

UNIVERSIDADE FEDERAL DE JUIZ DE FORA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIODIVERSIDADE E CONSERVAÇÃO
DA NATUREZA

MATHEUS VIEIRA DA SILVA

**Cheias anuais alteram o padrão da riqueza e diversidade beta da comunidade
fitoplanctônica: um estudo de 20 anos em um igarapé amazônico**

Juiz de Fora
2023

MATHEUS VIEIRA DA SILVA

Cheias anuais alteram o padrão da riqueza e diversidade beta da comunidade fitoplanctônica: um estudo de 20 anos em um igarapé amazônico

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Biodiversidade e Conservação da Natureza, da Universidade Federal de Juiz de Fora como requisito parcial à obtenção do título de Mestre em Biodiversidade e Conservação da Natureza.

Área de concentração: Ecologia.

Orientador: Dr. Fábio Roland

Co-orientadora: Dr^a Simone Jaqueline Cardoso

Juiz de Fora
2023

MATHEUS VIEIRA DA SILVA

Cheias anuais alteram o padrão da riqueza e diversidade beta da comunidade fitoplanctônica: um estudo de 20 anos em um igarapé amazônico

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Biodiversidade e Conservação da Natureza, da Universidade Federal de Juiz de Fora como requisito parcial à obtenção do título de Mestre em Biodiversidade e Conservação da Natureza.

COMISSÃO JULGADORA

Prof. Dr. Fábio Roland

Universidade Federal de Juiz de Fora (Orientador)

Prof. Dr. Sérgio de Melo

Universidade Federal do Oeste do Pará (UFOPA)

Prof. Dr. André Megali Amado

Universidade Federal de Juiz de Fora (UFJF)

Prof^a. Dra. Silvia Maria Mathes Faustino

Universidade Federal do Amapá (UNIFAP)- Suplente

Prof. Dr. Nathan Oliveira Barros

Universidade Federal de Juiz de Fora (UFJF) - Suplente

*Dedico esta dissertação à minha
família, em especial aos meus
pais, Irene e José.*

AGRADECIMENTOS

A Universidade Federal de Juiz de Fora, a Universidade Federal do Rio de Janeiro e o Laboratório de Limnologia (UFRJ);

À CAPES pela concessão das bolsas de estudo que permitiram que eu chegasse até aqui;

Agradeço aos meus orientadores, Dr. Reinaldo Bozelli, Dra. Simone Cardoso e Dr. Fábio Roland, por terem confiado em mim e me ajudado a trilhar esse período. Me espelho em vocês. Sou muito grato por tudo!

À Dra. Danielle Petsch, pela amizade e por estar sempre disposta a me ajudar. Obrigado por ter tanta paciência comigo e por ter me ajudado quando eu mais precisei;

À Dra. Susicley Jati pela amizade e cumplicidade, obrigado por estar sempre disposta a me ajudar. Obrigado por não me deixar desanimar nos momentos mais difíceis. Obrigado por acreditar em mim. Serei eternamente grato por tudo!

À banca examinadora, que prontamente aceitou avaliar e contribuir com este trabalho;

Ao grande time do Laboratório de Limnologia (UFRJ), por todo o companheirismo. Espero levá-los comigo a vida toda;

À minha mãe, Irene Aparecida da Silva, exemplo de mulher guerreira, dona de uma imperiosa força, que se tornou minha inspiração desde muito cedo. Mãe, você é o grande motivo da minha luta. Obrigado por todo seu esforço para me dar uma boa educação. Obrigado por não me deixar desanimar em meio às turbulências da vida. Obrigado por não me deixar perder a fé. Espero um dia poder recompensá-la por tudo. Serei eternamente grato por toda dedicação, amor, incentivo e apoio;

Ao meu pai, José Ferreira dos Santos, homem batalhador que não mede esforços para me dar uma boa educação. Obrigado por todos os conselhos, puxões de orelha e confiança. Busco me espelhar em você como meu modelo de luta, honestidade, caráter e hombridade. Agradeço imensamente todo apoio;

À minha irmã, Hayla Pacheco, por ser um exemplo de mulher, mãe e profissional. Mesmo com a distância física, obrigado por estar presente na minha vida em todos os momentos. Sem você por perto, meu caminho seria muito mais difícil de ser percorrido. Saiba que pode contar comigo sempre que precisar. A minha luta também é por você;

Ao meu amigo Moisés, que conheci no início do mestrado, se tornou um grande companheiro nessa caminhada. Amigo, sua ajuda foi fundamental para eu ter chegado até aqui. Espero que nossa amizade se estenda por muitos e muitos anos. Muito obrigado por tudo.

Às minhas grandes amigas(os) da vida: Lais, Yuri, Juan, Leonardo, Danilo, Marcos, Fernando, Edson, Julius, Rafael, Isaac, Zé, Matheus, Alexandre. Por todos os momentos bons que passamos juntos e pela força que recebi de vocês. O caminho teria sido mais difícil sem vocês ao meu lado.

Aos inúmeros professores(as) que contribuíram com a minha formação até aqui. Com certeza, todos fizeram a diferença na construção do meu caráter e da minha profissão. Vocês são exemplos de amor no que fazem. Espero um dia conseguir ser um bom professor e dar continuidade a esse legado.

Às secretárias do PPGBiodiversidade por serem sempre tão solícitas e dispostas a ajudar;

Obrigado a todos aqueles que não foram citados nesse breve agradecimento, mas que de alguma forma contribuíram com a minha formação.

“Por vezes, sentimos que aquilo que fazemos não é, senão, uma gota de água no mar. Mas o mar seria menor se lhe faltasse uma gota”-
Madre Teresa de Calcutá

Este trabalho foi elaborado e formatado conforme as normas da publicação científica *Hydrobiologia*. Disponível em: http://www.springer.com/life+sciences/ecology/journal/10750?detailsPage=plctci_911058

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO.....	11
2 MATERIAL E MÉTODOS	14
2.1 ÁREA DE ESTUDO.....	14
2.2 AMOSTRAGEM E MÉTODOS ANALÍTICOS	16
2.3 AMOSTRAGEM DE VARIÁVEIS AMBIENTAIS	17
2.3 ANÁLISE DE DADOS.....	17
3 RESULTADOS	20
3.1 CARACTERIZAÇÃO LIMNOLÓGICA	20
3.2 COMUNIDADE FITOPLANCTÔNICA	24
3.3 DENSIDADE E RIQUEZA DE ESPÉCIES	27
3.4 DIVERSIDADE BETA TEMPORAL E PADRÕES DE VARIAÇÃO DO ÍNDICE DE DIVERSIDADE BETA TEMPORAL (TBI).....	32
4 DISCUSSÃO	37
5 CONCLUSÃO.....	42
6 REFERÊNCIAS.....	42

RESUMO

O pulso de inundação é amplamente reconhecido como uma importante força estruturante para comunidades terrestres e aquáticas em planícies de inundação. Este estudo foca em desvendar a dinâmica da comunidade fitoplanctônica em um igarapé de água clara na Amazônia. A proximidade do igarapé a uma área de mineração de bauxita, aliada ao seu papel crucial em apoiar comunidades locais, amplifica a importância desta pesquisa. Ao longo de 20 anos, realizamos coletas trimestrais em três pontos do igarapé, resultando em um extenso conjunto de dados composto por 240 campanhas. Nosso principal objetivo foi desvendar padrões de diversidade do fitoplâncton e suas estruturas interanuais. Avaliamos a substituição de espécies e a diversidade beta temporal durante diferentes fases do pulso de inundação, com foco especial nos períodos de água alta. Para avaliar nossas hipóteses, empregamos uma metodologia robusta, analisando a riqueza de espécies, densidade e a diversidade beta por meio de cálculos abrangentes e modelos de quadrados mínimos generalizados para avaliar os efeitos do pulso de inundação nesses preditores. O grande banco de dados aumentou a capacidade preditiva de questões ambientais locais e, ao quantificar a substituição de espécies e a diversidade beta durante diferentes fases do pulso de inundação, obtivemos insights sobre os mecanismos temporais subjacentes à dinâmica da comunidade fitoplanctônica. Nosso estudo tem implicações significativas para a compreensão dos ecossistemas de planície de inundação e enfatiza a necessidade de se manter o monitoramento ambiental desse ecossistema. Ao lançar luz sobre as intrincadas dinâmicas das comunidades fitoplanctônicas, esperamos fornecer insights valiosos para esforços de conservação e tomada de decisões políticas. Nossos resultados contribuirão para o manejo sustentável deste ecossistema, garantindo sua preservação para as gerações futuras.

Palavras-chave: Fitoplâncton; variação temporal; planície de inundação; riacho; Amazônia.

ABSTRACT

The flood pulse is widely recognized as a significant structuring force for terrestrial and aquatic communities in floodplains. This study focuses on unraveling the dynamics of the phytoplankton community in a clear-water stream in the Amazon. The proximity of the stream to a bauxite mining area, coupled with its crucial role in supporting local communities, amplifies the importance of this research. Over 20 years, we conducted quarterly collections at three points along the stream, resulting in an extensive dataset comprising 240 campaigns. Our main objective was to uncover patterns of phytoplankton diversity and interannual structuring. We assessed species turnover and temporal beta diversity during different phases of the flood pulse, with a special focus on high-water periods. To evaluate our hypotheses, we employed robust methodology, analyzing species richness, density, and beta diversity through comprehensive calculations and generalized least squares models to assess the effects of the flood pulse on these predictors. The large dataset enhanced predictive capacity for local environmental issues, and by quantifying species turnover and beta diversity during different flood pulse phases, we gained insights into the underlying temporal mechanisms of phytoplankton community dynamics. Our study has significant implications for understanding floodplain ecosystems and emphasizes the need for environmental monitoring of this ecosystem. By shedding light on the intricate dynamics of phytoplankton communities, we hope to provide valuable insights for conservation efforts and policy decision-making. Our results will contribute to the sustainable management of this ecosystem, ensuring its preservation for future generations.

Keywords: Phytoplankton; temporal variation; floodplain; stream; Amazon.

1 INTRODUÇÃO

O pulso de inundação é um importante direcionador das comunidades aquáticas em planícies amazônicas (Melo & Huszar, 2000; Huszar & Reynolds, 2000; Kraus et al., 2018). Esse fenômeno natural resulta em períodos bem definidos de águas baixas, nos quais os ecossistemas aquáticos estão isolados na paisagem, assumindo características mais singulares (Melack et al., 2009; Cardoso et al., 2017; Zanco et al., 2017), e de águas altas, nos quais há expansão dos rios e sua conectividade com outros ambientes adjacentes (Junk et al., 1989; Da Silva et al., 2022), aumentando sua similaridade e facilitando a troca de espécies entre os ambientes (Ward & Tockner, 2001; Tockner et al., 2010; Melack et al., 2009). Durante o período de águas altas, os sistemas aquáticos conectam-se, aumentando sua similaridade e facilitando a troca de espécies entre os ambientes (Thomaz et al., 2007). Já durante o período de águas baixas, os sistemas aquáticos tornam-se menos conectados, assumindo características mais singulares (Junk et al., 1989).

A alternância entre períodos de águas altas e águas baixas afeta fortemente a distribuição de comunidades aquáticas, causando modificações cíclicas, tanto bióticas quanto abióticas, nessas áreas inundáveis (Bortolini et al., 2017; Moresco et al., 2017; De Melo et al., 2019). Isso ocorre porque as trocas de nutrientes e de organismos entre os ecossistemas da planície, taxa de produtividade e riqueza de espécies são determinados principalmente pela frequência e amplitude da inundação desses sistemas (Junk et al., 1989; Ward et al., 2002; Bozelli et al., 2015; Da Silva et al., 2022).

Dentre as comunidades aquáticas influenciadas pelo pulso de inundação, o fitoplâncton representa um importante modelo de estudo. Por ser composto por espécies de pequeno tamanho e apresentar curto tempo de geração de suas populações, responde rapidamente às mudanças ambientais, com flutuações evidentes na estrutura da

comunidade entre os diferentes períodos hidrológicos (Reynolds, 2006; Oliveira & Calheiros, 2000; Jati et al., 2017; Huszar et al., 2022).

Mudanças nas comunidades aquáticas podem ser sincronizadas (concordância temporal) com a variabilidade ambiental ao longo do tempo, resultando em padrões anuais de sucessão (Anneville et al., 2002; Kent et al., 2007; Lopes et al., 2014; Zhang et al., 2018). No entanto, as mudanças temporais nas comunidades também podem ocorrer dissociadas das condições ambientais subjacentes, devido a uma resposta tardia ao meio ambiente ou como resultado de processos operando em várias escalas temporais (Hastings et al., 2018).

Estudos sobre fitoplâncton usando longas séries temporais têm como foco principal as respostas ao estado trófico (Straile, 2000; Bürgi & Stadelmann, 2002; Zhang et al., 2018), restauração (Huszar et al., 2022), flutuações hidrológicas (Reynolds et al., 2012; Bortolini et al., 2017), controle top-down e bottom-up (Mao et al., 2020), mudanças climáticas globais (Tirok & Gaedke, 2007; Havens et al., 2019; Fu et al., 2020) e interferência de fenômenos climáticos globais como El Niño e La Niña (Pineda et al., 2018), que na região amazônica amplificam os períodos de cheia e seca (Moura et al., 2019). O entendimento mais detalhado dos fatores que regulam a riqueza e diversidade da comunidade fitoplanctônica em planícies de inundação é necessário e pode ser útil para propor medidas de preservação e conservação. Além disso, compreender a dinâmica das comunidades biológicas é um fator importante para a manutenção dos serviços ecossistêmicos aquáticos (Rudman et al., 2017; Wang et al., 2021; Silva et al., 2022).

Além da diversidade na escala local (diversidade alfa), a variação na composição da comunidade em longas escalas temporais (diversidade beta) é um determinante importante da diversidade regional (Baselga, 2010).

A partição da diversidade beta em seus respectivos componentes de substituição (*turnover*) e diferença de riqueza (aninhamento) facilita a detecção de padrões ecológicos mais complexos (Gomes et al., 2005; Diniz et al., 2021). O componente *turnover* reflete a substituição de espécies em um local por espécies diferentes, enquanto o componente aninhamento reflete a diferença de riqueza que deriva da perda ou ganho de espécies (Baselga et al., 2010). Esses dois componentes da diversidade beta são complementares e ambos contribuem frequentemente para a dissimilaridade total, mas sua importância relativa pode ser diferente entre si, dependendo dos fatores locais e regionais que estruturam as comunidades (Legendre, 2014; Victorero et al., 2018; Zhang et al., 2019).

A diversidade beta pode ser influenciada por fatores que atuam em diferentes escalas nos ambientes, como a alta variação espacial e o grau de conexão entre os ambientes (Thomaz et al., 2007; Bozelli et al., 2015). Assim, ela tende a ser maior em ambientes que apresentem alta variação espacial, uma vez que permite que espécies com diferentes requerimentos ecológicos ocupem nichos em diferentes locais do ambiente (Verleyen et al., 2010; Braghin et al., 2018; Diniz et al., 2021). No entanto, a diversidade beta pode diminuir em períodos de águas altas, tornando as comunidades mais similares devido ao efeito homogeneizador causado pela expansão e conexão entre os ambientes de várzea (Thomaz et al., 2007; Moresco et al., 2017; Braghin et al., 2018; Diniz et al., 2021).

Assim, o objetivo desse trabalho foi determinar a diversidade fitoplanctônica e sua estruturação interanual em um igarapé amazônico em função de variáveis ambientais ao longo de 20 anos. Assumimos as seguintes hipóteses: i) Os padrões de distribuição da riqueza fitoplanctônica serão diferentes entre o ponto inicial e final do igarapé, devido à influência do rio Trombetas no igarapé nos períodos de águas altas; ii) O componente *turnover* de espécies terá menor contribuição para a diversidade beta durante os períodos

de cheia devido à expansão do ambiente com o pulso de inundação; e iii) Os valores do índice de diversidade beta temporal (TBI) serão diferentes entre o ponto inicial e final do igarapé. Analisando os componentes do TBI, presume-se que ambos (ganho e perda de espécies) contribuirão para a variação total da comunidade ao longo do tempo.

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 ÁREA DE ESTUDO

O igarapé Água Fria (1°31'13.6"S 56°52'26.8"W), situado no município de Oriximiná, Pará, Brasil, é o primeiro igarapé da margem direita do rio Trombetas, acima da localidade de Porto Trombetas, que é um afluente da margem esquerda do rio Amazonas. O clima regional é tropical úmido, com temperatura média anual superior a 26 °C e média de precipitação anual total de 2200–2500 mm (classificação de Köppen: Am, conforme Álvares et al., 2014).

O igarapé Água Fria não se enquadra como um riacho típico de planícies de inundação, pois sofre mudanças hidrológicas sazonais (lótico-lênticas) provocadas pelo pulso de inundação. Em períodos de águas altas, o igarapé assume características lênticas em suas regiões intermediárias e finais, quando há maior conexão do rio principal com o igarapé. Durante os períodos de águas baixas, com a retração do rio principal, o igarapé volta a apresentar características lóticas em toda sua extensão (Carvalho, 2012).

O igarapé Água Fria está sujeito a uma variação sazonal no nível d'água, caracterizada em quatro fases: enchente, águas altas, vazante e águas baixas. Durante o período de águas altas, com o aumento do nível de água, o igarapé Água Fria é barrado pelas águas do rio Trombetas, apresentando um comportamento lêntico em sua porção terminal. Nesse período, ocorre também o extravasamento lateral do rio Trombetas,

invadindo as águas do igarapé. À medida que o nível de água do rio Trombetas diminui, o igarapé gradualmente adota características lóxicas.

Na margem direita do igarapé, próximo ao seu deságue no rio Trombetas, encontra-se uma barragem de contenção de sedimentos provenientes da área industrial de uma usina de mineração de bauxita. No passado, na década de 90, foram observados extravasamentos de sedimentos e rejeitos de bauxita para dentro do igarapé, principalmente durante os períodos de chuva.

Foram determinadas três estações de coleta (Figura 1): Estação E1 - localizada na região natural, a montante do vertedouro da barragem, aproximadamente a 1 km do ponto de confluência com o rio Trombetas; Estação E3 - situada na região intermediária do igarapé, exatamente em frente ao canal proveniente do vertedouro da barragem; e Estação E5 - localizada na foz do igarapé, próxima ao ponto de confluência deste com o rio Trombetas.

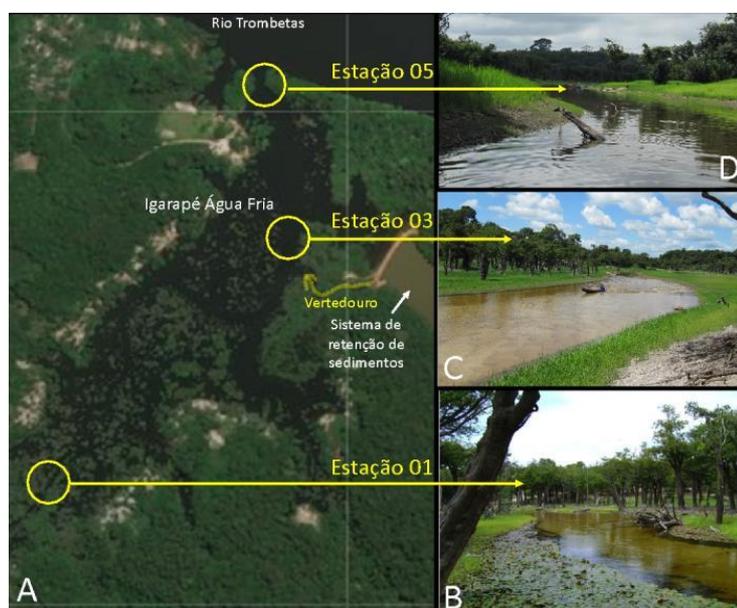


Fig. 1 A imagem de satélite mostra o trecho do igarapé Água Fria (Foto A). A E1, localizada a montante do vertedouro em um trecho onde a largura é menor (foto B). A estação E3, a jusante do vertedouro da barragem de rejeitos de bauxita (Foto C) e, próximo ao rio Trombetas, a estação E5 (Foto D). O sistema de retenção de sedimentos provenientes da área industrial da usina mineradora está à direita, próximo à estação E3.

2.2 AMOSTRAGEM E MÉTODOS ANALÍTICOS

Em razão da significativa variação do nível de água que o igarapé Água Fria experimenta naturalmente em seu trecho final ao desaguar no rio Trombetas, foram conduzidas amostragens em quatro períodos ao longo do ano: enchente (março), águas altas (junho), vazante (setembro) e águas baixas (dezembro), em uma série temporal descontínua ao longo de 20 anos (1998 – 2019, exceto 2005 e 2014), totalizando 240 amostras. Todas as amostragens e análises seguiram os mesmos protocolos e foram realizadas pela mesma equipe de pesquisadores ao longo da série temporal.

As amostras para análises do fitoplâncton foram coletadas a subsuperfície da zona limnética do igarapé, utilizando frascos de 100 ml, e fixadas *in situ* com solução de lugol acético. A riqueza de espécies foi determinada como o total de táxons registrados em cada amostra. A densidade do fitoplâncton foi estimada utilizando microscópio invertido, seguindo o método de Utermöhl (1958). O volume sedimentado foi definido conforme Margalef (1983), e a contagem dos indivíduos (células, colônias e filamentos) foi realizada aleatoriamente, de acordo com Lund et al. (1958). O cálculo da densidade foi feito conforme as diretrizes do APHA (2005). Os organismos foram identificados até o menor nível taxonômico possível utilizando literatura especializada.

2.3 AMOSTRAGEM DE VARIÁVEIS AMBIENTAIS

As variáveis ambientais amostradas ou estimadas incluem temperatura da água (TA, °C), zona eufótica (Z_{eu} , m) calculada como 2,7 vezes a profundidade do disco de Secchi (Cole 1994), oxigênio dissolvido (OD, mg L⁻¹) por meio de potenciômetros digitais portáteis, e o pH medido com pHmetros portáteis. Para avaliar a variabilidade ambiental, também foram mensuradas a profundidade máxima (Z_{max} , m) e determinadas

as concentrações de nitrogênio total (Mackereth et al. 1978) e fósforo total (Golterman et al. 1978).

2.4 ANÁLISE DOS DADOS

A frequência de ocorrência das espécies (Constância = C) foi calculada segundo Dajoz (2005), sendo classificada como constante ($C \geq 70\%$), comum ($30\% \geq C \leq 70\%$), esporádica ($10\% \geq C \leq 30\%$) ou rara ($C \leq 10\%$). Os organismos fitoplanctônicos foram agrupados de acordo com os oito Grupos Funcionais Baseados na Morfologia (GFBM) descritos por Kruk et al. (2010) e Reynolds et al. (2014), para melhor compreensão entre o tamanho médio dos organismos e suas outras características morfológicas: GFBM I: inclui pequenos organismos com alta razão superfície/volume (S:V); GFBM II: inclui pequenos organismos flagelados com estruturas exoesqueléticas silicificadas; GFBM III: inclui grandes filamentos com aerótopos; GFBM IV: inclui organismos de tamanho médio sem características especializadas; GFBM V: inclui flagelados unicelulares de tamanho médio a grande; GFBM VI: inclui organismos não flagelados com exoesqueletos silicificados; GFBM VII: inclui grandes colônias mucilaginosas; GFBM VIII: inclui cianobactérias fixadoras de nitrogênio.

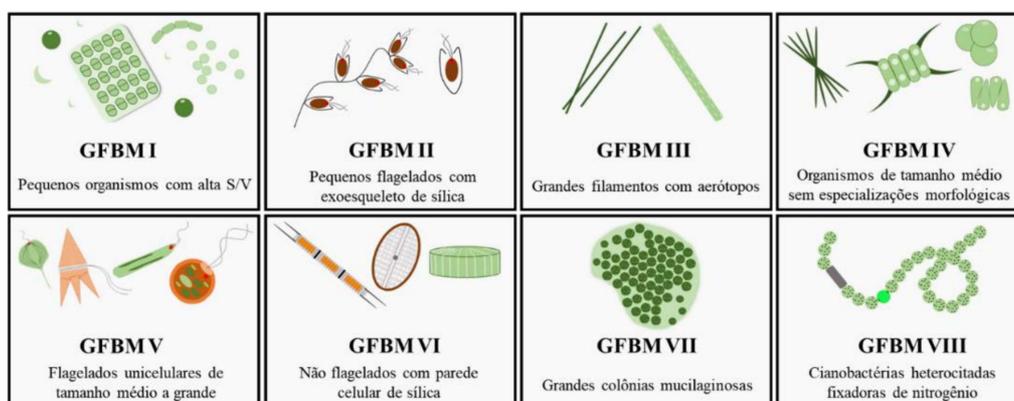


Fig. 2 Representação esquemática dos oito GFBM (Kruk et al. 2010; Reynolds et al. 2014), incluindo uma breve descrição de sua morfologia. S/V – Superfície/Volume.

Utilizamos uma Análise de Componentes Principais (PCA; Legendre & Legendre, 1998) para resumir a variabilidade ambiental de todo o período amostral. Na PCA, foram consideradas as variáveis temperatura da água, oxigênio dissolvido, pH, profundidade, Secchi, nitrogênio total e fósforo total. Os dois primeiros eixos foram utilizados para interpretação, pois representam a maior variabilidade dos dados. Para realizar a PCA, empregamos os pacotes "factoextra" (Kassambara & Mundt 2017) e "factoMineR" (Husson et al. 2016).

A relação entre riqueza e densidade ao longo do tempo foi modelada utilizando modelos lineares generalizados (GLM) para cada uma das estações do igarapé (n = 240), com ajuste de erros de *Poisson* e uma função de ligação logarítmica. Esses modelos foram ajustados usando a máxima verossimilhança para estimar os parâmetros do modelo (Austin, 1999; Mittelbach et al., 2001; Zhang et al., 2018), utilizando os pacotes "betareg" (Zeileis et al., 2016), "betapart" (Baselga et al., 2018) e "glm" (Ripley et al., 2013).

A diversidade beta temporal foi estimada entre os três pontos do igarapé por amostragem (n = 80). Utilizamos a abordagem proposta por Baselga (2010) e Baselga & Orme (2012), que calcula a dissimilaridade total de Jaccard (β_{Jac}) utilizando uma matriz de ocorrência (presença/ausência) das espécies. Essa dissimilaridade total foi particionada em dois componentes: turnover, que representa a substituição temporal da riqueza de espécies (β_{Jtu}), e aninhamento, que resulta da variação na composição de espécies (β_{Jne}).

Calculamos o índice de diversidade beta temporal (TBI, do inglês Temporal Beta-diversity Index) para cada estação do igarapé (E1, E3 e E5) entre o ano de 1998 e todos os anos subsequentes até 2019, utilizando o índice de dissimilaridade de *Sørensen* a partir dos dados de presença e ausência das espécies. Essa análise foi realizada separadamente para cada estação do igarapé. O TBI é um índice de dissimilaridade que mede a mudança na composição da comunidade de um local em um determinado tempo, comparando-o

com o tempo subsequente (Legendre, 2019). Esse índice varia de zero, quando as composições das comunidades em dois momentos são exatamente as mesmas, a um, quando as comunidades são totalmente diferentes, ou seja, não possuem espécies compartilhadas. O índice, além de apresentar o valor total da diversidade beta temporal, também é decomposto em perdas e ganhos de espécies entre as comparações, permitindo descrever como esses componentes contribuem ao longo do tempo (Legendre, 2019). Para o cálculo do TBI, utilizamos a função TBI do pacote "adespatial" (Dray et al., 2018).

Para testar se houve um aumento ou diminuição do TBI com o aumento do intervalo de tempo em relação ao ano de referência, calculamos um modelo de regressão quadrática em função do ano e da classificação do ambiente, utilizando a função "lm" do pacote "stats" (Team et al., 2018). Todas as análises e gráficos foram desenvolvidos com o auxílio do software R (R Core Team, 2022).

3 RESULTADOS

3.1 CARACTERIZAÇÃO LIMNOLÓGICA

Os dois primeiros eixos gerados pela PCA explicaram 47,7 % da variabilidade dos dados ambientais do igarapé Água Fria. O primeiro eixo, com 29,5 % de explicação correlacionou negativamente o período de águas baixas. As variáveis mais correlacionadas com o primeiro eixo foram o pH (0,40), temperatura (0,61), Secchi (0,49) e profundidade (0,17). O segundo eixo, com 18,2 %, correlacionou-se positivamente com oxigênio dissolvido (0,64) e nitrogênio total (0,35) (Figura 3).

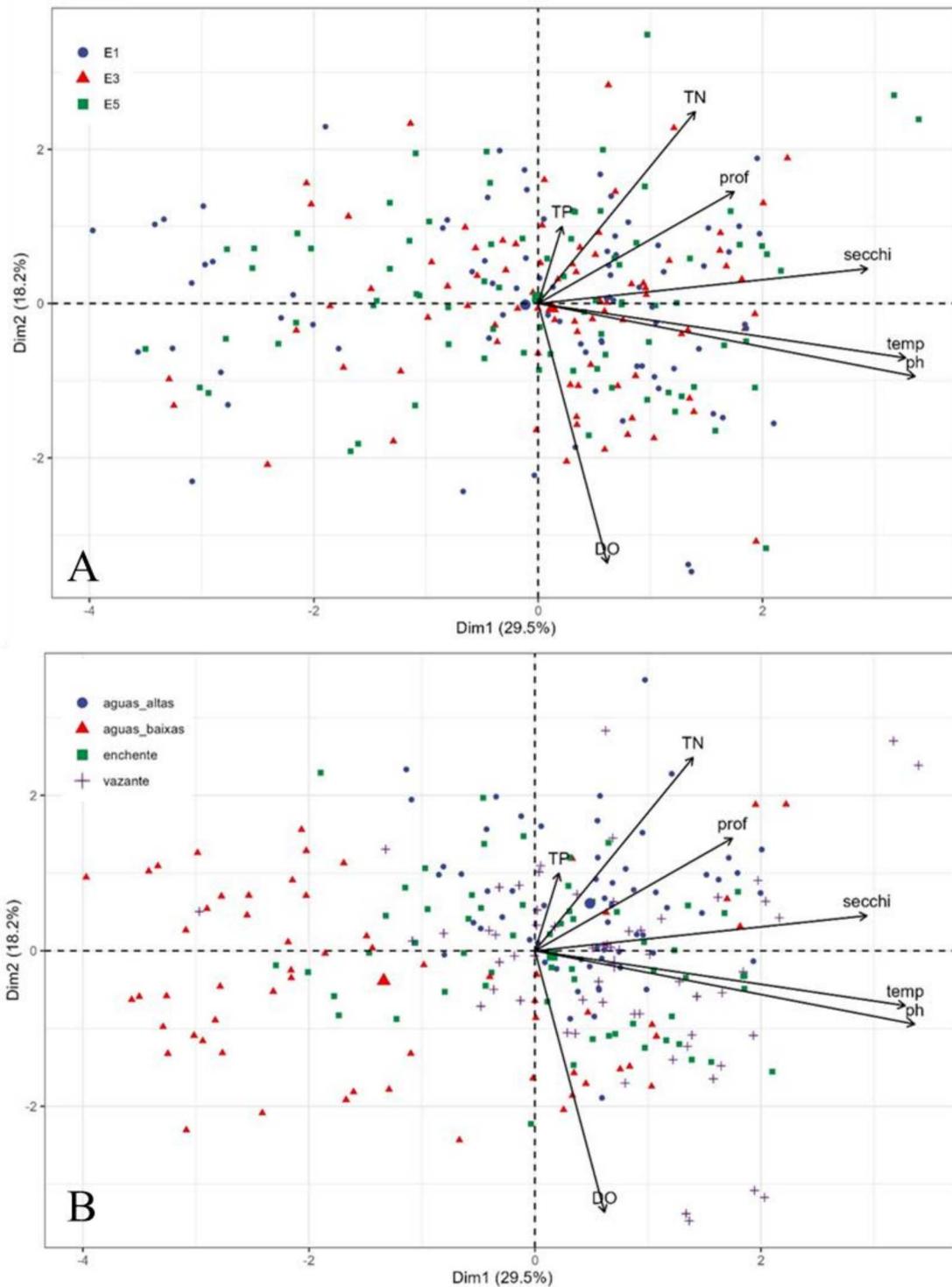


Fig. 3 Análise de Componentes Principais, realizada para as variáveis abióticas das estações do igarapé Água Fria. A) Dispersão dos escores evidenciando as estações de coleta. B) Dispersão dos escores evidenciando os períodos do pulso hidrológico. Temp - temperatura da água; Prof- profundidade máxima; DO- oxigênio dissolvido; TN- nitrogênio total; TP- fósforo total; pH- Potencial hidrogeniônico.

Os valores de profundidade apresentaram alta variabilidade sazonal em todas as estações do igarapé, sendo marcados pelas quatro fases do pulso hidrológico da região. Os maiores valores médios de profundidade são observados no período de águas altas na estação E5 e os menores valores foram registrados para o período de águas baixas na estação E1. Também no período de vazante, as três estações do igarapé, apresentaram uma grande variação dos valores de profundidade. Todas as estações seguem o mesmo padrão de variação no pulso hidrológico, sendo possível observar um aumento da profundidade da estação E1 em direção à estação E5 (Figura 4A).

Maior disponibilidade de luz na coluna de água (Z_{eu}/Z_{max}) foi registrada nos períodos de águas baixas para todas as estações e menor disponibilidade de luz ocorreu nos períodos de águas altas. Também foi possível observar um gradiente de diminuição dos valores de Secchi da estação E1 à estação E5 em todos os períodos hidrológicos (Figura I).

A temperatura da água manteve-se alta em todas as estações em todo o ano, variando entre 26 °C e 32 °C. Os maiores valores foram observados nos períodos de vazante e os menores nos períodos de águas baixas (Figura 4D). O pH apresentou valores próximos da neutralidade, com baixa variabilidade espacial. Os maiores valores médios foram observados nos períodos de vazante e os menores nos períodos de águas baixas (Fig. 4D).

Os maiores valores médios de nitrogênio total foram verificados para os períodos de águas altas e enchente (Figura 4F). O fósforo total apresentou pouca variação espacial e ampla variação temporal, com máximos valores observados nos períodos de águas altas e vazante (Fig. 4G). A relação nitrogênio:fósforo (N:P) também teve pouca variabilidade espacial, sendo observados os maiores valores médios nos períodos de águas altas (Figura 4H).

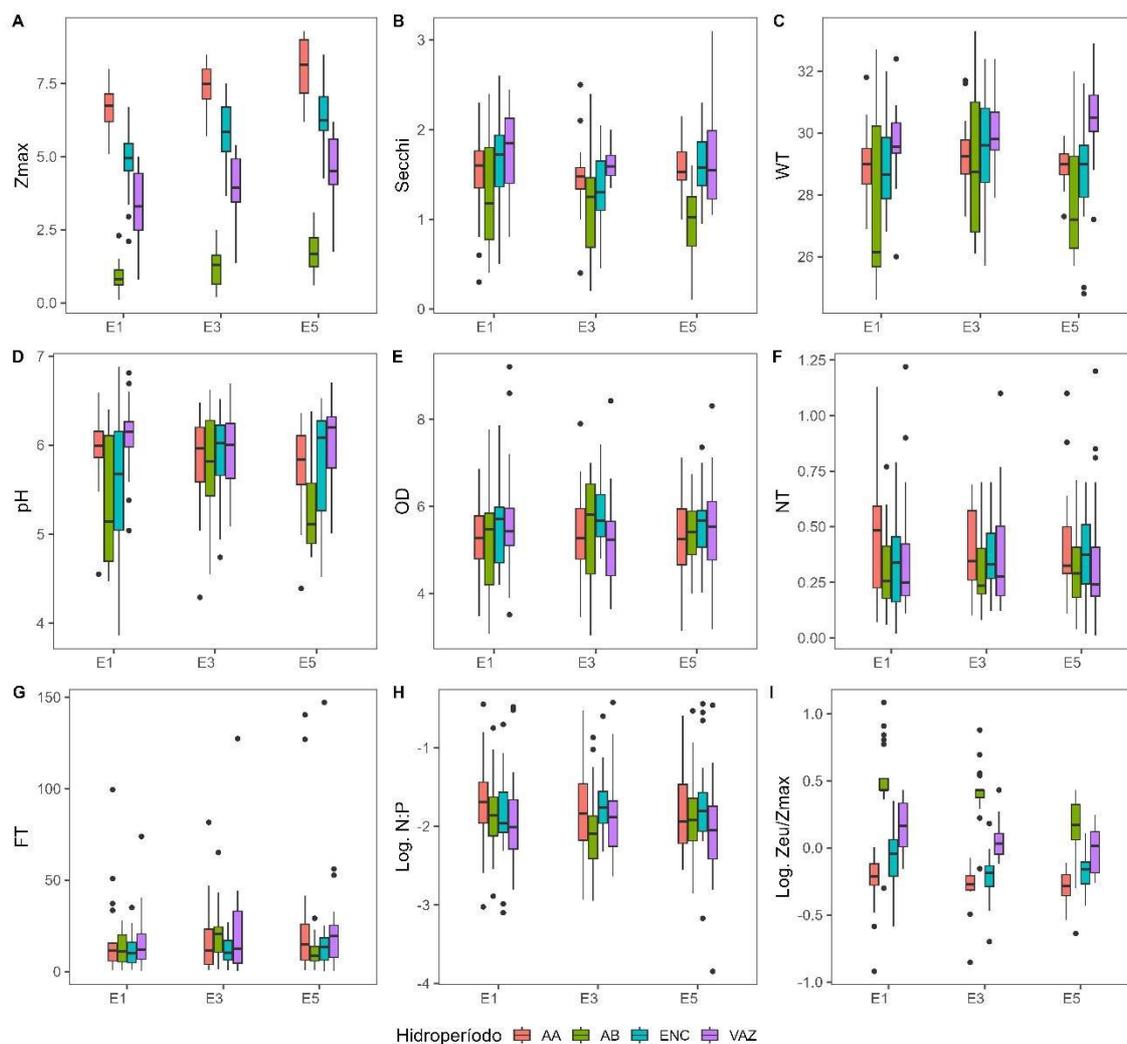


Fig. 4 Variáveis ambientais do igarapé Água Fria no período de 1998 a 2019. (Linha horizontal representa a média, a caixa o desvio padrão, as linhas o erro padrão e os pontos representam os valores extremos). Zmax- Profundidade máxima; WT- Temperatura da água; OD- Oxigênio dissolvido; NT- Nitrogênio total; FT-Fósforo total; N:P- Relação Nitrogênio:Fósforo; Zeu:Zmax- Relação Zona Eufótica:Profundidade máxima. AA- Águas altas; AB- Águas baixas; ENC- Enchente; VAZ- Vazante.

3.2 COMUNIDADE FITOPLANCTÔNICA

Foram identificados 384 táxons distribuídos em 18 grupos taxonômicos. Bacillariophyceae foi o grupo mais especioso, com 108 táxons, seguido por Chlorophyceae e Cyanobacteria, com 74 e 68 táxons, respectivamente. Os gêneros melhor representados foram *Eunotia* Ehrenberg (Bacillariophyceae) com 26 táxons, *Staurastrum*

Meyen ex Ralfs com 14 táxons, *Pinnularia* Ehrenberg (Bacillariophyceae) e *Cosmarium* Corda ex Ralfs (Zygnematophyceae), ambos com 11 táxons cada.

Para a estação E1, os menores valores de densidade foram observados nos períodos de águas baixas (20 ind. mL⁻¹), e os maiores nos períodos de vazante e enchente. As densidades nas estações E3 e E5 foram altas e similares sazonalmente. Nessas estações, os maiores valores foram observados nos períodos de enchente (E3 - 4000 ind. mL⁻¹ / E5 - 2250 ind. mL⁻¹) e vazante (E3 - 3870 ind. mL⁻¹ / E5 - 2100 ind. mL⁻¹), e os menores nos períodos de águas baixas (50 ind. mL⁻¹). Foi observada uma tendência de distribuição sazonal da densidade, com maiores densidades nos períodos de enchente e vazante e menores nos períodos de águas baixas. Também foi observada uma distribuição espacial, com aumento da densidade da estação E1 em direção à E5 (Figura 5).

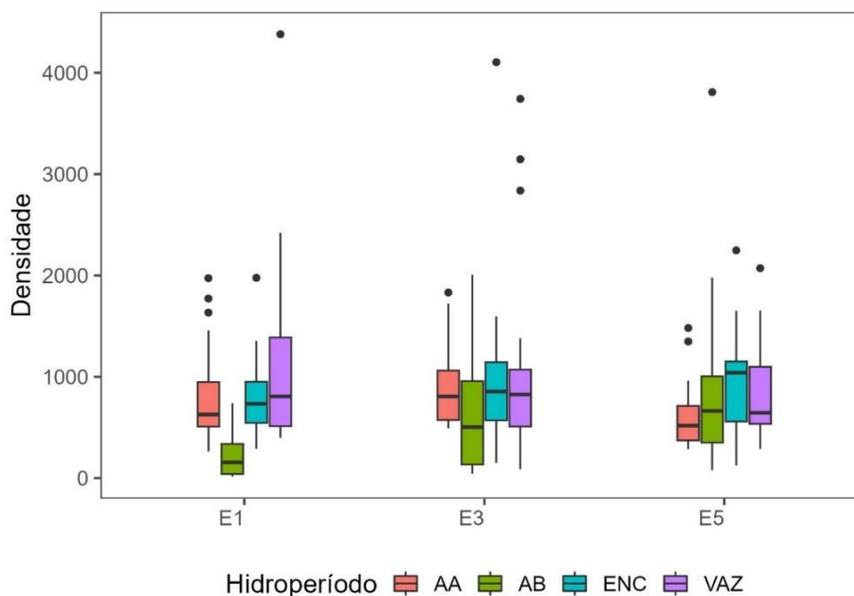


Fig. 5. Densidade de organismos fitoplanctônicos do igarapé Água Fria, entre os anos de 1998 e 2019 (n=240), por período hidrológico e estação amostral. AA- Águas altas; AB- Águas baixas; ENC- Enchente; VAZ- Vazante.

A partir de 2009, ocorreram episódios com aumento expressivo na densidade de cianobactérias filamentosas do gênero *Jaaginema* (*J. quadripunctulatum*, *J. geminatum* e *Jaaginema* sp.), pertencentes ao GFBM III, que elevaram a densidade fitoplanctônica em alguns períodos da série temporal. Na estação E1, as maiores densidades de *Jaaginema* spp. ocorreram no período de águas baixas (1200 ind./mL) e na vazante (1600 ind./mL) de 2018. Na estação E3, as maiores densidades ocorreram na vazante (1600 ind./mL) e enchente (850 ind./mL) de 2018. Já na estação E5, as maiores densidades foram registradas na vazante (950 ind./mL) e enchente (970 ind./mL) de 2012 (Figura 6).

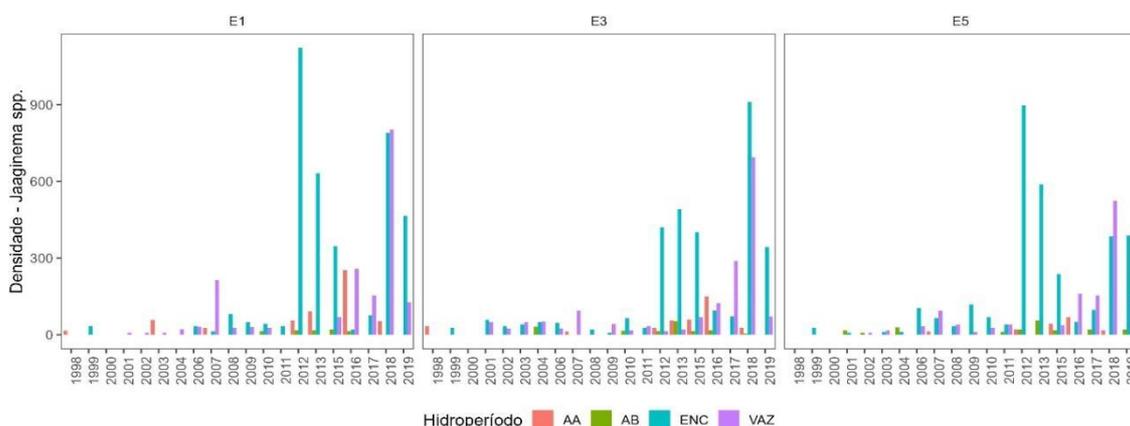


Fig. 6. Densidade de *Jaaginema* spp. no igarapé Água Fria, entre os anos de 1998 e 2019 (n=240), por período hidrológico e estação amostral. AA- Águas altas; AB- Águas baixas; ENC- Enchente; VAZ- Vazante.

Foram observados os 8 GFBM no igarapé Água Fria. Os períodos de enchente e vazante apresentaram mais GFBM (Figura 7). A composição dos GFBM é similar entre as estações dentro do mesmo período hidrológico, mas ela se altera entre os hidroperíodos. No período de águas altas, predominam em densidade os GFBM II, IV e V; durante as vazantes, predominam os grupos IV e VI; nos períodos de águas baixas, o grupo VI; e nas enchentes, as maiores contribuições são dos grupos III e IV (Figura 8).

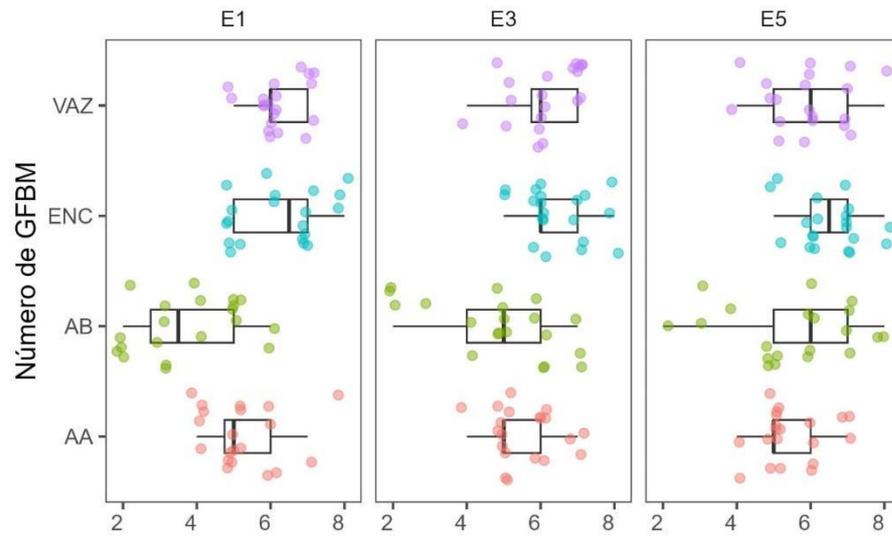


Fig. 7. Número de GFBM da comunidade fitoplanctônica do igarapé Água Fria, entre os anos de 1998 e 2019 (n=240), por período hidrológico e estação amostral. AA- Águas altas; AB- Águas baixas; ENC- Enchente; VAZ- Vazante.

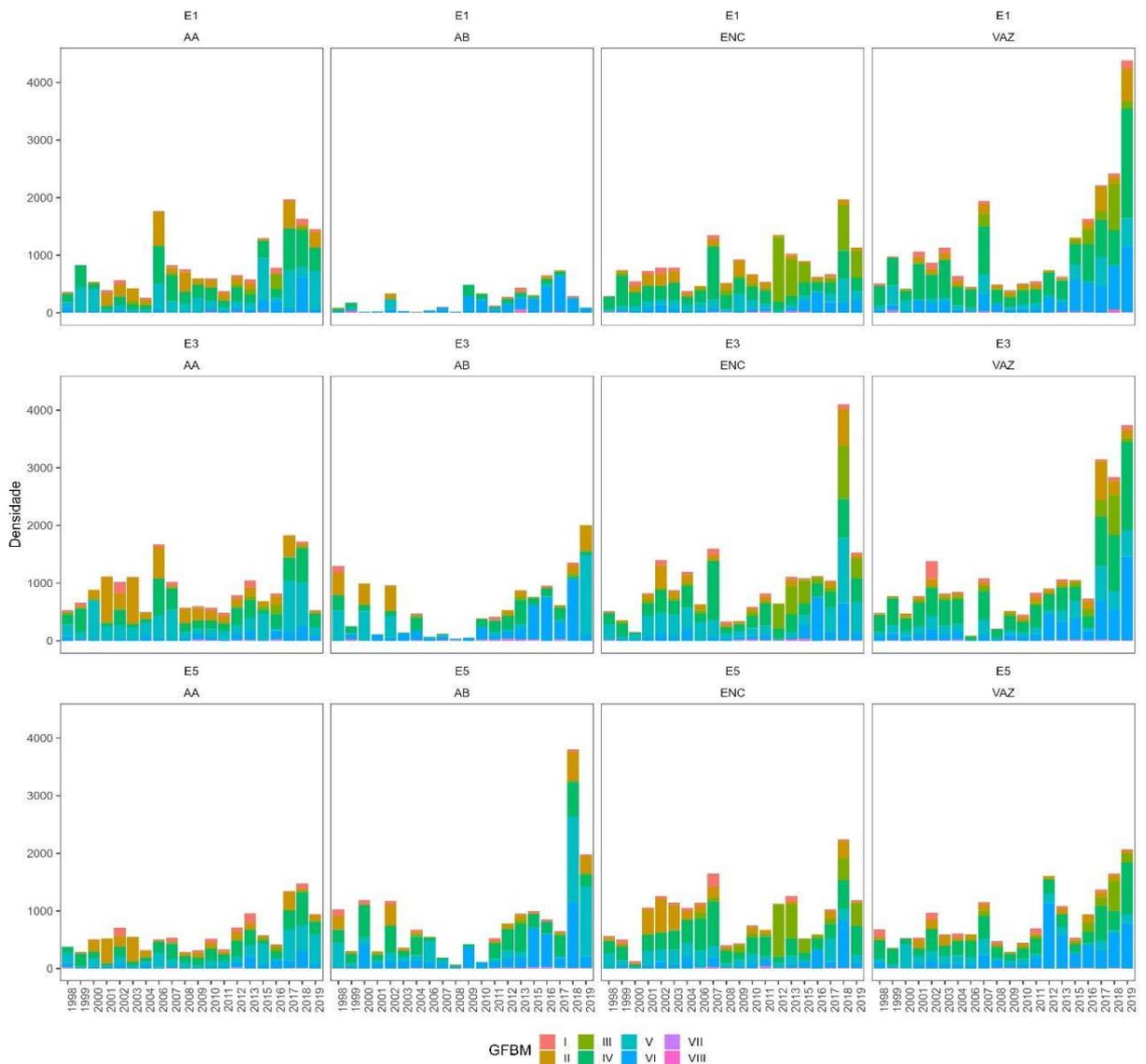


Fig. 8 Densidade fitoplanctônica dos GFBM do igarapé Água Fria, entre os anos de 1998 e 2019 (n=240), por período hidrológico e estação de coleta. AA- Águas altas; AB- Águas baixas; ENC- Enchente; VAZ- Vazante.

O índice de constância revelou que a composição de espécies apresenta uma elevada contribuição de espécies raras, independentemente da estação analisada (Tabela 1). A única espécie que apresentou constância superior a 70% foi a diatomácea *Urosolenia eriensis* var. *eriensis* (72%). Esta espécie foi seguida pelas espécies comuns *Chlorella homosphaera* (66%), *Scenedesmus ellipticus* (64%), *Cryptomonas marssonii*

(61%), pertencentes às classes Trebouxyophyceae, Zygnematophyceae e Cryptophyceae, respectivamente.

Os maiores valores para a riqueza de espécies foram observados na estação E3 durante a enchente de 2017 (67 táxons), e os menores para a estação E1 durante o período de águas baixas de 2003 (2 táxons). Foi observada alta variação sazonal e espacial no número de táxons entre as estações. Os períodos de enchente e vazante apresentam os maiores valores médios de riqueza em todas as estações e o período de águas baixas os menores. É observado um aumento da riqueza de espécies da estação E1 a E5 em todas as fases do pulso hidrológico (Figura 9).

Tabela 1- Índice de Constância das Espécies de Dajoz do igarapé Água Fria, entre os anos de 1998 e 2019 (n=240), por estação de coleta.

Categoria	E1	E3	E5
Constantes	< 0,5%	< 0,5%	< 0,5%
Comuns	5,2%	5,4%	5,2%
Esporádicas	14,5%	15,3%	15,3%
Raras	79,9%	78,9%	79,1%

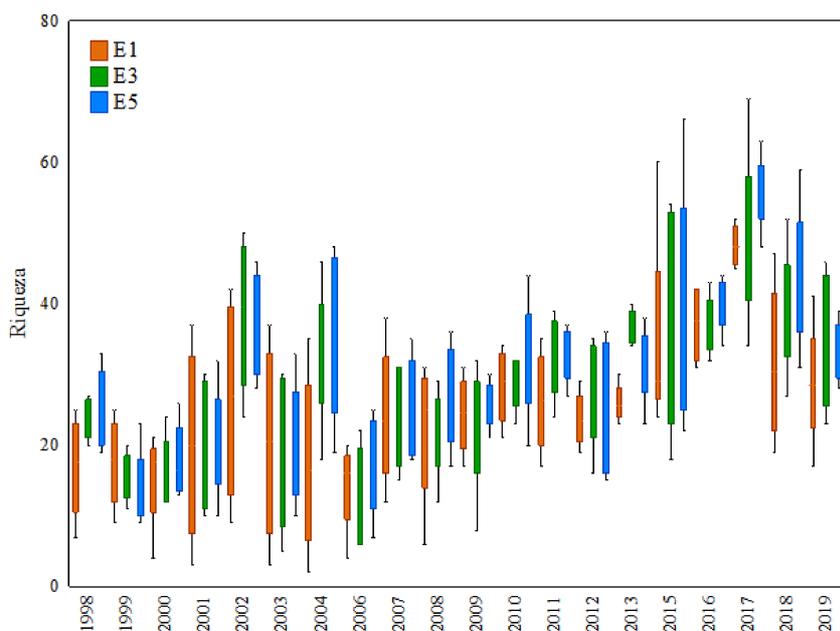


Fig. 9- Riqueza de espécies fitoplanctônicas do igarapé Água Fria (PA), entre os anos de 1998 e 2019 (n=240) (linha representa a média, a caixa o desvio padrão e as linhas o erro padrão).

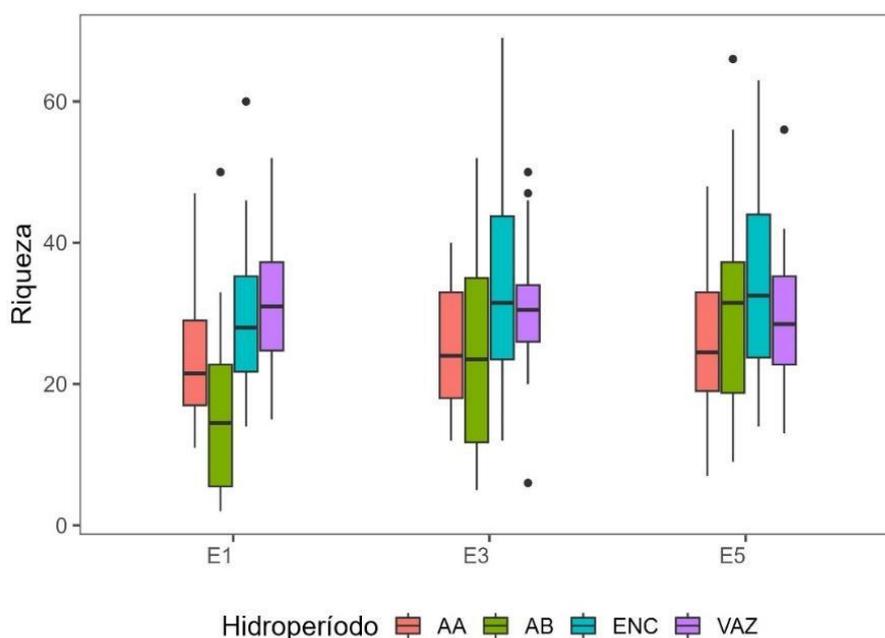


Fig. 6- Riqueza de espécies fitoplanctônicas do igarapé Água Fria, entre os anos de 1998 a 2019 (n=240) (linha grossa representa a média, a caixa o desvio padrão, as linhas o erro padrão e os pontos representam os valores extremos). AA- Águas altas; AB- Águas baixas; ENC- Enchente; VAZ- Vazante.

Os GLM mostraram um aumento significativo e positivo da riqueza ao longo do tempo nas três estações do igarapé (Tabela 2). Na estação E1, a riqueza aumentou principalmente durante os períodos de enchente e águas altas. Já nas estações E3 e E5, o maior aumento foi observado durante o período de enchente. Houve pouca variação temporal durante o período de vazante (Figura 9).

Quanto à densidade, os GLM também demonstraram um aumento significativo e positivo desse atributo ao longo do tempo nas três estações do igarapé. Na estação E1 e E5, a densidade aumentou principalmente durante os períodos de vazante. Enquanto na estação E3, o maior aumento foi observado durante os períodos de vazante e enchente (Figura 10).

<i>Riqueza</i>	Estimativa	Erro padrão	Valor de T	<i>p</i>
(Intercept)	-72.07	3.84	-18.75	< 0.001
Estação E3	0.12	0.03	4.10	< 0.001
Estação E5	0.17	0.03	5.80	< 0.001
Águas baixas	-0.04	0.03	-1.09	0.273
Enchente	0.28	0.03	8.23	< 0.001
Vazante	0.20	0.03	5.99	< 0.001
Ano	0.03	0.001	19.56	< 0.001

<i>Densidade</i>	Estimativa	Erro padrão	Valor de T	<i>p</i>
(Intercept)	-1.03	7.17	-143.94	< 0.001
Estação E3	1.80	5.48	32.83	< 0.001
Estação E5	6.44	5.63	11.43	< 0.001
Águas baixas	-3.26	7.11	-45.83	< 0.001
Enchente	1.63	6.26	26.03	< 0.001
Vazante	2.86	6.09	46.92	< 0.001
Ano	5.75	3.57	153.20	< 0.001

Tabela 2- Resultados do GLM para riqueza e densidade do fitoplâncton. Valores de *p* menores que 0,01 (em negrito) foram considerados como significativos.

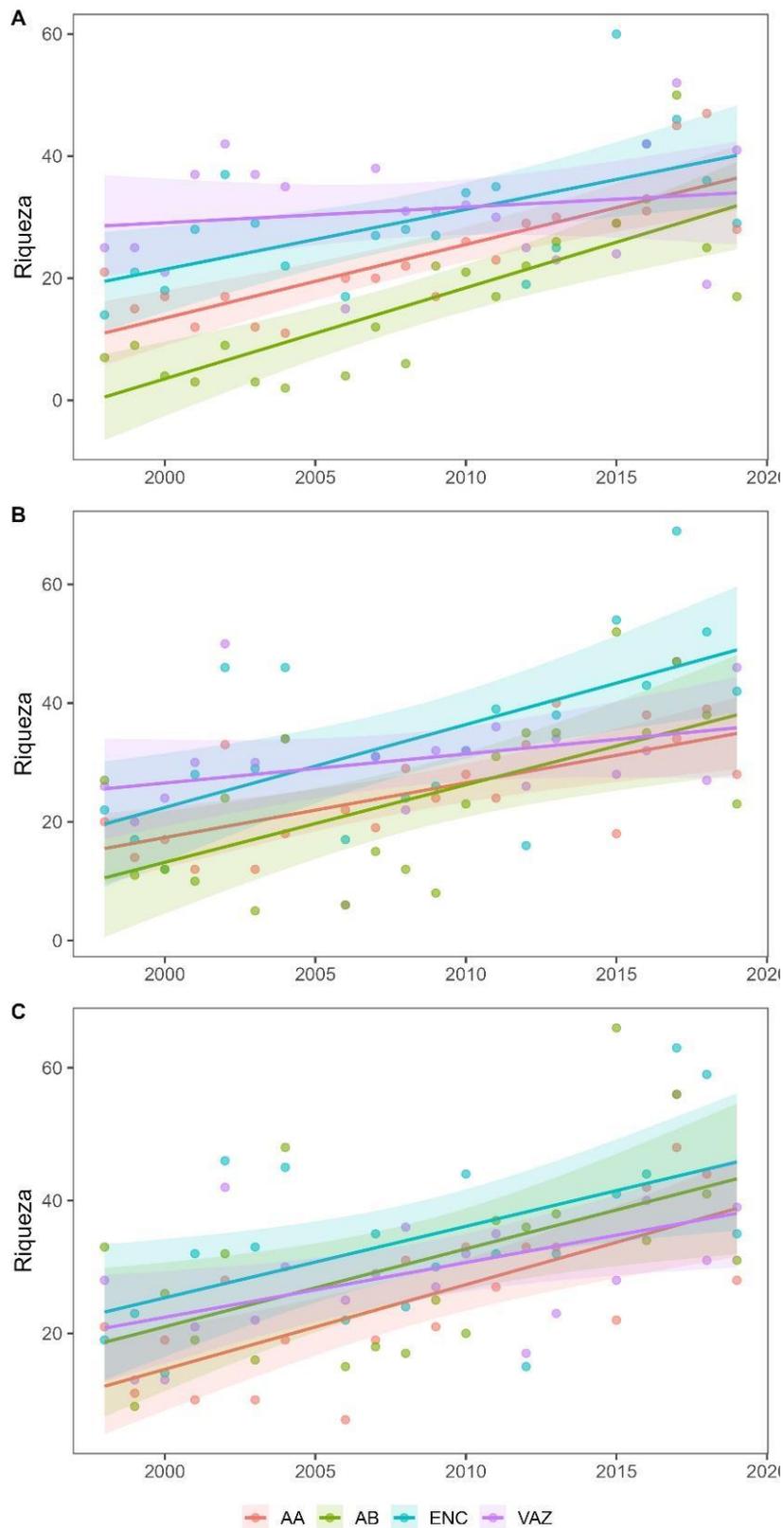


Figura 9. Modelos Lineares Generalizados (GLM) da relação entre riqueza de espécies fitoplancônicas no igarapé Água Fria no tempo, entre os anos de 1998 a 2019 (n=240), por estação amostral. As linhas e as áreas coloridas representam os valores preditos pelos modelos e o intervalo de confiança de 95%. AA- Águas altas; AB- Águas baixas; ENC- Enchente; VAZ- Vazante.

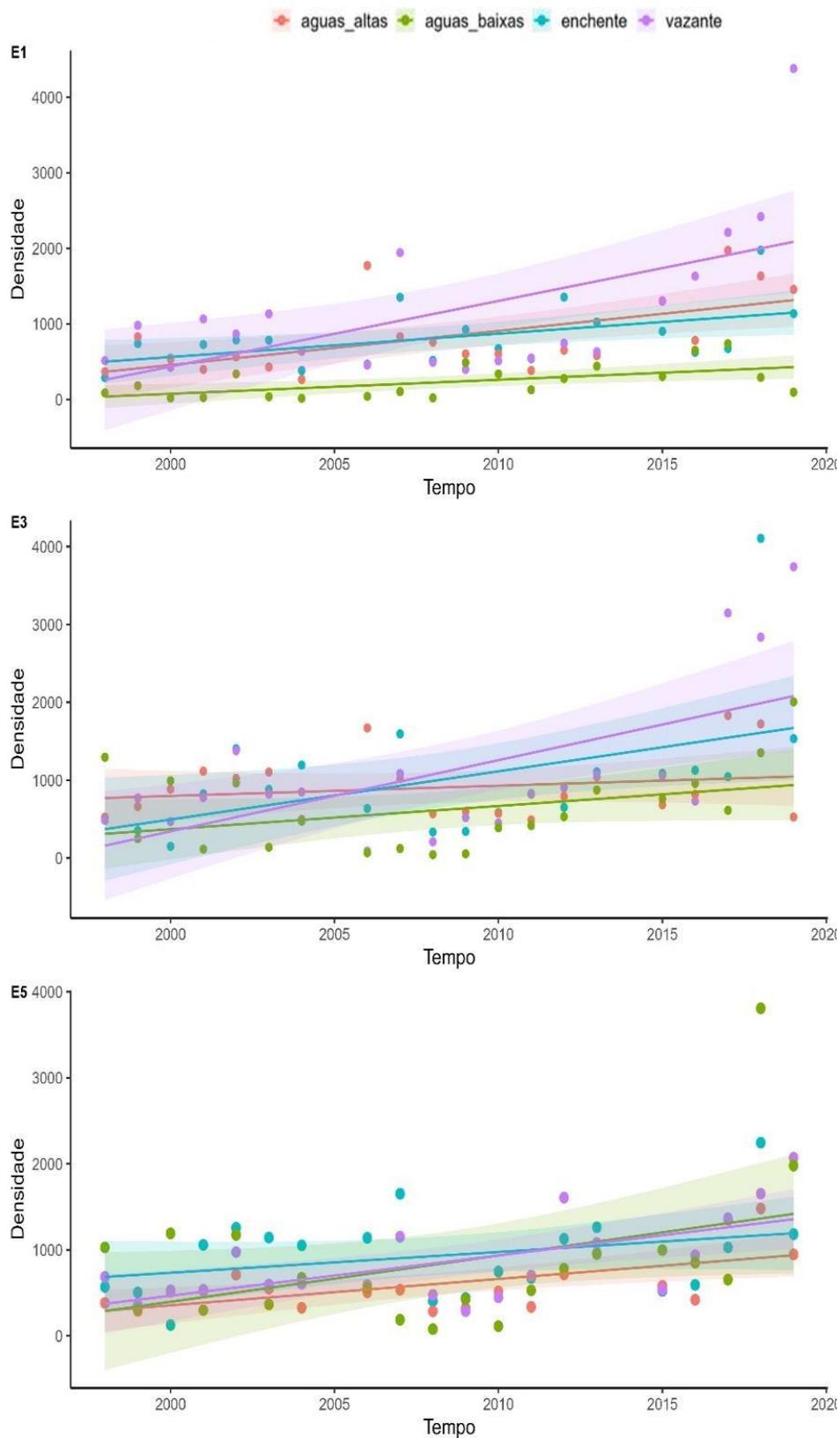


Figura 10. Modelos lineares generalizados (GLM) da relação entre densidade no tempo, no igarapé Água Fria, entre os anos de 1998 a 2019 (n=240), por estação amostral. As linhas e as áreas coloridas representam os valores preditos pelos modelos e o intervalo de confiança de 95%.

3.4 DIVERSIDADE BETA TEMPORAL E PADRÕES DE VARIAÇÃO DO ÍNDICE DE DIVERSIDADE BETA TEMPORAL

As medições da dissimilaridade total (β_{JAC}) variaram, em média, de 0,70 a 0,90, indicando uma grande faixa de variação em todas as fases do pulso hidrológico. O período de águas altas apresentou os menores valores de dissimilaridade total durante a série temporal, principalmente nos anos de 2010 a 2013, variando de 0,50 a 0,30. Os maiores valores durante a série temporal foram observados para os períodos de águas baixas, variando de 0,60 a 0,90. Os períodos de enchente e vazante apresentaram valores de dissimilaridade total parecidos ao longo da série temporal, variando de 0,50 a 0,80.

As medidas do *turnover* de espécies (β_{JTU}) variaram entre 0,20 e 0,80, indicando que as espécies apresentam altas taxas de substituição durante todo o pulso hidrológico. Os menores valores de *turnover* de espécies na série temporal foram observados durante os períodos de águas altas, com os maiores valores em 2001 e 2004 (0,80) e os menores em 2006 (0,20), 2011 (0,23) e 2012 (0,30). Ao longo da série temporal, o período de águas baixas sempre apresentou valores superiores a 0,5, exceto em 2004, quando ocorreu o menor valor de β_{JTU} (0,30). Os períodos de enchente e vazante apresentaram valores similares de turnover ao longo da série temporal, variando de 0,56 a 0,88. O maior valor de *turnover* no período de vazante ocorreu em 2006 (0,88) e o menor em 2002 (0,55). O maior valor no período de enchente ocorreu em 2011 (0,78) e o menor em 2002 (0,59).

O aninhamento (β_{JNE}) durante toda a série temporal variou entre 0 e 0,25. Os maiores valores para esse componente foram observados no período de águas baixas em 2004 (0,50) e no período de águas altas de 2006 (0,39) (Figura 8).

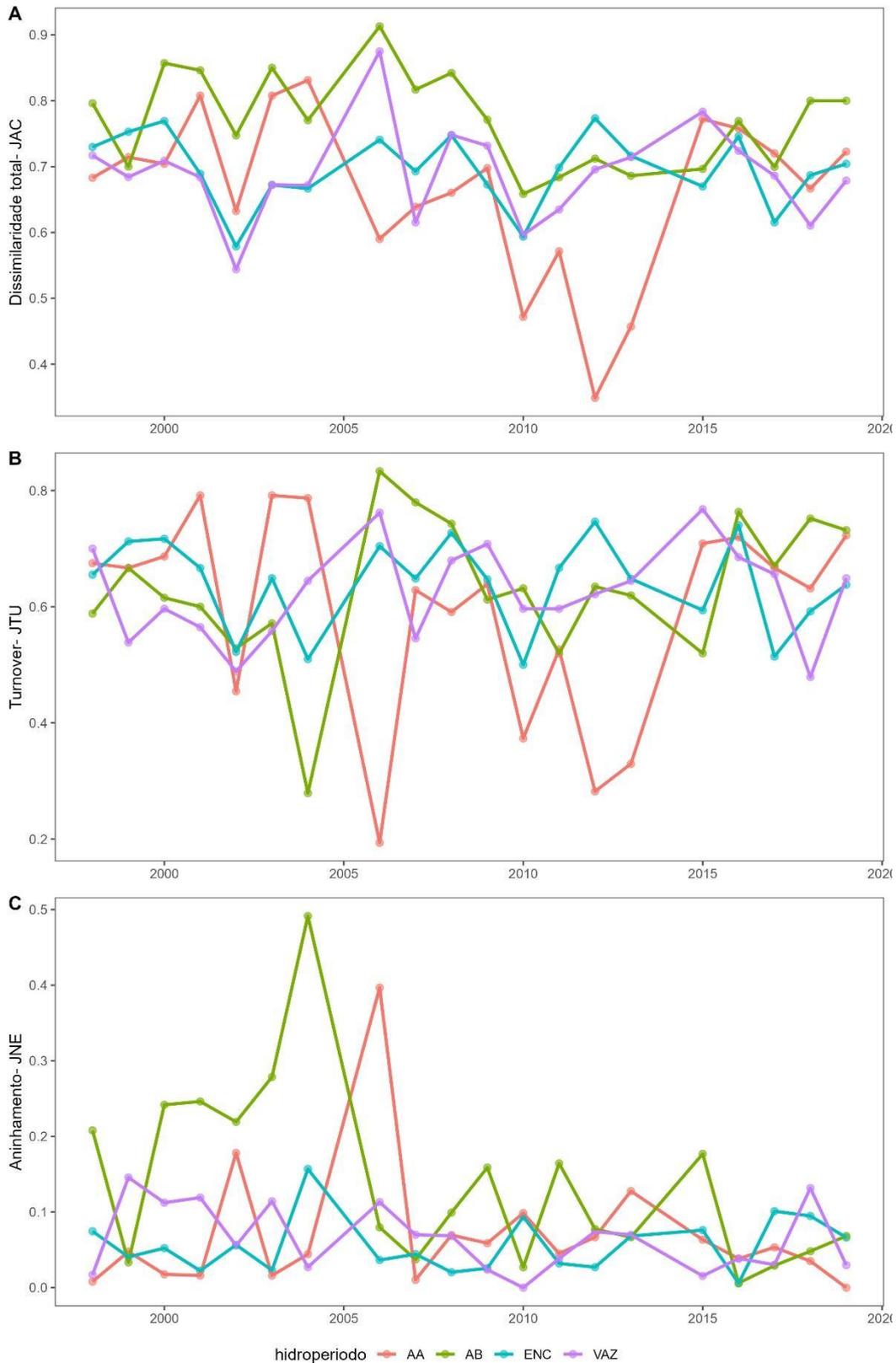


Figura 8. Diversidade beta temporal da comunidade fitoplanctônica do igarapé Água Fria, entre os anos de 1998 a 2019 (n=240), por estação amostral por fases do hidroperíodo. **A)** Dissimilaridade total (β_{JAC}), **B)** *Turnover* (β_{JTU}), **C)** Aninhamento (β_{JNE}). AA- Águas altas; AB- Águas baixas; ENC- Enchente; VAZ- Vazante.

A diversidade beta temporal, demonstrada aqui através do TBI, apresentou uma relação quadrática ao longo dos anos (Figura 9A). O modelo de regressão explicou aproximadamente 43 % da variação do TBI ao longo do tempo (R^2 ajustado = 0.432; $p < 0,01$). As três estações mostraram maiores valores de TBI na primeira década de estudo, seguidos de uma ligeira diminuição dos valores na última década. No entanto, a estação E3 apresentou um decréscimo no final do segundo período decadal, terminando a série temporal com valores similares à estação E5 (Figura 11A).

O modelo de regressão explicou aproximadamente 34% da variação dos valores de ganhos de espécie ao longo do tempo (R^2 ajustado = 0,347; $p < 0,01$). A estação E3, contudo, apresentou um decréscimo no final da série temporal, com valores similares à estação E5. Segundo a análise de ganhos de espécies a partir do TBI, é possível observar que durante toda a série temporal, a estação E1 foi a que apresentou maior ganho de espécies, seguida pela estação E3 e depois pela E5 (Figura 11B; Tabela 1).

As perdas de espécies para diversidade beta temporal apresentaram um modelo linear com variação significativa ao longo do tempo e uma explicação de aproximadamente 24% (R^2 ajustado = 0,244; $p < 0,01$). A média de perdas ao longo do tempo seguiu o mesmo padrão observado de ganhos e do TBI, onde os maiores valores de perdas foram observados na estação E1, seguida da estação E3 e da estação E5 (Figura 11C; Tabela 1).

TBI TOTAL (D)				
	Estimativa	Erro padrão	Valor de T	<i>p</i>
Intercepto	0,6526	0,0242	26.964	<0,001***
Águas baixas	0,2191	0,0229	9.552	<0,001***
Enchente	-0,0031	0,0226	-0,136	0,89
Vazante	0,1684	0,0226	7.440	<0,001***
Estação E3	-0,0737	0,0197	-3.736	<0,001***
Estação E5	-0,1070	0,0197	-5.423	<0,001***
Tempo	-0,0008	0,0004	-2.312	0,02*

GANHO DE ESPÉCIES (C)				
	Estimativa	Erro padrão	Valor de T	<i>p</i>
Intercepto	0,3882	0,0292	13.315	<0,001***
Águas baixas	0,1661	0,0276	6.013	<0,001***
Enchente	-0,1275	0,0273	-4.675	<0,001***
Vazante	-0,0646	0,0273	-2.368	<0,01*
Estação E3	-0,0405	0,0238	-1.704	0,08
Estação E5	-0,0545	0,0238	-2.292	<0,02*
Tempo	-0,0005	0,0004	-1.159	0,24

PERDA DE ESPÉCIES (B)				
	Estimativa	Erro padrão	Valor de T	<i>p</i>
Intercepto	0,2643	0,0300	8.825	<0,001***
Águas baixas	0,0529	0,0284	1.864	0,06
Enchente	0,1244	0,0280	4.441	<0,001***
Vazante	0,2330	0,0280	8.317	<0,001***
Estação E3	-0,0332	0,0244	-1.360	0,17
Estação E5	-0,0525	0,0244	-2.151	0,03*
Tempo	-0,0003	0,0004	-1	0,46

Tabela 4. Resultados da análise de regressão quadrática para os valores do índice de diversidade temporal (TBI) ao longo do tempo no igarapé Água Fria, entre os anos de 1998 a 2019 (n=240), por período e estação amostral. Valores de *p* significativos destacados em negrito.

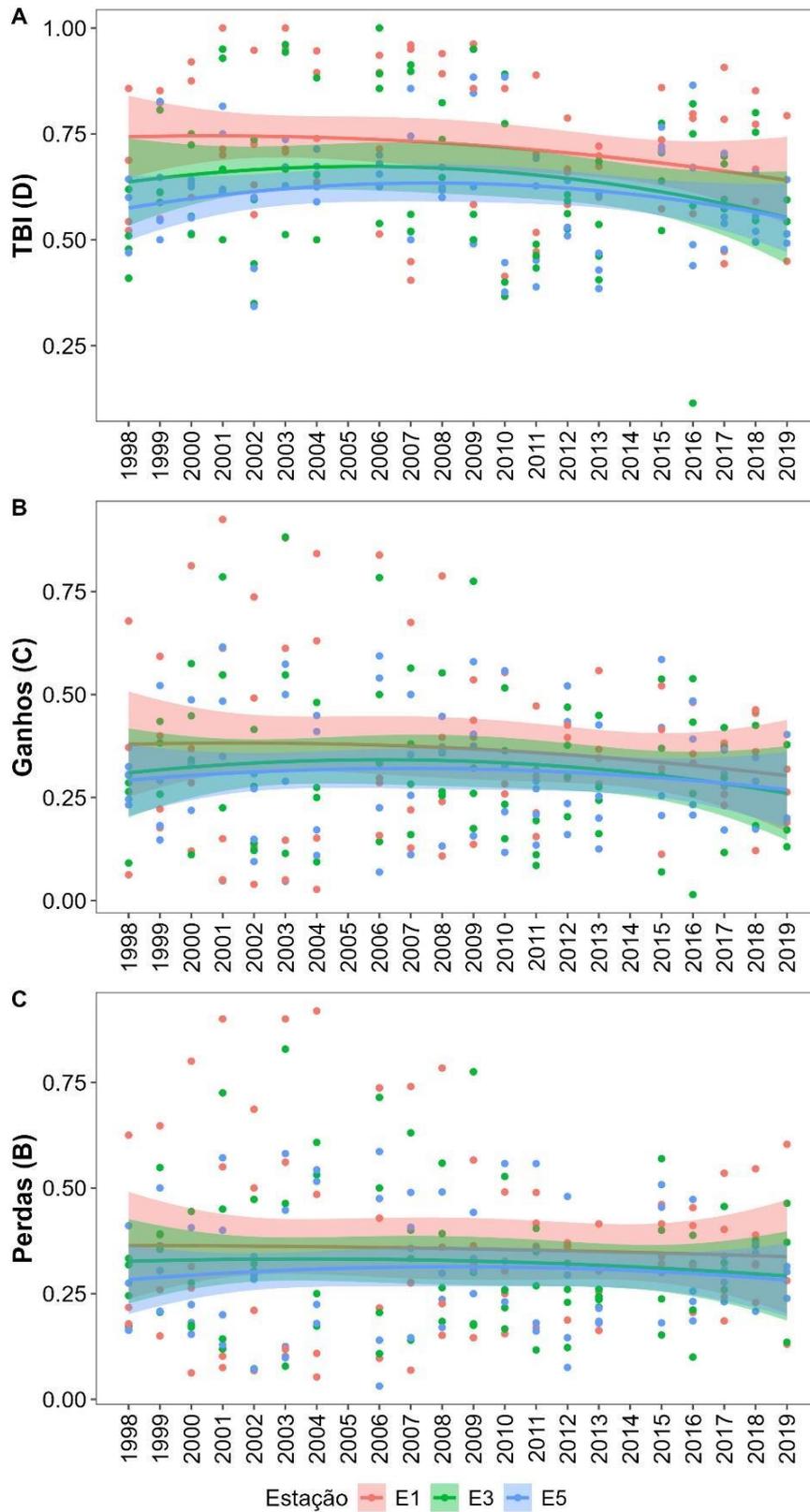


Fig. 11. Gráficos dos componentes do índice da diversidade beta temporal (TBI) do igarapé Água Fria, entre os anos de 1998 a 2019 (n=240), por estação amostral. Relação dos valores da diversidade beta temporal (TBI) no gradiente temporal (A), Contribuição de ganho de espécies (B) e Contribuição de perda de espécies (C).

4 DISCUSSÃO

4.1 *Variabilidade ambiental*

A dinâmica temporal do nível da água gera um gradiente de algumas variáveis limnológicas, da região mais interior em direção à foz do igarapé. Alguns parâmetros, como a profundidade, aumentam gradativamente da estação E1 em direção à estação E5. Já com os valores de Secchi, acontece o inverso: a disponibilidade de luz diminui da estação E1 em direção à estação E5. A similaridade nos parâmetros ambientais entre as estações E3 e E5 pode estar relacionada ao efeito homogeneizador causado pela conexão do rio Trombetas sobre o igarapé com o pulso de inundação (Bozelli et al., 2015).

Foi possível observar que as águas baixas são o período que se distingue mais dos demais períodos hidrológicos, provavelmente devido à mudança na hidrologia do ambiente, que se torna lótico quando ocorre a menor conexão com o rio Trombetas. Isso pode explicar o fato de a PCA segregar negativamente os períodos de águas baixas dos demais períodos hidrológicos, que foram correlacionados positivamente com a profundidade, o Secchi e o pH.

4.2 *Riqueza taxonômica, Densidade e GFBM*

Com base em nossos modelos, foi possível observar que existem diferenças significativas na riqueza de espécies entre a estação mais interior e a foz, bem como entre os períodos hidrológicos, corroborando nossas previsões. Essa diferença é mais pronunciada nos períodos de enchente e vazante e menos evidente nos períodos de águas baixas. Contudo, assim como nos parâmetros químicos da água, a variação temporal da riqueza de espécies dificulta a identificação de padrões temporais claros, podendo ser atribuída à alta variabilidade ambiental a que as comunidades de ambientes de várzea estão submetidas (Thomaz et al., 2007; Moresco et al., 2017).

É importante considerar também que ao longo do estudo registramos uma elevada contribuição de espécies raras. Como observado em outras comunidades, o fitoplâncton

apresenta poucas espécies comuns e muitas espécies raras (Reynolds, 2006; Padisák et al., 2009). Em geral, as espécies raras são consideradas especialistas, ou seja, requerem recursos específicos e diversos tipos de habitats para seu desenvolvimento (Spitale, 2012; Schneider et al., 2015). A elevada heterogeneidade espacial e temporal encontrada em planícies de inundação favorece o desenvolvimento de um pool variado de espécies, mantendo assim essa estrutura de comunidades com muitas espécies raras (Ward et al., 1999; Ward & Tockner, 2001). É provável que a contínua exportação de propágulos algais provenientes do rio Trombetas também contribua para a elevada riqueza de espécies observada no igarapé. Isso pode explicar a importância da conectividade na influência sobre a composição e riqueza de espécies do igarapé.

A contribuição dos GFBM na densidade e riqueza fitoplanctônica distribui-se de maneira homogênea entre as estações de amostragens, dentro do mesmo período hidrológico. Contudo, a proporção de contribuição de GFBM na densidade e riqueza altera-se entre os hidroperíodos. Isso se deve, provavelmente, ao caráter unidirecional do igarapé e à mudança da hidrologia do ambiente durante o ano.

Os períodos de águas baixas apresentaram os menores valores de densidade, riqueza de espécies e número de GFBM em todas as estações do igarapé. As interações físicas, principalmente a velocidade do fluxo e a disponibilidade de luz, dirigem o crescimento do fitoplâncton em riachos tropicais. Em períodos de águas baixas, o igarapé assume um comportamento lótico, com maior fluxo de água e menor profundidade. Essas condições podem selecionar espécies que se adaptam melhor a mudanças ambientais bruscas e possuem maior resistência a choques mecânicos.

A capacidade de crescimento nessas condições favoreceu o desenvolvimento de diatomáceas, organismos pertencentes ao GFBM VI, o grupo mais representativo em densidade durante esse período (Reynolds et al., 1994; Rodrigues et al., 2009; Jati et al.,

2017). A estrutura externa de sílica aumenta potencialmente a taxa de sedimentação de diatomáceas, tornando essas algas mais suscetíveis a ocorrerem em ambientes onde a hidrodinâmica favoreça a ressuspensão para a zona eufótica (Kruk et al., 2010, 2012).

No período de águas altas, os grupos II e V foram os que mais contribuíram em densidade. Esses grupos são representados majoritariamente por espécies que apresentam flagelo, fato que, além de permitir o deslocamento na coluna d'água, pode também favorecer a fuga durante eventos de predação. A plasticidade fenotípica, tamanho reduzido, altas taxas de reprodução e rápido ciclo de vida permitem que as populações desses organismos permaneçam no ambiente mesmo sob grandes processos de perda como transporte e predação (Reynolds, 2006; Rangel et al., 2009; Borges et al., 2010).

Os períodos de enchente e vazante foram marcados, na última década, por eventos pontuais de maior desenvolvimento de cianobactérias que elevaram de maneira significativa a densidade fitoplanctônica do sistema. As espécies responsáveis foram *Jaaginema quadripunctulatum* e *J. geminatum*. Essas espécies são filamentosas e possuem hábito de vida pseudoperifítico, ou seja, não possuem estruturas especializadas de fixação em substrato. Elas podem eventualmente ocorrer no fitoplâncton em eventos de maior mistura do ambiente ou com o aumento da vazão e do fluxo, que podem desprender esses organismos do biofilme perifítico carregando-os para a região limnética do ambiente (Melo & Huszar, 2000; Cavati, 2006; Oliveira-Fernandes et al., 2009). Além disso, essas espécies são R-estrategistas, ou seja, exploradoras eficientes de ambientes turbulentos e adaptadas às condições de baixa luminosidade (Padisák et al., 2009).

As cianobactérias compõem um grupo considerado indesejável em altas densidades em ambientes aquáticos continentais, especialmente em áreas onde o uso da água é voltado principalmente para consumo humano. Por serem potencialmente produtoras de toxinas e competidoras mais eficientes pelos recursos do ambiente, o

aumento de suas populações pode levar à diminuição da riqueza de espécies e prejudicar a transferência de energia pela cadeia alimentar (Rodrigues et al., 2015; Silva et al., 2022).

São comuns os registros dessas cianobactérias em estudos da comunidade perifítica (Fonseca & Rodrigues, 2005; Oliveira-Fernandes et al., 2009; Dunk et al., 2018). *Jaaginema quadripunctulatum* está presente na lista de espécies de cianobactérias potencialmente produtoras de cianotoxinas do Brasil (Sant'Anna et al., 2008). O fato de que as maiores densidades dessas algas ocorreram nas estações E1 e E3 pode estar relacionado à maior disponibilidade de substrato na região litorânea e maior regime de fluxo, que pode levar ao desprendimento desses organismos do substrato perifítico e transporte para a região limnética do igarapé.

4.3 Diversidade beta temporal e padrões de variação do Índice de Diversidade Beta Temporal

Nossos resultados sustentam as previsões propostas na segunda hipótese, indicando diferenças significativas na riqueza de espécies entre a estação mais interior e a foz, bem como entre os períodos hidrológicos. A análise do TBI revelou que os componentes de ganho e perda de espécies contribuíram para a variação total da comunidade ao longo do tempo, e que esses componentes variaram espacialmente no igarapé. A dinâmica de ganho e perda de espécies variou pouco temporalmente, mas manteve um gradiente crescente desses componentes da estação mais interior até a foz, confirmando nossas previsões. Além disso, as estações E3 e E5 mostraram-se mais similares entre si quando comparadas à estação E1, localizada mais a montante.

A diminuição da diversidade beta em períodos de águas altas e a similaridade do índice de diversidade beta entre as duas estações finais do igarapé podem ser explicadas pelo efeito diluidor causado pelo aumento da conexão dos ambientes como resultado do

pulso de inundação. Esse fenômeno atua como uma força homogeneizadora dos componentes químicos e biológicos nessas estações durante esses períodos. O aumento da conectividade entre os ambientes da planície promove o aumento da dispersão passiva de organismos, facilitando a similaridade de espécies entre os ecossistemas.

Planícies de inundação são sistemas altamente dinâmicos, com grande flutuação de parâmetros limnológicos em curtos períodos. Embora o ambiente esteja sujeito a alta variação, o TBI muda pouco ao longo do tempo. Esse fenômeno pode ser explicado pela estocasticidade de dispersão e pela influência de eventos estocásticos na colonização e extinção de espécies, tornando difícil determinar padrões claros de diversidade beta ao longo do tempo.

O igarapé Água Fria, por estar localizado em uma Unidade de Conservação, apresenta um alto potencial de conservação, com alta riqueza taxonômica e funcional. O estudo de seus dados históricos pode fornecer insights valiosos sobre a comunidade fitoplanctônica. Para futuras pesquisas, sugere-se investigar como o pulso de inundação influencia a produtividade do igarapé por meio da análise do biovolume e avançar nas abordagens funcionais em relação às espécies raras, que desempenham um papel importante na estrutura da comunidade.

5 CONCLUSÃO

Nossos resultados destacam que a dinâmica da riqueza e da diversidade beta do fitoplâncton está fortemente ligada às variações nos períodos hidrológicos. A conectividade hidrológica entre o igarapé e o rio principal desempenha um papel fundamental, facilitando a troca de espécies entre os habitats durante os períodos de águas

altas. Por outro lado, nos períodos de águas baixas, é possível que ocorra uma seleção natural das espécies, com filtros ambientais que favorecem aquelas capazes de lidar com as condições mais adversas no sistema. Essas descobertas ressaltam a importância de considerar os processos hidrológicos na compreensão e conservação dos ecossistemas de água doce, especialmente em ambientes de várzea, onde as flutuações sazonais desempenham um papel crucial na estruturação das comunidades biológicas.

6 REFERÊNCIAS

- APHA- American Public Health Association. (2005). *Standard Methods for the Examination of Water and Wastewater*. Washington DC: 19th ed. APHA.
- Anneville, O., Souissi, S., Ibanez, F., Ginot, V., Druart, J.C., & Angeli, N. (2002). Temporal mapping of phytoplankton assemblages in Lake Geneva: annual and interannual changes in their patterns of succession. *Limnology and Oceanography*, 47: 1355–1366. <https://doi.org/10.4319/lo.2002.47.5.1355>
- Austin, M., (1999). The potential contribution of vegetation ecology to biodiversity research. *Ecography*, 465–484. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.1999.tb01276.x>
- Baselga, A. (2010). Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 19:134-143. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2009.00490.x>
- Baselga, A., Orme, D., Villeger, S., De Bortoli, J., Leprieur, F., & Baselga, M. A. (2018). Package ‘betapart’. Partitioning beta diversity into turnover and nestedness components, version, 1(0).
- Baselga, A., & Orme, C.D.L. (2012). betapart: an R package for the study of beta diversity. *Methods in Ecology and Evolution*, 3(5), 808-812. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2012.00224.x>
- Bortolini, J.C., Train, S., & Rodrigues, L.C. (2017). The variability in the hydrosedimentological regime supports high phytoplankton diversity in floodplain: a 12-year survey of the Upper Paraná River. *Journal of Limnology*, 76, 591-604. <https://doi.org/10.4081/jlimnol.2017.1509>
- Bozelli, R.L., Thomaz, S.M., Padial, A.A., Lopes, P.M., & Bini, L.M. (2015). Floods decrease zooplankton beta diversity and environmental heterogeneity in an Amazonian floodplain system. *Hydrobiologia*, 753(1), 233-241. <https://doi.org/10.1007/s10750-015-2209-1>

- Braghin, L.D.S.M., Almeida, B.D.A., Amaral, D.C., Canella, T.F., Gimenez, B.C.G., & Bonecker, C.C. (2018). Effects of dams decrease zooplankton functional β -diversity in river-associated lakes. *Freshwater Biology*, 63(7), 721-730. <https://doi.org/10.1111/fwb.13117>
- Bürge, H., & Stadelmann, P. (2002). Change of phytoplankton composition and biodiversity in Lake Sempach before and during restoration. *Hydrobiologia*, 469(1), 33–48.
- Cardoso, D., Särkinen, T., Alexander, S., Amorim, A.M., Bittrich, V., Celis, M., & Goldenberg, R. (2017). Amazon plant diversity revealed by a taxonomically verified species list. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114(40), 10695-10700. <https://doi.org/10.1073/pnas.1706756114>
- Carvalho, R.V. (2012). Influência do pulso de inundação nas comunidades fitoplanctônicas e zooplanctônicas de um igarapé amazônico. 2012. Dissertação (Mestrado em Ecologia) - Universidade Federal do Rio de Janeiro, Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior.
- Cavati, B. (2006). Algas perifíticas em dois ambientes do Baixo Rio Doce (lagoa Juparanã e rio Pequeno, Linhares-ES): variação espacial e temporal da comunidade. Monografia de Bacharelado. UFES, Vitória, Brasil. p.96.
- Dajoz, R. (2005). As populações, as comunidades e os fatores ecológicos. In: Princípios de ecologia. Artmed, Porto Alegre, p. 113–132.
- Da Silva, C.J., De Moraes, M., De Menezes, C.M.B., Oliveira, S.M.L., Lazaro, W.L., Dos Santos, C. & Da Silva, J.R.N. (2022). From the flood pulse concept to climate change, an analysis of the research on limnology in the brazilian pantanal wetland. *Oecologia Australis*, 26(2), 152-168. <https://doi.org/10.4257/oeco.2022.2602.06>
- De Melo, M.L, Bertilsson, S, Amaral, J.H.F., Barbosa, P.M., Forsberg, B.R., & Sarmiento, H. (2019). Flood pulse regulation of bacterioplankton community composition in an Amazonian floodplain lake. *Freshwater Biology*, 64:108-120. <https://doi.org/10.1111/fwb.13198>
- De Melo, S., & Huszar, V.L.M. (2000). Phytoplankton in an Amazonian flood-plain lake (Lago Batata, Brasil): diel variation and species strategies. *Journal of Plankton Research*, 22(1), 63-76. <https://doi.org/10.1093/plankt/22.1.63>
- Diniz, L.P., Petsch, D.K., & Bonecker, C.C. (2021). Zooplankton β diversity dynamics and metacommunity structure depend on spatial and temporal scales in a Neotropical floodplain. *Freshwater Biology*, 66(7), 1328-1342. <https://doi.org/10.1111/fwb.13719>
- Dray, S., Blanchet, G., Borcard, D., Guenard, G., Jombart, T., Larocque, G., & Dray, M. S. (2018). Package ‘adespatial’. *R Package*, 3-8.
- Fonseca, I.A., & Rodrigues, L. (2005). Cianobactérias perifíticas em dois ambientes lânticos da planície de inundação do alto Rio Paraná, PR, Brasil. *Revista*

Brasileira de Botânica, 28(4), 821-834. <https://doi.org/10.1590/S0100-84042005000400016>

- Fu, H., Yuan, G., Özkan, K., Johansson, L.S., Søndergaard, M., Lauridsen, T.L., & Jeppesen, E. (2020). Seasonal and long-term trends in the spatial heterogeneity of lake phytoplankton communities over two decades of restoration and climate change. *Science of The Total Environment*, 748, 141106. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.141106>
- Hastings, A., Abbott, K.C., Cuddington, K., Francis, T., Gellner, G., Lai, Y., Morozov, A., Petrovskii, S., Scranton, K., & Zeeman, M.L. (2018). Transient phenomena in ecology. *Science*, 361:eaat6412.
- Havens, K.E., Ji, G., Beaver, J.R., Fulton III, R.S., & Teacher, C.E. (2019). Dynamics of cyanobacteria blooms are linked to the hydrology of shallow Florida lakes and provide insight into possible impacts of climate change. *Hydrobiologia*, 829, 43–59. [https://doi.org/10.1007/s10750-017-3425-7\(0123456789\)](https://doi.org/10.1007/s10750-017-3425-7(0123456789))
- Huszar, V.L.M., Graco-Roza, C., Nabout, J.C., Nunes, P., Ribeiro, E.G., Melo, S., & Esteves, F.A. (2022). Phytoplankton biomass increases in a silt-impacted area in an amazonian flood-plain lake over 15 years. *Oecologia Australis*, 26(2), 199-212. <https://doi.org/10.4257/oeco.2022.2602.09>
- Husson, F., Josse, J., Le, S., Mazet, J., & Husson, M. F. (2016). Package ‘factominer’. An R package, 96(96), 698.
- Jati, S., Bortolini, J.C., Moresco, G.A., Paula, A.C.M.D., Rodrigues, L.C., Iatskiu, P., Silva, M.V. & Souza, Y.R. (2017). Phytoplankton community in the last undammed stretch of the Paraná River: considerations on the distance from the dam. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 29. <https://doi.org/10.1590/S2179-975X4017>
- Junk, W.J., Bayley, P.B. & Sparks, R.E. (1989). The flood pulse concept in river floodplain systems. in D.P. Dodge, ed. Proceedings of the International Large River Symposium (LARS). *Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences*, 106: 110-127.
- Kassambara, A., & Mundt, F. (2017). Package ‘factoextra’. Extract and visualize the results of multivariate data analyses, 76(2).
- Kent, A.D., Yannarell, A.C., & Rusak, J.A. (2007). Synchrony in aquatic microbial Community dynamics. *ISME Journal*, 1, 38–47. <https://doi.org/10.1038/ismej.2007.6>
- Kraus, C.N., Bonnet, M.P., Nogueira, I.S.D., Lobo, M.T.M.P.S., da Motta, D.M., Garnier, J., & Vieira, L.C.G. (2018). Unraveling flooding dynamics and nutrients’ controls upon phytoplankton functional dynamics in Amazonian floodplain lakes. *Water*, 11(1), 154.
- Kruk, C., Segura, A.M., Peeters, E.T.H.M., Huszar, V.L.M., Costa, L.S., & Kosten, S. (2012). Phytoplankton species predictability increase towards warmer regions.

- Kruk, C., Huszar, V.L.M., Peeters, E.T.H.M., Bonilla, S., Costa, L., & Lurling, M., (2010). A morphological classification capturing functional variation in phytoplankton. *Freshwater Biology*, 55, 614–627. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2009.02298.x>
- Legendre, P. (2014). Interpreting the replacement and richness difference components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 23: 1324-1334. <https://doi.org/10.1111/geb.12207>
- Legendre, P. (2019). A temporal beta-diversity index to identify sites that have changed in exceptional ways in space–time surveys. *Ecology and Evolution*, 9(6), 3500-3514. <https://doi.org/10.1002/ece3.4984>
- Lopes, P.M., Bini, L.M., Declerck, S.A., Farjalla, V.F., Vieira, L.C., Bonecker, C.C., & Bozelli, R.L. (2014). Correlates of zooplankton beta diversity in tropical lake systems. *PloS one*, 9(10), e109581. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0109581>
- Lund J., Kipling, C. & Le Cren, E. (1958). The inverted microscope method of estimating algal numbers and the statistical basis of estimations by counting. *Hydrobiologia*, 143–170.
- Margalef, R., (1983). *Limnología*. Omega, Barcelona
- Mao, Z., Gu, X., Cao, Y., Zhang, M., Zeng, Q., Chen, H., & Jeppesen, E. (2020). The role of top-down and bottom-up control for phytoplankton in a subtropical shallow eutrophic lake: evidence based on long-term monitoring and modeling. *Ecosystems*, 23(7), 1449-1463. <https://doi.org/10.1007/s10021-020-00480-0>
- Mittelbach, G.G., Steiner, C.F., Scheiner, S.M., Gross, K.L., Reynolds, H.L., & Waide, R.B., (2001). What is the observed relationship between species richness and productivity? *Ecology*, 82, 2381–2396. <https://doi.org/10.1890/0012-9658>
- Melack, J.M.E., Novo M.L.M., Forsberg B.R., Piedade M.T.F. & Maurice L., (2009). Floodplain ecosystem processes. In Amazonia and global change. *Geophysical Monograph Series*, 186: 525–541. <https://doi.org/10.1029/2008GM000721>
- Moura, M.M., dos Santos, A.R., Pezzopane, J.E.M., Alexandre, R.S., da Silva, S.F., Pimentel, S.M. & da Silva, R.G. (2019). Relation of El Niño and La Niña phenomena to precipitation, evapotranspiration and temperature in the Amazon basin. *Science of The Total Environment*, 651:1639-1651. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.09.242>
- Moresco, G.A., Bortolini, J.C., Dias, J.D., Pineda, A., Jati, S., & Rodrigues, L.C. (2017). Drivers of phytoplankton richness and diversity components in Neotropical floodplain lakes, from small to large spatial scales. *Hydrobiologia*, 799(1), 203-215. <https://doi.org/10.1007/s10750-017-3214-3>

- Oliveira-Fernandes, V., Cavati, B., De Souza, B.D.Â., Machado, R.G., & Costa, A.G. (2009). Lagoa Mãe-Bá (Guarapari-Anchieta, ES): um ecossistema com potencial de floração de cianobactérias? *Oecologia Brasiliensis*, 13(2), 366-385.
- Oliveira, M.D., & Calheiros, D.F. (2000). Flood pulse influence on phytoplankton communities of the south Pantanal floodplain, Brazil. *Hydrobiologia*, 427(1), 101-112.
- Padisák, J., Crossetti, L.O., & Naselli-Flores, L. (2009). Use and misuse in the application of the phytoplankton functional classification: a critical review with updates. *Hydrobiologia*, 621(1), 1-19. <https://doi.org/10.1007/s10750-008-9645-0>
- Pineda A., Peláez Ó., Dias J.D., Segovia, B.T., Bonecker C.C., Velho L.F.M., & Rodrigues L.C. (2018). The El Niño Southern Oscillation (ENSO) is the main source of variation for the gamma diversity of plankton communities in subtropical shallow lakes. *Aquatic Sciences*, 81(3), 49. <https://doi.org/10.1007/s00027-019-0646-z>
- R Core Team. (2022). R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. Retrieved from <https://www.Rproject.org/>.
- Reynolds, C.S. (2006). The Ecology of phytoplankton. Cambridge University Press.
- Reynolds, C.S., Elliott, J.A. & Frassl, M.A. (2014). Predictive utility of trait-separated phytoplankton groups: A robust approach to modeling population dynamics. *Journal of Great Lakes Research*, 40, 143–150. <https://doi.org/10.1016/j.jglr.2014.02.005>
- Reynolds, C.S. (2012). Environmental requirements and habitat preferences of phytoplankton: chance and certainty in species selection. *Botanica Marina*, 55: 1–17. <https://doi.org/10.1515/bot.2011.121>
- Rudman, S.M., Kreitzman, M., Chan, K.M.A. & Schluter, D. (2017). Ecosystem Services: Rapid Evolution and the Provision of Ecosystem Services. *Trends in Ecology & Evolution*, 32(6), 403-415. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2017.02.019>
- Ripley, B., Venables, B., Bates, D. M., Hornik, K., Gebhardt, A., Firth, D., & Ripley, M. B. (2013). Package ‘mass’. Cran r, 538, 113-120.
- Sant'Anna, C.L., Azevedo, M.T.D.P., Werner, V.R., Dogo, C.R., Rios, F.R., & De Carvalho, L.R. (2008). Review of toxic species of Cyanobacteria in Brazil. *Algological studies*, 126(1), 251-265. <https://doi.org/10.1127/1864-1318/2008/0126-0251>
- Schneider, B., Cunha, E. R., Marchese, M., & Thomaz, S. M. (2015). Explanatory variables associated with diversity and composition of aquatic macrophytes in a large subtropical river floodplain. *Aquatic Botany*, 121, 67-75. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2014.11.003>

- Silva, M.V., Bortolini, J.C., & Jati, S. (2022). The phytoplankton community as a descriptor of environmental variability: a case study in five reservoirs of the Paraná River basin. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 34. <https://doi.org/10.1590/S2179-975X4621>
- Spitale, D. (2012). A comparative study of common and rare species in spring habitats. *Ecoscience*, 19, 80–88. <https://doi.org/10.2980/19-1-3435>
- Straile, D. (2000). Meteorological forcing of plankton dynamics in a large and deep continental European lake. *Oecologia*, 122(1), 44–50. <https://doi.org/10.1007/PL00008834>
- Team, R. C., Team, M. R. C., Suggests, M. A. S. S., & Matrix, S. (2018). Package stats. *The R Stats Package*.
- Tirok, K., & Gaedke, U. (2007). The effect of irradiance, vertical mixing and temperature on spring phytoplankton dynamics under climate change: long-term observations and model analysis. *Oecologia*, 150(4), 625-642. <https://doi.org/10.1007/s00442-006-0547-4>
- Thomaz, S.M., Bini, L.M., & Bozelli, R.L. (2007). Floods increase similarity among aquatic habitats in river-floodplain systems. *Hydrobiologia*, 579: 1–13. <https://doi.org/10.1007/s10750-006-0285-y>
- Tockner, K., Lorang, M.S., & Stanford, J.A. (2010). River flood plains are model ecosystems to test general hydrogeomorphic and ecological concepts. *River research and applications*, 26(1), 76-86. <https://doi.org/10.1002/rra.1328>
- Utermöhl, H. (1958). Zur vervollkommnung der quantitativen phytoplankton-methodik: Mit 1 Tabelle und 15 abbildungen im Text und auf 1 Tafel. Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie: Mitteilungen, 9(1), 1-38. <https://doi.org/10.1080/05384680.1958.11904091>
- Verleyen, E., Vyverman, W., Sterken, M., Hodgson, D.A., & De Wever, A. (2010). The importance of dispersal related and local factors in shaping the taxonomic structure of diatom metacommunities. *Oikos*, 118: 1239–1249. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2009.17575.x>
- Victorero, L., Robert, K., Robinson, L.F., Taylor, M.L., & Huvenne, V.A. (2018). Species replacement dominates megabenthos beta diversity in a remote seamount setting. *Scientific Reports*, 8:4152. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-22296-8>
- Wang, B., Zhang, Q., & Cui, F. (2021). Scientific research on ecosystem services and human well-being: A bibliometric analysis. *Ecological Indicators*, 125, 107449. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2021.107449>
- Ward, J.V., Tockner, K., Uehlinger, U., & Malard, F. (2001). Understanding natural patterns and processes in river corridors as the basis for effective river restoration. *Regulated Rivers: Research & Management: An International Journal Devoted to River Research and Management*, 17(4-5), 311-323. <https://doi.org/10.1002/rrr.646>

- Ward, J.V & Tockner, K. (2001). Biodiversity: Towards a unifying theme for river ecology. *Freshwater Biology*, 46, 807–819.
- Ward, J.V., Tockner, K., & Schiemer, F. (1999). Biodiversity of floodplain river ecosystems: ecotones and connectivity1. *River Research and Applications*, 15(1-3), 125-139.
- Ward, J.V., Tockner, K., Arscott, D.B., & Claret, C. (2002). Riverine landscape diversity. *Freshwater Biology*, 47: 517–539. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2002.00893.x>
- Zanco, B.F., Pineda, A., Bortolini, J.C., Jati, S., & Rodrigues, L.C. (2017). Rivers affect the biovolume and functional traits of phytoplankton in floodplain lakes. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 29. <https://doi.org/10.1590/S2179-975X7317>
- Zhang, M., Chen, F., Shi, X., Yang, Z., & Kong, F. (2018). Association between temporal and spatial beta diversity in phytoplankton. *Ecography*, 41:1345–1356. <https://doi.org/10.1111/ecog.03340>
- Zhang H., Qi W., John R., Wang W., Song F. & Zhou S. (2015). Using functional trait diversity to evaluate the contribution of multiple ecological processes to community assembly during sucession. *Ecography*, 38: 1-11. <https://doi.org/10.1111/ecog.01123>
- Zhang, Y., Peng, C., Huang, S., Wang, J., Xiong, X., & Li, D. (2019). The relative role of spatial and environmental processes on seasonal variations of phytoplankton beta diversity along different anthropogenic disturbances of subtropical rivers in China. *Environmental Science and Pollution Research*, 26(2), 1422-1434. <https://doi.org/10.1007/s11356-018-3632-4>
- Zhang, M., Shi, X., Yang, Z., Yu, Y., Shi, L., & Qin, B. (2018). Long-term dynamics and drivers of phytoplankton biomass in eutrophic Lake Taihu. *Science of the Total Environment*, 645, 876-886. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.07.220>
- Zhang, M., Straile, D., Chen, F., Shi, X., Yang, Z., Cai, Y., & Kong, F. (2018). Dynamics and drivers of phytoplankton richness and composition along productivity gradient. *Science of the Total Environment*, 625, 275-284. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.12.288>
- Zeileis, A., Cribari-Neto, F., Gruen, B., Kosmidis, I., Simas, A. B., Rocha, A. V., & Zeileis, M. A. (2016). Package ‘betareg’. R package, 3(2).