **Environmental Research Letters**, v. 10, n. 1, p. 015001, 1 jan. 2015.

GRÖNROOS, Mira *et al.* Metacommunity structuring in stream networks: roles of dispersal mode, distance type, and regional environmental context. **Ecology and Evolution**, v. 3, n. 13, p. 4473–4487, 2013.

GUIMARÃES, Carlos Tito; SOUZA, Cecília Pereira De; SOARES, Delza De Moura. Possible competitive displacement of planorbids by *Melanoides tuberculata* in Minas Gerais, Brazil. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, v. 96, n. suppl, p. 173–176, set. 2001.

HAASE, Peter *et al.* Testing different sorting techniques in macroinvertebrate samples from running waters. **Limnologica**, New methods for assessing freshwaters in Germany. v. 34, n. 4, p. 366–378, 1 dez. 2004.

HEINO, Jani. Does dispersal ability affect the relative importance of environmental control and spatial structuring of littoral macroinvertebrate communities? **Oecologia**, v. 171, n. 4, p. 971–980, 1 abr. 2013.

HILL, Matthew J. *et al.* Effects of dispersal mode on the environmental and spatial correlates of nestedness and species turnover in pond communities. **Oikos**, v. 126, n. 11, p. 1575–1585, 2017.

JANE, Stephen F. *et al.* Widespread deoxygenation of temperate lakes. **Nature**, v. 594, n. 7861, p. 66–70, 3 jun. 2021.

KHATTAR, Gabriel; SAVARY, Paul; PERES-NETO, Pedro R. The biotic and abiotic contexts of ecological selection mediate the dominance of distinct dispersal strategies in competitive metacommunities. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 379, n. 1907, p. 20230132, 12 ago. 2024.

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

LEIGH, Catherine. Dry-season changes in macroinvertebrate assemblages of highly seasonal rivers: responses to low flow, no flow and antecedent hydrology. **Hydrobiologia**, v. 703, n. 1, p. 95–112, 23 out. 2012.

LEIGH, Catherine; DATRY, Thibault. Drying as a primary hydrological determinant of biodiversity in river systems: a broad-scale analysis. **Ecography**, 2016.

LEIGH, Catherine *et al.* Ecological research and management of intermittent rivers: an historical review and future directions. **Freshwater Biology**, v. 61, n. 8, p. 1181–1199, ago. 2016.

LI, Fengqing *et al.* Relationships between stream macroinvertebrates and environmental variables at multiple spatial scales. **Freshwater Biology**, v. 57, n. 10, p. 2107–2124, 2012.

LIU, Cong *et al.* Impact of Riparian Buffer Zone Design on Surface Water Quality at the Watershed Scale, a Case Study in the Jinghe Watershed in China. **Water**, v. 15, n. 15, p. 2696, jan. 2023.

LIU, Zhenyuan *et al.* Environmental filtering and spatial processes equally contributed to macroinvertebrate metacommunity dynamics in the highly urbanized river networks in Shenzhen, South China. **Ecological Processes**, v. 10, n. 1, p. 23, 16 abr. 2021.

LIU, Zhenyuan *et al.* Different responses of incidence-weighted and abundance-weighted multiple facets of macroinvertebrate beta diversity to urbanization in a subtropical river system. **Ecological Indicators**, v. 143, p. 109357, 1 out. 2022.

LUCCHESI, David O.; CHIPPS, Steven R.; SCHUMANN, David A. Effects of seasonal hypoxia on macroinvertebrate communities in a small reservoir. **Lakes & Reservoirs: Science, Policy and Management for Sustainable Use**, v. 27, n. 1, p. e12395, mar. 2022.

LYU, Chunjian *et al.* Nitrogen retention effect of riparian zones in agricultural areas: A meta-analysis. **Journal of Cleaner Production**, v. 315, p. 128143, 15 set. 2021.

MAIA, Rubson Pinheiro; BEZERRA, Francisco Hilário Rêgo. GEOMORFOLOGIA E NEOTECTÔNICA DA BACIA HIDROGRÁFICA DO RIO APODI-MOSSORÓ – NE/BRASIL. **Mercator**, v. 11, n. 24, p. 209–228, 19 abr. 2012.

MCPEEK, Mark A.; RESETARITS, William J.; HOLT, Robert D. The evolution of passive dispersal versus habitat selection have differing emergent consequences in metacommunities. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 379, n. 1907, p. 20230126, 24 jun. 2024.

MEDEIROS, Carlinda Raílly *et al.* Spatial scale drives diversity patterns of benthic macroinvertebrate communities in tropical estuaries. **Limnology and Oceanography**, v. 66, n. 3, p. 727–739, 2021.

MELLO, Kaline de *et al.* Effects of land use and land cover on water quality of low-order streams in Southeastern Brazil: Watershed versus riparian zone. **CATENA**, v. 167, p. 130–138, 1 ago. 2018.

MENG, Xingliang *et al.* Responses of macroinvertebrates and local environment to short-term commercial sand dredging practices in a flood-plain lake. **Science of The Total Environment**, v. 631–632, p. 1350–1359, 1 ago. 2018.

MEYNELL, Peter-John; METZGER, Marc J.; STUART, Neil. Assessing the Impacts of Changing Connectivity of Hydropower Dams on the Distribution of Fish Species in the 3S Rivers, a Tributary of the Lower Mekong. **Water**, v. 16, n. 11, p. 1505, 24 maio 2024.

MOROTE-SÁNCHEZ, Bartolomé *et al.* Aquatic deoxygenation associated with resuspension of anthropogenic organic matter. **Water Research**, v. 278, p. 123327, jun. 2025.

MUGNAI, Riccardo; NESSIMIAN, Jorge Luiz; BAPTISTA, Darcilio Fernandes. **Manual de identificação de macroinvertebrados aquáticos do Estado do Rio de Janeiro: para atividades técnicas, de ensino e treinamento em programas de avaliação da qualidade ecológica dos ecossistemas lóticos**. [S.l.]: Technical Books Editora, 2010.

MULAT, Kebebus; MEKOYA, Antensay. Impact of Fine Sediment on Benthic Macroinvertebrates Communities of Freshwater Ecosystem: A Review. **East African Journal of Forestry and Agroforestry**, v. 7, n. 1, p. 146–174, 30 abr. 2024.

NINOKAWA, Aaron T. *et al.* Multiple carbonate system parameters independently govern shell formation in a marine mussel. **Communications Earth & Environment**, v. 5, n. 1, p. 273, 21 maio 2024.

NTLOKO, Phindiwe *et al.* Exploring Macroinvertebrates Ecological Preferences and Trait-Based Indicators of Suspended Fine Sediment Effects in the Tsitsa River and Its Tributaries, Eastern Cape, South Africa. **Water**, v. 13, n. 6, p. 798, 15 mar. 2021.

OKSANEN, Jari *et al.* **vegan: Community Ecology Package**. , 6 set. 2001. Disponível em: <<https://CRAN.R-project.org/package=vegan>>. Acesso em: 20 jun. 2024

OKUMURA, Denise Tieme; ROCHA, Odete. Life history traits of the exotic freshwater snail *Melanoides tuberculata* Müller, 1774 (Gastropoda, Thiaridae), and its sensitivity to common stressors in freshwaters. **Acta Limnologica Brasiliensia**, v. 32, p. e19, 2020.

PAVOINE, S.; BONSALL, M. B. Measuring biodiversity to explain community assembly: a unified approach. **Biological Reviews**, v. 86, n. 4, p. 792–812, 2011.

PEBESMA, Edzer; BIVAND, Roger. **Spatial Data Science: With Applications in R**. 1. ed. New York: Chapman and Hall/CRC, 2023.

PELÁEZ, Oscar; PAVANELLI, Carla Simone. Environmental heterogeneity and dispersal limitation explain different aspects of β -diversity in Neotropical fish assemblages. **Freshwater Biology**, v. 64, n. 3, p. 497–505, mar. 2019.

PIANO, Elena *et al.* Taxonomic and functional homogenisation of macroinvertebrate communities in recently intermittent Alpine watercourses. **Freshwater Biology**, v. 65, n. 12, p. 2096–2107, 2020.

PINEDA-MORANTE, David *et al.* Local hydrological conditions and spatial connectivity shape invertebrate communities after rewetting in temporary rivers. **Hydrobiologia**, v. 849, n. 6, p. 1511–1530, 1 mar. 2022.

RABALAIS, N. N. *et al.* Dynamics and distribution of natural and human-caused hypoxia. **Biogeosciences**, v. 7, n. 2, p. 585–619, 12 fev. 2010.

REFATI, Daiana Caroline *et al.* Influence of drought and anthropogenic pressures on land use and land cover change in the brazilian semiarid region. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 126, p. 104362, jun. 2023.

RIVERA, Jose D. *et al.* Beyond species loss: How anthropogenic disturbances drive functional and phylogenetic homogenization of Neotropical dung beetles. **Science of The Total Environment**, v. 869, p. 161663, abr. 2023.

ROCHA, L. G.; MEDEIROS, E. S. F.; ANDRADE, H. T. A. Influence of flow variability on macroinvertebrate assemblages in an intermittent stream of semi-arid Brazil. **Journal of Arid Environments**, v. 85, p. 33–40, 1 out. 2012.

ROLLS, Robert J.; HEINO, Jani; CHESSMAN, Bruce C. Unravelling the joint effects of flow regime, climatic variability and dispersal mode on beta diversity of riverine communities. **Freshwater Biology**, v. 61, n. 8, p. 1350–1364, 2016.

SANTOS, C. M.; ESKINAZI-SANT'ANNA, E. M. The introduced snail *Melanoides Tuberculatus* (Muller, 1774) (Mollusca: Thiaridae) in aquatic ecosystems of the Brazilian Semiarid Northeast (Piranhas-Assu River basin, State of Rio Grande do Norte). **Brazilian Journal of Biology**, v. 70, p. 1–7, fev. 2010.

SARREMEJANE, Romain *et al.* Drought effects on invertebrate metapopulation dynamics and quasi-extinction risk in an intermittent river network. **Global Change Biology**, v. 27, n. 17, p. 4024–4039, 2021.

SILVA, Gustavo Henrique Gonzaga da. **A Bacia do Rio Apodi-Mossoró: aspectos ambientais, sociais e econômicos de uma bacia hidrográfica no semiárido do Rio Grande do Norte**. Mossoró, RN: Editora Universitária da Ufersa - EdUFERSA, 2022.

SLOWIKOWSKI, Kamil. **ggrepel: Automatically Position Non-Overlapping Text Labels with “ggplot2”**. , 9 jan. 2016. Disponível em: <<https://CRAN.R-project.org/package=ggrepel>>. Acesso em: 20 jan. 2026

SOCOLAR, Jacob B. *et al.* How Should Beta-Diversity Inform Biodiversity Conservation? **Trends in Ecology & Evolution**, v. 31, n. 1, p. 67–80, jan. 2016.

SOFAER, Helen R. *et al.* Development and Delivery of Species Distribution Models to Inform Decision-Making. **BioScience**, v. 69, n. 7, p. 544–557, 1 jul. 2019.

SORIA, Maria *et al.* Analysing the contribution of intermittent rivers to beta diversity can improve freshwater conservation in Mediterranean rivers. **Aquatic Sciences**, v. 86, n. 3, p. 66, 25 abr. 2024.

SPYRA, Aneta; CIEPŁOK, Anna; KASZYCA-TASZAKOWSKA, Natalia. From extremely acidic to alkaline: Aquatic invertebrates in forest mining lakes under the pressure of acidification. **International Review of Hydrobiology**, v. 108, n. 1–3, p. 5–16, 2023.

STEIN, Marina *et al.* Culicidae (Diptera) community structure, spatial and temporal distribution in three environments of the province of Chaco, Argentina. **Acta Tropica**, v. 156, p. 57–67, abr. 2016.

STRUNGARU, Stefan-Adrian *et al.* Response of aquatic macroinvertebrates communities to multiple anthropogenic stressors in a lowland tributary river. **Environmental Toxicology and Pharmacology**, v. 87, p. 103687, out. 2021.

TONKIN, Jonathan D.; HEINO, Jani; ALTERMATT, Florian. Metacommunities in river networks: The importance of network structure and connectivity on patterns and processes. **Freshwater Biology**, v. 63, n. 1, p. 1–5, 2018.

TURNHOUT, Esther; PURVIS, Andy. Biodiversity and species extinction: categorisation, calculation, and communication. **Griffith Law Review**, v. 29, n. 4, p. 669–685, 1 out. 2020.

TYERS, Matt. **riverdist: River Network Distance Computation and Applications**. , 2 jun. 2016. Disponível em: <<https://CRAN.R-project.org/package=riverdist>>. Acesso em: 20 jan. 2026

VERDONSCHOT, Ralf C. M. *et al.* Macroinvertebrate survival during cessation of flow and streambed drying in a lowland stream. **Freshwater Biology**, v. 60, n. 2, p. 282–296, 2015.

VORSTE, Vander Ross; SARREMEJANE, Romain; DATRY, Thibault. Intermittent Rivers and Ephemeral Streams: A Unique Biome With Important Contributions to

Biodiversity and Ecosystem Services. *In*: **Encyclopedia of the World's Biomes**. [S.l.]: Elsevier, 2020. p. 419–429.

WAITE, Ian R. *et al.* Stream Macroinvertebrate Response Models for Bioassessment Metrics: Addressing the Issue of Spatial Scale. **PLOS ONE**, v. 9, n. 3, p. e90944, 27 mar. 2014.

WANG, Hongjie *et al.* Effect of nutrient reductions on dissolved oxygen and pH: a case study of Narragansett bay. **Frontiers in Marine Science**, v. 11, p. 1374873, 23 maio 2024a.

WANG, Huan *et al.* Eutrophication causes invertebrate biodiversity loss and decreases cross-taxon congruence across anthropogenically-disturbed lakes. **Environment International**, v. 153, p. 106494, 1 ago. 2021.

WANG, Shu *et al.* Indigenous plant species and invasive alien species tend to diverge functionally under heavy metal pollution and drought stress. **Ecotoxicology and Environmental Safety**, v. 205, p. 111160, 1 dez. 2020.

WANG, Yanping *et al.* Functional Traits Affect the Contribution of Individual Species to Beta Diversity in the Tropical Karst Seasonal Rainforest of South China. **Forests**, v. 15, n. 7, p. 1125, 28 jun. 2024b.

WHITTAKER, R. H. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. **Ecological Monographs**, v. 30, n. 3, p. 279–338, jul. 1960.

WICKHAM, Hadley. **ggplot2: elegant graphics for data analysis**. Second edition ed. Cham: Springer international publishing, 2016.

ZBINDEN, Zachery D.; MATTHEWS, William J. Beta diversity of stream fish assemblages: partitioning variation between spatial and environmental factors. **Freshwater Biology**, v. 62, n. 8, p. 1460–1471, 2017.

ZHANG, You *et al.* Agricultural activities compromise ecosystem health and functioning of rivers: Insights from multivariate and multimetric analyses of macroinvertebrate assemblages. **Environmental Pollution**, v. 275, p. 116655, 15 abr. 2021.

ZHANG, Yunlin *et al.* Dissolved oxygen stratification and response to thermal structure and long-term climate change in a large and deep subtropical reservoir (Lake Qiandaohu, China). **Water Research**, v. 75, p. 249–258, maio 2015.

ZHOU, Yongqiang *et al.* Episodic flooding causes sudden deoxygenation shocks in human-dominated rivers. **Nature Communications**, v. 16, n. 1, p. 6865, 25 jul. 2025.

ZOU, Wei *et al.* Catastrophic effects of sand mining on macroinvertebrates in a large shallow lake with implications for management. **Science of The Total Environment**, v. 695, p. 133706, 10 dez. 2019.

7. Anexos

Anexo 1: Valores das variáveis ambientais amostradas nos 34 sites de coleta de macroinvertebrados aquáticos de riachos intermitentes do semiárido brasileiro. Na tabela são exibidos os valores mínimos, máximos, médios e o desvio padrão.

Variável	Média	Desvio Padrão	Mínimo	Máximo
COT	1,56	1,31	0,50	5,59
Areia (%)	0,88	0,13	0,54	0,98
Silte (%)	0,07	0,08	0,00	0,28
Argila (%)	0,05	0,05	0,01	0,18
Turbidez	11,77	11,90	0,04	49,30
Temperatura	26,35	2,08	21,10	30,60
Condutividade elétrica	0,65	0,44	0,19	2,56
Oxigênio dissolvido	5,44	3,48	0,19	12,67

P	93,52	104,74	14,52	520,25
N	948,59	188,88	524	1350
pH	6,68	0,32	6,17	7,16
Clorofila- α	4,72	8,94	0,00	48,95
Profundidade	34,61	25,96	1,00	97,00
Largura	193,78	123,98	62,98	667,83
STD	327,41	237,70	25	1345

Anexo 2: Famílias ou grupos de macroinvertebrados aquáticos identificados dos 34 sites de amostragem de riachos intermitentes do semiárido brasileiro. Os táxons identificados em nível de família apresentam a ordem ao qual pertencem.

Ordem	Família ou Grupo
	Hirudinea
	Oligochaeta
Sphaeriida	Sphaeriidae
Coleoptera	Curculionidae
	Dryopidae
	Dytiscidae
	Elmidae
	Gyrinidae
	Haliplidae
	Scirtidae
	Hydrophilidae
	Noteridae
	Ptilodactylidae
	Staphylinidae
	Ostracoda
Decapoda	Palaemonidae
Díptera	Ceratopogonidae
	Chaoboridae
	Chironomidae
	Culicidae
	Psychodidae

	Stratiomyidae
	Simuliidae
	Tabanidae
	Tipulidae
Ephemeroptera	Baetidae
	Caenidae
	Ephemerelidae
	Ephemeridae
	Leptophlebiidae
	Metretopodidae
	Leptohyphidae
Architaenioglossa	Ampularidae
Hygrophila	Ancylidae
	Planorbidae
	Physidae
Littorinimorpha	Hydrobiidae
Sorbeoconcha	Thiaridae
Hemiptera	Belostomatidae
	Corixidae
	Gerridae
	Hebridae
	Mesovelidae
	Naucoridae
	Nepidae
	Notonectidae
	Pleidae
	Veliidae
Lepidoptera	Cambridae
	Noctuidae
	Pyralidae
	Sesiidae
Odonata	Aeshnidae
	Calopterygidae

	Coenagrionidae
	Cordulegastridae
	Cordulidae
	Gomphidae
	Lestidae
	Libellulidae
Tricladida	Tricladida
Trichoptera	Philopotamidae
	Leptoceridae
	Hydropsychidae
	Hydroptilidae
