



UNIVERSIDADE FEDERAL DO MARANHÃO

Fundação Instituída nos termos da Lei nº 5.152, de 21/10/1966 – São Luís - Maranhão.

UNIVERSIDADE FEDERAL DO MARANHÃO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM OCEANOGRAFIA

QUEDYANE SILVA DA CRUZ

**ABORDAGENS MULTIVARIADAS DOS DETERMINANTES DA
DIVERSIDADE E ESTRUTURA DA COMUNIDADE FITOPLANCTÔNICA DO
RIO PREGUIÇAS, PARQUE NACIONAL DOS LENÇÓIS MARANHENSES**

SÃO LUÍS, MA

2022

PPGOceano

QUEDYANE SILVA DA CRUZ

ABORDAGENS MULTIVARIADAS DOS DETERMINANTES DA DIVERSIDADE
E ESTRUTURA DA COMUNIDADE FITOPLANCTÔNICA DO RIO PREGUIÇAS,
PARQUE NACIONAL DOS LENÇÓIS MARANHENSES

Dissertação apresentada ao Programa de
Pós-Graduação em Oceanografia /
UFMA como pré-requisito para
obtenção de título de Mestre em
Oceanografia.

Orientador: Dr. Marco Valério Jansen
Cutrim

Linha de pesquisa: Biodiversidade e
Ecologia dos Ecossistemas Aquáticos

SÃO LUÍS, MA

2022

Ficha gerada por meio do SIGAA/Biblioteca com dados fornecidos pelo(a) autor(a).
Diretoria Integrada de Bibliotecas/UFMA

Silva da Cruz, Quedyane.

ABORDAGENS MULTIVARIADAS DOS DETERMINANTES DA
DIVERSIDADE E ESTRUTURA DA COMUNIDADE FITOPLANCTÔNICA DO
RIO PREGUIÇAS, PARQUE NACIONAL DOS LENÇÓIS MARANHENSES /
Quedyane Silva da Cruz. - 2022.

57 f.

Orientador(a): Marco Valério Jansen Cutrim.

Dissertação (Mestrado) - Programa de Pós-graduação em
Oceanografia/ccbs, Universidade Federal do Maranhão, São
Luís, MA, 2022.

1. Águas costeiras. 2. Biodiversidade. 3.
Diversidade beta. 4. Florações algais. 5. Traços
funcionais. I. Jansen Cutrim, Marco Valério. II. Título.

Quedyane Silva da Cruz

ABORDAGENS MULTIVARIADAS DOS DETERMINANTES DA DIVERSIDADE
E ESTRUTURA DA COMUNIDADE FITOPLANCTÔNICA DO RIO PREGUIÇAS,
PARQUE NACIONAL DOS LENÇÓIS MARANHENSES

Dissertação apresentada ao Programa de
Pós-Graduação em Oceanografia /
UFMA como pré-requisito para
obtenção de título de Mestre em
Oceanografia.

Aprovada em: ___/___/___

Banca Examinadora

Prof. Dr. Marco Valério Jansen Cutrim
(Orientador – UFMA)

Prof. Dra. Andrea Christina Gomes de Azevedo Cutrim
(Membro externo - UEMA)

Prof. Dr. Ricardo Luvizotto Santos
(Membro interno - UFMA)

SÃO LUÍS, MA
2022

**“Come forth into the light of things,
Let Nature be your teacher.”**
(William Wordsworth)

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.** Localização geográfica do contínuo mar-rio – Parque Nacional dos Lençóis Maranhenses e pontos de amostragem. Setor Costeiro (P1-P2), Setor Estuarino (P3 - P4) e Setor Limnético (P5 a P10). 22
- Figura 2.** Padrão gráfico de dispersão por setor (A) e boxplot da heterogeneidade ambiental por setor (B) no contínuo mar-rio, Parque Nacional dos Lençóis Maranhenses. 26
- Figura 3.** Variabilidade ambiental do contínuo mar-rio, Parque Nacional dos Lençóis Maranhenses. A-Salinidade; B-Temperatura; C- pH; D- Material Particulado em Suspensão; E- Profundidade da zona fótica; F- Turbidez; G- Clorofila a; H, J, K, L- Nutrientes dissolvidos..... 29
- Figura 4.** Abundância e contribuição das divisões taxonômicas da comunidade fitoplanctônica em cada setor do contínuo mar-rio, Parque Nacional dos Lençóis Maranhenses. A abundância foi transformada para a escala logarítmica (Log_{10}). 30
- Figura 5.** Diversidade alfa (A) e abundância (B) fitoplanctônica ao longo do contínuo mar-rio, Parque Nacional dos Lençóis Maranhenses..... 31
- Figura 6.** Espécies indicadoras dos setores costeiro, estuarino e limnético e indicadoras da combinação dos setores do contínuo mar-rio, Parque Nacional dos Lençóis Maranhenses. 32
- Figura 7.** Análise de redundância mostrando a relação das variáveis ambientais sobre os traços funcionais das espécies indicadoras do contínuo mar-rio, Parque Nacional dos Lençóis Maranhenses. Toxici= potencial a toxicidade; Bloom= capacidade de formar florações; Flag= presença de flagelo; Silic= estrutura de exoesqueleto silicoso; Colon= colonial; Unicel= célula solitária; Cenób= cenobial; Marin= preferência por ambientes marinhos; Limn= preferência por ambientes limnéticos; Salobr= preferência por ambientes salobros/gama completa de salinidade; NID= nitrogênio inorgânico dissolvido (nitrito+nitrato+amônia). 35
- Figura 8.** Valores do particionamento da diversidade beta: rotatividade e aninhamento da combinação entre os setores costeiro, estuarino e limnético do contínuo mar-rio, Parque Nacional dos Lençóis Maranhenses..... 36
- Figura 9.** Relação entre diversidade beta e heterogeneidade ambiental (A) salinidade (B), temperatura (C), pH (D), material particulado em suspensão - MPS (E), turbidez (F), ortofosfato dissolvido (G), nitrogênio inorgânico dissolvido – NID (H) e Clorofila a (I) no contínuo mar-rio, Parque Nacional dos Lençóis Maranhenses..... 37

LISTA DE TABELAS

- Tabela 1.** Estatística descritiva (média \pm desvio padrão) e teste de significância (valor de p) das variáveis ambientais para os tratamentos analisados (espacial e temporal) do contínuo mar-rio, Parque Nacional dos Lençóis Maranhenses..... 28
- Tabela S1.** Categorias dos traços funcionais atribuídos às espécies indicadoras do fitoplâncton (adaptado de Kruk *et al.*, 2010 e Santana *et al.*, 2018).....53
- Tabela S2.** Táxons fitoplanctônicos identificados no contínuo mar-rio – Parque Nacional dos Lençóis Maranhenses.....54

SUMÁRIO

RESUMO.....	8
ABSTRACT.....	9
1. INTRODUÇÃO GERAL	8
2. FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA	9
3. JUSTIFICATIVA	12
4. OBJETIVOS.....	12
4.1 Geral.....	12
4.2 Específicos	12
REFERÊNCIAS.....	13
MANUSCRITO PARA SUBMISSÃO	17
Resumo	18
1. Introdução	19
2. Materiais e métodos	21
2.1. <i>Área de Estudo e Amostragem</i>	21
2.2. <i>Variáveis Físicas e Químicas</i>	22
2.3. <i>Variáveis Biológicas</i>	23
2.4. <i>Análises os Dados</i>	24
3. Resultados.....	25
3.1. <i>Heterogeneidade ambiental</i>	25
3.2. <i>Estrutura da comunidade fitoplanctônica</i>	30
3.3. <i>Traços funcionais das espécies indicadoras vs heterogeneidade ambiental...</i>	32
3.4. <i>Diversidade beta vs heterogeneidade ambiental</i>	35
4. Discussão	37
4.1. <i>Florações esporádicas e recorrentes associadas a variabilidade ambiental..</i>	38
4.2. <i>Diversidade beta versus heterogeneidade ambiental</i>	39
4.3. <i>Heterogeneidade ambiental versus traços funcionais das espécies indicadoras</i>	40
5. Conclusão.....	43
Referências.....	44
Material Suplementar.....	53

RESUMO

A diversidade beta e as características morfofuncionais do fitoplâncton indicador associadas a heterogeneidade ambiental foram estudadas como descritoras da qualidade ambiental em um ecossistema mar-rio tropical. Os resultados mostraram que a heterogeneidade ambiental foi marcada por diferenças espaciais significativas, contribuindo para a heterogeneidade biológica. Florações esporádicas e recorrentes estiveram associadas às variações espaço-temporais das condições ambientais, refletindo em uma redução da diversidade alfa no setor estuarino (SE). A diversidade beta apresentou relação com variações de salinidade, pH, turbidez, temperatura, nitrogênio inorgânico dissolvido (NID) e ortofosfato, que atuaram como filtros ambientais. Os táxons coloniais, com capacidade de formar florações, potencialmente tóxicos e de menor tamanho foram relacionados às concentrações de silicato, material particulado em suspensão e salinidade. As espécies solitárias e de maior tamanho foram relacionadas a maior profundidade da zona fótica e elevadas concentrações de ortofosfato, oxigênio dissolvido e NID. O estudo evidenciou que uma possível diminuição da diversidade beta pode fazer com que ocorra a homogeneização da comunidade, indicando possível redução da qualidade ambiental. Integrar informações sobre as características funcionais do fitoplâncton aos estudos sobre diversidade possibilitou observar com mais detalhes a influência dos filtros ambientais, favorecendo a identificação de espécies e locais prioritários para o monitoramento da biodiversidade.

Palavras-chave: Águas costeiras. Florações algais. Biodiversidade. Bioindicadores. Diversidade beta. Proteção ambiental. Traços funcionais.

ABSTRACT

Beta diversity and functional traits of indicator phytoplankton associated with environmental heterogeneity were studied as descriptors of environmental quality along a tropical sea-river ecosystem. The results showed significant spatial differences in environmental heterogeneity, contributing to biological heterogeneity. Sporadic and recurrent blooms were associated with spatio-temporal variations of the environmental conditions, resulting in a reduction in alpha diversity in the estuarine sector (ES). Beta diversity was related to variations in salinity, pH, turbidity, temperature, dissolved inorganic nitrogen (DIN), and orthophosphate, which acted as environmental filters. Colonial, bloom-forming, harmful and small-size taxa demonstrated relations to silicate concentrations, suspended particulate matter and salinity. Unicellular and larger species showed correlations with higher photic zone depths, orthophosphate concentrations, dissolved oxygen and DIN. This study demonstrated that a possible decrease in beta diversity could cause homogenization of the community, indicating a possible reduction in environmental quality. Integrating information on the functional characteristics of phytoplankton into diversity studies made it possible to observe in greater detail the influence of environmental filters, favoring the identification of species and priority sites for biodiversity monitoring.

Keywords: Coastal waters. Algal blooms. Biodiversity. Bioindicators. Beta diversity. Environmental protection. Functional traits

1. INTRODUÇÃO GERAL

Os estuários são ambientes transicionais que abrigam uma extraordinária produtividade e diversidade biológica, já que a alta disponibilidade de luz e nutrientes vinculados a diversas forçantes físicas, químicas e geológicas favorecem o crescimento de muitas espécies. Por esse motivo, esses ambientes altamente produtivos propiciam uma alta densidade demográfica em seu entorno, fazendo com que esses locais sofram de maneira negativa com a ação antropogênica.

No Brasil esses corpos hídricos costeiros têm sofrido com essa pressão humana de diversas formas, apresentando alterações ambientais que comprometem a qualidade desses locais (SILVA *et al.*, 2016). Essas ações envolvem contaminação por pesticidas, metais pesados, hidrocarbonetos além de efluentes industriais e domésticos de fontes pontuais e/ou difusas que podem ocasionar a introdução de espécies invasoras, elevada carga de nutrientes, florações algais e a consequente diminuição da biodiversidade nos ambientes aquáticos.

A comunidade fitoplanctônica é considerada chave no entendimento desses processos, já que respondem rapidamente às alterações que ocorrem na água. A composição taxonômica, estrutura e dinâmica dessas espécies são alteradas de maneira direta e indireta (PANČIĆ; KIØRBOE, 2018; BHAVYA *et al.*, 2019; GOROKHOVA; ZINCHENKO, 2019), podendo servir de base no estudo de qualidade de água em diversos corpos hídricos, já que o fitoplâncton é o componente majoritário na estrutura da teia alimentar em ecossistemas aquáticos, onde as interações entre fatores físicos, químicos e biológicos regem sua distribuição (HOANG *et al.*, 2018).

No contexto da avaliação dos impactos antropogênicos em rios e estuários, o entendimento e quantificação das respostas dessas comunidades biológicas é fundamental. Uma forma de analisar a situação ambiental desses ecossistemas é através do uso do fitoplâncton como indicador biológico (PARMAR; AGRAWAL, 2016) e caracterização da diversidade beta, já que alterações na diversidade de espécies podem indicar mudanças ambientais.

O estudo integrado da comunidade fitoplanctônica e parâmetros físicos e químicos são essenciais não só na avaliação da saúde dos ecossistemas como também para a elaboração de planos de contingência que visem remediar e/ou mitigar impactos. No Brasil, existem resoluções que estabelecem normas para monitoramento da condição dos corpos hídricos, que são utilizadas como ferramenta de gestão ambiental. No entanto, essas normas muitas vezes não têm abordagens tão abrangentes quanto os estudos

científicos, além de não serem aplicadas em muitos ecossistemas pelos órgãos ambientais, incluindo aqueles inseridos em áreas protegidas.

O município de Barreirinhas (MA) está incluído na Área de Proteção Ambiental do Delta do Parnaíba fazendo parte do Parque Nacional dos Lençóis Maranhenses (SEMA, 2020), onde o principal rio da região é o Preguiças, bastante utilizado pela população local no abastecimento, turismo e navegação. Apesar de pertencer a Unidades de Conservação, os estudos sobre comunidade fitoplanctônica na região são escassos. Dessa forma, trabalhos voltados ao ambiente aquático são necessários, onde a proposta do trabalho irá colaborar para o entendimento da estrutura e dinâmica fitoplanctônicas e suas relações com a heterogeneidade ambiental, além de possíveis influências na qualidade da água da região.

2. FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA

As regiões costeiras abrigam uma diversidade de ambientes tais como manguezais, restingas, lagunas, baías e estuários que estão sendo cada vez mais ocupados. Essa tendência de preenchimento das áreas próximas ao litoral é crescente nos últimos anos e está em parte ligada às atividades de turismo, resultando em sérios danos ambientais, econômicos, sociais e culturais (ABREU *et al.*, 2017). A ação antropogênica tem afetado a qualidade da água em muitos desses corpos hídricos naturais e artificiais durante as últimas décadas, incluindo rios e estuários (DA CONCEIÇÃO; BONOTTO, 2002; WANG *et al.*, 2007; CUNHA, 2013; MUKATE *et al.*, 2017; MAINALI; CHANG, 2018; ZHOU *et al.*, 2020).

Os efeitos das alterações na água podem ser claramente observados em ambientes costeiros fechados e semifechados com circulação de água restrita, tais como em baías e estuários, onde a entrada de nutrientes é o distúrbio antropogênico mais comum nesses ecossistemas aquáticos. A resposta esperada da biota em função da entrada de nutrientes é a produção de fitoplâncton e o aumento da biomassa, o que leva a um acúmulo e consequente aumento na decomposição heterotrófica da matéria orgânica derivada do fitoplâncton, resultando na depleção de oxigênio na coluna d'água (VOLLENWEIDER, 1992; NIXON, 1995).

O fitoplâncton tem um papel essencial na biodiversidade e produtividade da vida marinha, bem como no monitoramento das mudanças ambientais (ZAGHLOUL *et al.*, 2019) e consiste em formas de vida taxonomicamente diversas, com diferentes heterogeneidades funcionais que exibem acentuada variabilidade (LEI *et al.*, 2018).

Dessa forma, a estrutura e dinâmica das comunidades fitoplanctônicas são vulneráveis as variações ambientais, sendo algumas espécies consideradas como bioindicadores de mudanças naturais e antropogênicas no ambiente (PAN *et al.*, 2020).

Guenther *et al.* (2014) afirmam que a resposta conceitual do fitoplâncton às alterações ambientais estabelecida na ecologia de água doce não pode ser totalmente aplicada aos ecossistemas costeiros estuarinos pois, além da concentração de nutrientes, a variação da disponibilidade de luz, temperatura e salinidade são forçantes abióticas importantes nos processos fotossintéticos fitoplanctônicos, reforçando a ideia de complexidade dos processos de eutrofização que ocorrem nesses ambientes fazendo com que exista a necessidade de estudos com caráter multivariado nesses ambientes transicionais.

O conhecimento acerca da influência das modificações ocasionadas pela ação humana sobre a comunidade fitoplanctônica de ecossistemas costeiros é amplo. Muitos estudos já observaram que alterações na temperatura, salinidade, potencial hidrogeniônico, concentração de nutrientes e biodisponibilidade de metais afetam a morfologia, distribuição, diversidade e abundância das espécies (AZHIKODAN; YOKOYAMA, 2016; HEMRAJ *et al.*, 2017; PAN *et al.*, 2017; DALU *et al.*, 2018; HUMAN *et al.*, 2018; LIM; LEE, 2017; ZOHARY *et al.*, 2020), onde uma boa parcela desses trabalhos possuem abordagem holística que leva em consideração a interação entre e dentre variáveis bióticas e abióticas.

O estudo integrado do fitoplâncton e variáveis físicas e químicas é importante na avaliação da qualidade da água. Smayda (1980) definiu os fatores que afetam o fitoplâncton como alogênico e autogênico. Fatores alogênicos consistem em temperatura, salinidade e turbulência, enquanto fatores autogênicos são compostos de variáveis como ciclo de vida celular, nutrientes e qualidade da água (BALCI; BALKIS, 2016). A deteriorização na qualidade da água se dá devido a tensões antropogênicas de natureza diversa, juntamente com uma combinação de processos físicos, químicos e biológicos naturais (MITRA *et al.*, 2017) e identificar a relação desses fatores com a comunidade pode ajudar a trazer inferências sobre a qualidade ambiental e respostas sobre a origem de uma possível perturbação com o objetivo de reduzir tais impactos.

Bargu *et al.* (2019) afirmam que os regimes de salinidade são importantes na determinação das distribuições, abundância e composição taxonômica do fitoplâncton. A temperatura também é um parâmetro importante a ser avaliado. Em um estudo conduzido por Zohary *et al.* (2020), é sugerido que o fitoplâncton marinho e de água doce, bem como

outros grupos ecológicos de organismos, tendem a se tornarem menores com o aumento da temperatura da água, já que esse parâmetro afeta o fitoplâncton de maneira direta, alterando sua fisiologia e taxas metabólicas, bem como de maneira indireta, através da elevação de temperatura que favorece o aumento das taxas de liberação de nutrientes do sedimento e a capacidade de predação do zooplâncton.

Existem diversas metodologias que auxiliam no estudo dessas comunidades. A microscopia de luz é uma técnica clássica e mais comum para quantificar o fitoplâncton, envolvendo identificação e contagem de células e fornecendo informações taxonômicas precisas, que são importantes na avaliação do status da qualidade da água, já que existem espécies potencialmente tóxicas e formadoras de florações (UTERMOHL, 1958; STRATHMANN, 1967; JIANG *et al.*, 2017; PAN *et al.*, 2020).

Associada a avaliação taxonômica, a atribuição de traços funcionais às espécies é importante, já que características como tamanho e organização celular, presença de estruturas de locomoção e preferências ecológicas podem trazer respostas sobre a qualidade do ambiente. Muitas características ecofisiológicas, como assimilação de nutrientes, absorção fotossintética e resistência à predação pelo zooplâncton, correlacionam-se com o tamanho das células do fitoplâncton (LITCHMAN; KLAUSMEIER, 2008) e o tamanho celular tem sido reconhecido como uma característica principal. Além disso, acrescentar essas informações funcionais a dados taxonômicos ajuda a reduzir a complexidade dos dados, podendo ser útil desde que não provoque a perda de informações ecológicas (BORICS *et al.*, 2021).

Outra forma de se observar o funcionamento da comunidade fitoplanctônica é o estudo da sua dinâmica através da análise da diversidade beta, que pode ser definida como a diversidade entre habitats (WHITTAKER, 1972). Socolar *et al.* (2016) afirmam que a diversidade beta esclarece quais mecanismos atuam na conservação da biodiversidade local, isso porque ela é capaz de revelar a escala espacial da perda de biodiversidade. Uma maneira de se observar essa variação na composição de espécies é através do uso de medidas de dissimilaridade, tais como os índices de Sorensen ou Jaccard, sendo possível testar diferentes hipóteses sobre os processos que conduzem a biodiversidade e distribuição de espécies (BASELGA; ORME, 2012).

A diversidade beta pode refletir diferentes padrões, seja de aninhamento, que se refere à perda de espécies, bem como de rotatividade, que é a substituição de espécies (HARRISON *et al.*, 1992). Diferenciar esses dois componentes (rotatividade e aninhamento) é importante na compreensão das questões centrais de ecologia e

conservação (BASELGA, 2009), já que trazem a resposta sobre qual desses processos domina na dinâmica da comunidade. Dessa forma, o conhecimento sobre esses padrões de diversidade ajuda a entender como se dá a relação entre fitoplâncton e ambiente, permitindo analisar as causas dos processos implícitos à biodiversidade.

Portanto, a avaliação quantitativa do fitoplâncton integrando estrutura e dinâmica ajuda a elucidar a extensão dos efeitos das atividades humanas nas comunidades fitoplanctônicas, identificando os principais fatores impulsionadores desses impactos bem como áreas de prevenção e controle prioritárias (ZHAO *et al.*, 2019), garantindo, assim, subsídios para a manutenção da qualidade do ecossistema aquático, sua biodiversidade e a segurança no abastecimento de água para a população.

3. JUSTIFICATIVA

O rio Preguiças, localizado no Parque Nacional dos Lençóis Maranhenses é amplamente utilizado pela população em atividades de turismo, recreação, pesca, navegação e abastecimento. Dessa forma, a avaliação multivariada da estrutura e dinâmica da comunidade fitoplanctônica será importante para o conhecimento acerca do *status* da biodiversidade e qualidade da água na região, servindo como complemento para outros estudos para a elaboração de medidas que visem mitigar os impactos antropogênicos em corpos hídricos.

4. OBJETIVOS

4.1 Geral

Avaliar a estrutura e dinâmica da comunidade fitoplanctônica associadas à heterogeneidade ambiental do rio Preguiças localizado no Parque Nacional dos Lençóis Maranhenses.

4.2 Específicos

- Mensurar as variáveis físicas e químicas para determinar a heterogeneidade ambiental;
- Examinar a composição taxonômica da comunidade fitoplanctônica e identificar espécies indicadoras;
- Determinar a diversidade alfa e beta da comunidade fitoplanctônica;
- Identificar as preferências ecológicas dos indicadores fitoplanctônicos e seus traços funcionais;

- Associar as características morfofuncionais do fitoplâncton indicador à variabilidade ambiental;
- Relacionar a diversidade beta à heterogeneidade ambiental.

REFERÊNCIAS

ABREU, F.L.; VASCONCELOS, F.P.; ALBUQUERQUE, M.F.C. A Diversidade no Uso e Ocupação da Zona Costeira do Brasil: A Sustentabilidade como Necessidade. **Conexões - Ciência e Tecnologia**, 11(5), p. 8, 2017. DOI: <http://dx.doi.org/DOI:10.21439/conexoes.v11i5.1277>.

AZHIKODAN, G.; YOKOYAMA, K. Spatio-temporal variability of phytoplankton (Chlorophyll-a) in relation to salinity, suspended sediment concentration, and light intensity in a macrotidal estuary. **Continental Shelf Research**, Tokyo, v. 126, p. 15-26, 2016.

BALCI, M.; BALKIS, N. Assessment of phytoplankton and environmental variables for water quality and trophic state classification in the Gemlik Gulf, Marmara Sea (Turkey). **Marine Pollution Bulletin**, 2016. DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.marpolbul.2016.12.007>.

BARGU, S.; JUSTIC, D.; WHITE, J.R.; LANE, R.; DAY, J.; PAERL, H.; RAYNIE, R. Mississippi River diversions and phytoplankton dynamics in deltaic Gulf of Mexico estuaries: A review. **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, v. 221, p. 39-52, 2019.

BASELGA, A. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. **Global Ecology and Biogeography**, 19(1), 134–143. 2009. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2009.00490.x>.

BASELGA, A.; ORME, C.D.L. Betapart: an R package for the study of beta diversity. **Methods in Ecology and Evolution**, 3(5), 808–812. 2012. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.2041-210x.2012.00224.x>

BHAVYA, P. S.; KIM, B. K.; JO, N.; KIM, K.; KANG, J. J.; LEE, J. H.; LEE, D.; LEE, J. H.; JOO, H. T.; AHN, S. H.; KIM, Y.; MIN, J. O.; KANG, M. G.; YUN, M. S.; KANG, C. K.; LEE, S. H. A Review on the macromolecular compositions of phytoplankton and the implications for aquatic biogeochemistry. **Ocean Science Journal**. [S.I.], v. 54, p. 1–14, 2019.

BORICS, G.; ABONYI, A.; SALMASO, N.; PTACNIK, R. Freshwater phytoplankton diversity: models, drivers and implications for ecosystem properties. **Hydrobiologia**, 848(1), 53–75. 2021. <http://dx.doi.org/DOI: 10.1007/s10750-020-04332-9>.

CUNHA, A.C. Revisão descritiva sobre ecossistemas aquáticos na perspectiva da modelagem da qualidade da água. **Biota Amazônia**. Macapá (AP), v. 3, n.1, p. 124-143, 2013.

DA CONCEIÇÃO, F.T.; BONOTTO, D.M. Relações hidroquímicas aplicadas na avaliação da qualidade da água e diagnóstico ambiental na bacia do rio Corumbataí (SP). **Geochimica Brasiliensis**. São Paulo, v. 1, n. 16, p. 001-021, 2002.

DALU, T.; MAGORO, M.L.; TONKIN, J.D.; HUMAN, R.P.; DEYZEL, S.H.P.; ADAMS, J.B.; WITHFIELD, A.K. Assessing phytoplankton composition and structure within micro-estuaries and micro-outlets: a community analysis approach. **Hydrobiologia**. v. 818, p. 177-191, 2018.

GOROKHOVA, O.G.; ZINCHENKO, T.D. Phytoplankton of the Usa River and its tributaries (Kuibyshev Reservoir Basin). **Biology Bulletin**, v. 46, n. 10, p. 1382-1389, 2019.

GUENTHER, M.; ARAÚJO, M.; FLORES-MONTES, M.; GONZALEZ-RODRIGUEZ, E.; NEUMANN-LEITÃO, S. Eutrophication effects on phytoplankton size-fractioned biomass and production at a tropical estuary. **Marine Pollution Bulletin**. 2014. DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.marpolbul.2014.09.048>.

HARRISON, S.; ROSS, S.J.; LAWTON, J.H. Beta Diversity on Geographic Gradients in Britain. **The Journal of Animal Ecology**, 61(1), 151. 1992. DOI: <https://doi.org/10.2307/5518>

HEMRAJ, D.A.; HOSSAIN, A.; YE, Q.; GIN, J.G.; LETERME, S.C. Anthropogenic shift of planktonic food web structure in a coastal lagoon by freshwater flow regulation. **Scientific Reports**. v. 7, p. 1–10, 2017.

HOANG, H.T.T.; DUONG, T.T.; NGUYEN, K.T.; LE, Q.T.P.; LUU, M.T.N.; TRINH, D.A.; LE, A.H.; HO, T.C.; DANG, K.D.; NÉMERY, J.; ORANGE, D.; KLEIN, J. Impact of anthropogenic activities on water quality and plankton communities in Day River (Red River Delta, Vietnam). **Environmental Monitoring Assessment**, v. 190 n. 167, 2018.

HUMAN, L.R.D.; MAGORO, M.L.; DALU, T.; PERISSINOTTO, R.; WHITFIELD, A.K.; ADAMS, J.B.; DEYZEL, S.H.P.; RISHWORTH, G.M. Natural nutrient enrichment and algal responses in near pristine micro-estuaries and micro-outlets. **Science of the Total Environment**, v. 624, p. 945-954, 2018.

JIANG, T., LIU, L., LI, Y., ZHANG, J., LU, S.H. Occurrence of marine algal toxins in oyster and phytoplankton samples in Daya Bay, South China Sea. **Chemosphere**, v.183, p. 80–88, 2017.

LEI, Y.; WHYTE, C.; DAVIDSON, K.; TETT, P.; YIN, K. A change in phytoplankton community index with water quality improvement in Tolo Harbour, Hong Kong. **Marine Pollution Bulletin**, v. 127, p. 823-830, 2018.

LIM, J.H.; LEE, C.W. Effects of eutrophication on diatom abundance, biovolume and diversity in tropical coastal waters. **Environmental Monitoring and Assessment**, v. 189, p. 432, 2017.

LITCHMAN, E.; KLAUSMEIER, C. A. Trait-Based Community Ecology of Phytoplankton. Annual Review of Ecology. **Evolution, and Systematics**, 39(1), 615–639. 2008. DOI: <http://dx.doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173549>

MAINALI, J.; CHANG, H. Landscape and anthropogenic factors affecting spatial patterns of water quality trends in a large river basin, South Korea. [*S.I.*], v. 564, p. 26-40, 2018.

MITRA, S.; GHOSH, S.; SATPATHY, K. K.; BATTACHARYA, B. D.; SARKAR, S. K.; MISHRA, P.; RAJA, P. **Marine Pollution Bulletin**, 2017. DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.marpolbul.2017.09.053>

MUKATE, S.; PANASKAR, D.; WAGH, V.; MULEY, A.; JANGAM, C.; PAWAR, R. Impact of anthropogenic inputs on water quality in Chincholi industrial area of Solapur, Maharashtra, India. **Groundwater for Sustainable Development**. India, [S.I.], v. 17, p. 359-371, 2017.

NIXON, S.W. Coastal marine eutrophication – a definition, social causes, and future concerns. **Ophelia**, 41, 199–219, 1995.

PAN, H.; LI, A.; CUI, Z.; DING, D.; QU, K.; ZHENG, Y.; LU, L.; JIANG, T.; JIANG, T. A comparative study of phytoplankton community structure and biomass determined by HPCL-CHEMTAX and microscopic methods during summer and autumn in the central Bohai Sea, China. **Marine Pollution Bulletin**, v. 155, p. 111172, 2020.

PAN, W.; ZHENG, P.; LIANG, Y.; CAI, Y. The influence of key environmental variables on phytoplankton community structure in the estuary of tidal rivers around Luoyuan Bay, China. **Journal of Ocean University of China**. China, v.16, n.5, p. 803-8013, 2017.

PANČIĆ M, KIØRBOE T. Phytoplankton defense mechanisms: traits and trade-offs. **Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society**, v. 93, n. 2, p. 1269 - 1303, 2018.

PARMAR, D.R.T.K.; AGRAWAL, Y.K. Bioindicators: the natural indicator of environmental pollution. **Frontiers in Life Science**. India. [S.I.], 2016. DOI: [10.1080/21553769.2016.1162753](https://doi.org/10.1080/21553769.2016.1162753).

SECRETARIA DO MEIO AMBIENTE E RECURSOS NATURAIS (SEMA). Unidades de Conservação. **SEMA**, [S.I.] [2020]. Disponível em: <https://www.sema.ma.gov.br/unidades-de-conservacao/>. Acesso em: 27 mai. 2020.

SILVA, E.G.; SILVA, E.R.; ALMEIDA, J.R. Avaliação dos impactos ambientais nos estuários das regiões de Caravelas e Mucuri (BA-Brasil) com base no modelo Pressão Estado Impacto Resposta (PEIR). **Revista Internacional de Ciências**, v. 6, n. 1, 2016.

SMAYDA, T.J. **The physiological ecology of phytoplankton**. In: Morris, I. (Ed.), *Phytoplankton species succession*. Blackwell Scientific Publ., Oxford, UK, pp. 493–570, 1980.

SOCOLAR, J.B.; GILROY, J.J.; KUNIN, W.E.; EDWARDS, D.P. How should beta-diversity inform biodiversity conservation? **Trends in Ecology & Evolution**, 31(1), 67–80. 2016. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.tree.2015.11.005>.

STRATHMANN, R. R. Estimating the organic carbon content of phytoplankton from cell volume or plasma volume. **Limnology and Oceanography**, v. 12, n. 3, p. 411–418, 1967.

UTERMOHL, H. **Zur vervollkommung der quantitativen phytoplankton-Methodik.** Germany: International Association of Theoretical and applied Limnology, v. 9, p. 1-38, 1958.

VOLLENWEIDER, R.A. **Coastal marine eutrophication: principles and control.** Sci. Total Environ., 1–21 (Suppl.), 1992.

WANG, X.; LU, Y.; HAN, J.; HE, G.; WANG, T. Identification of anthropogenic influences on water quality of rivers in Taihu watershed. **Journal of Environmental Sciences.** China, v. 19, n. 4, p. 475-481, 2007.

WHITTAKER, R. H. Evolution and measurement of species diversity. **Taxon.** Portico, v. 21, n. 2-3, p. 213–251, 1972.

ZAGHLOUL, F. A.; KHAIRY, H. M.; HUSSEIN, N. R. Assessment of phytoplankton community structure and water quality in the Eastern Harbor of Alexandria, Egypt. **Egyptian Journal of Aquatic Research**, 2019. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ejar.2019.11.008>.

ZHAO, C.S.; SHAO, N.F.; YANG, S.T.; REN, H.; GE, Y.R.; ZHANG, Z.S.; FENG, P.; LIU, W.L. Quantitative assessment of the effects of human activities on phytoplankton communities in lakes and reservoirs. **Science of the Total Environment**, v. 665, p. 213-225, 2019.

ZHOU, Y.; WANG, L.; ZHOU, Y.; MAO, X. Eutrophication control strategies for highly anthropogenic influenced coastal waters. **Science of the Total Environment.** China, [S.I.], v. 705, 2020.

ZOHARY, T.; FLAIM, G.; SOMMER, U. Temperature and size of freshwater phytoplankton. **Hydrobiologia.** [S.I.], 2020. DOI: 10.1007/s10750-020-04246-6.

MANUSCRITO PARA SUBMISSÃO

Marine Environmental Research

Heterogeneidade ambiental de um contínuo mar-rio tropical e sua relação entre estrutura e dinâmica do fitoplâncton – Parque Nacional dos Lençóis Maranhenses

Quedyane Silva da Cruz ^a, Marco Valério Jansen Cutrim ^a

^a Programa de Pós-Graduação em Oceanografia (PPGOceano). Universidade Federal do Maranhão (UFMA), Cidade Universitária Dom Delgado, Av. dos Portugueses, Nº 1966, Bacanga – CEP. 65080-805, São Luís – MA, Brasil.

Destaques

- A heterogeneidade ambiental atuou como filtro na estrutura e dinâmica da comunidade
- *Skeletonema costatum* apresentou florações recorrentes no setor estuarino com riqueza de nutrientes
- A diminuição da diversidade beta resulta na redução da biodiversidade e da qualidade da água
- Espécies coloniais preferem setores de alta salinidade e espécies unicelulares preferem o setor limnético

Resumo

A diversidade beta e as características morfofuncionais do fitoplâncton indicador associadas a heterogeneidade ambiental foram estudadas como descritoras da qualidade ambiental em um ecossistema mar-rio tropical. Os resultados mostraram que a heterogeneidade ambiental foi marcada por diferenças espaciais significativas, contribuindo para a heterogeneidade biológica. Florações esporádicas e recorrentes estiveram associadas às variações espaço-temporais das condições ambientais, refletindo em uma redução da diversidade alfa no setor estuarino (SE). A diversidade beta apresentou relação com variações de salinidade, pH, turbidez, temperatura, nitrogênio inorgânico dissolvido (NID) e ortofosfato, que atuaram como filtros ambientais. Os táxons coloniais, com capacidade de formar florações, potencialmente tóxicos e de menor tamanho foram relacionados às concentrações de silicato, material particulado em suspensão e salinidade. As espécies solitárias e de maior tamanho foram relacionadas a maior profundidade da zona fótica e elevadas concentrações de ortofosfato, oxigênio dissolvido e NID. O estudo evidenciou que uma possível diminuição da diversidade beta pode fazer com que ocorra a homogeneização da comunidade, indicando possível redução da qualidade ambiental. Integrar informações sobre as características funcionais do fitoplâncton aos estudos sobre diversidade possibilitou observar com mais detalhes a

influência dos filtros ambientais, favorecendo a identificação de espécies e locais prioritários para o monitoramento da biodiversidade.

Palavras-chave: Águas costeiras; Florações algais; Biodiversidade; Bioindicadores; Diversidade beta; Proteção ambiental; Traços funcionais.

1. Introdução

Os ecossistemas costeiros tropicais são considerados como um dos ambientes mais vulneráveis às pressões antropogênicas, apresentando alterações resultantes principalmente da urbanização e turismo, que comprometem o bom funcionamento e a biodiversidade na interface mar-rio (Silva et al., 2018; Xavier et al., 2018). A avaliação da variabilidade ambiental em resposta a essas alterações, torna-se fundamental para a manutenção do bom funcionamento ecológico. Assim, a comunidade fitoplanctônica pode ser utilizada como uma ferramenta rápida e eficaz na avaliação dessa heterogeneidade ambiental, respondendo direta ou indiretamente a tais mudanças (Bhavya et al., 2018).

O estudo da diversidade fitoplanctônica é bastante difundido e pode ser utilizado como um sistema de “alerta precoce” para detectar tendências eutróficas no ambiente aquático, possibilitando a identificação de mudanças na comunidade durante a fase inicial dos efeitos eutróficos (Karydis e Tsirtsis, 1996). No Brasil, muitas pesquisas têm utilizado a diversidade alfa para descrever o padrão de sucessão das espécies em lago, rios, riachos e estuários, trazendo informações sobre o *status* ecológico da comunidade fitoplanctônica (Schuster et al., 2015; Da Silva et al., 2020), através da aplicação de índices ecológicos que combinam os componentes de riqueza e diversidade (por exemplo, índice de Shannon). Na costa norte, diversos estudos têm avaliado a relação entre diversidade alfa de microalgas e variáveis físicas e químicas (Santos et al., 2017; Cutrim et al., 2019; Cavalcanti et al., 2018, Cavalcanti et al., 2020; Cavalcanti et al., 2022, Sá et al., 2022; Moura et al., 2007; Matos et al., 2016).

A fim de diferenciar a diversidade local da diversidade em regiões que contém uma mistura de habitats, Whittaker (1960) sugeriu os seguintes termos para diversidade: (i) alfa, para diversidade dentro de um habitat ou dentro de uma comunidade; (ii) beta, que é a diversidade entre habitats; e (iii) gama, que se refere a diversidade de uma grande área regional. A diversidade beta é uma medida eficaz de caracterização da heterogeneidade biológica, que integra diferenças de composição taxonômica em diferentes locais, refletindo a alteração biótica espaço-temporal e a substituição de

espécies (Whittaker, 1972; Gering et al., 2003; Wang et al., 2020). As pesquisas brasileiras sobre diversidade beta em ambientes lóticos são escassas e limitadas a região subtropical (Borges e Train, 2009; Schuster et al., 2015; Lansac-Tôha et al., 2019) e os estudos em regiões tropicais estão restritos a ambientes lênticos (Zorzal-Almeida et al., 2021; Barros et al., 2013; Wetzel et al., 2012; Nabout et al., 2006).

Associada a essa avaliação, a seleção de espécies indicadoras pode ser utilizada como uma ferramenta adicional que testa a relação entre ocorrência e abundância de espécies e grupos de locais amostrados (De Cáceres et al., 2012), sendo um instrumento eficaz na análise de mudanças ecológicas das comunidades bióticas. O uso do fitoplâncton como indicador biológico, facilita a identificação de algum tipo de estresse ambiental (Parmar et al., 2016) e suas características morfofuncionais (ex: tamanho e tipo de organização celular, potencial de toxicidade e capacidade de formar florações) são relevantes no entendimento das respostas e preferências ecológicas ao longo do gradiente mar-rio, além de ser uma abordagem de aplicabilidade mais fácil comparada às análises taxonômicas (Santana et al., 2018; Kruk et al., 2021).

A seleção de espécies indicadoras e a determinação da diversidade fitoplanctônica associadas à variação espacial das características hidrológicas são métodos importantes na preservação da biodiversidade local. Além disso, incorporar o conhecimento acerca dos traços funcionais dessas espécies em ambientes costeiros, pode ser uma boa forma de entendimento de como a biodiversidade ecológica do fitoplâncton é descrita pelos filtros ambientais. Contudo, o estudo isolado aplicando tais ferramentas metodológicas acabam sendo insuficientes para compreender e explicar a estrutura e dinâmica da comunidade como um todo, podendo trazer inferências ecológicas limitadas do ecossistema.

Dessa forma, testamos se a diversidade beta agregada às características morfofuncionais do fitoplâncton indicador servem como descritoras da qualidade ambiental ao longo do contínuo mar-rio do rio Preguiças, no Parque Nacional dos Lençóis Maranhenses. A partir disso, os objetivos desse trabalho foram: i) determinar a diversidade alfa e beta da comunidade fitoplanctônica; ii) associar a diversidade beta e os traços morfofuncionais à heterogeneidade ambiental; iii) identificar as preferências ecológicas dos indicadores fitoplanctônicos e; iv) associar seus traços funcionais à variabilidade ambiental. Portanto, nossos resultados forneceram uma compreensão da heterogeneidade ambiental induzida por um gradiente espacial de salinidade e descrita pela dinâmica e estrutura da comunidade fitoplanctônica, contribuindo para o manejo e preservação da integridade ecológica de ecossistemas costeiros tropicais.

2. Materiais e métodos

2.1. Área de Estudo e Amostragem

O Parque Nacional dos Lençóis Maranhenses está localizado no Estado do Maranhão (Brasil), na região de transição do litoral amazônico com o semiárido brasileiro e é um dos locais no Nordeste do Brasil mais visitado por turistas de todo o mundo. O Parque é uma Unidade de Conservação que possui importantes ecossistemas costeiros de dunas, restingas e manguezais e constitui o maior campo de dunas costeiras da América do Sul (dos Santos et al., 2019). O rio Preguiças faz parte desse ecossistema e possui cerca de 135 km de extensão sendo o principal rio da bacia que leva seu nome, com área de 6.707,91 km², representando 2,02% da área total do Estado do Maranhão.

O clima da região é tropical quente úmido com altas temperaturas durante todo o ano (próxima aos 30°C) e influenciado pela convergência dos ventos alísios de nordeste, ventos de sudeste e pela massa de ar equatorial marítima, dominado pela Zona de Convergência Intertropical (ZCIT), marcado por dois períodos sazonais distintos (chuvoso e estiagem). O regime de marés é do tipo semidiurno, sendo classificado como ambiente de mesomarés com alturas de 2 a 4m (Davies, 1964).

A coleta dos dados foi feita bimestralmente durante 2020-2021, em 10 pontos amostrais ao longo do contínuo mar-rio (Figura 1). Os pontos amostrais foram separados em três setores, divididos de acordo com o sistema de classificação de Veneza (Ito, 1959), conforme dados de salinidade obtidos pela sonda CTD.

Os pontos P1 e P2 (à jusante do rio Preguiças) foram denominados como Setor Costeiro (SC), com característica euhalina (salinidade > 30); P3 e P4, denominados Setor Estuarino (SE), apresentando características poli-oligohalina (salinidade > 0,5 < 30); e P5 a P10, que tiveram salinidade menor que 0,5, sendo denominado Setor Limnético (SL).

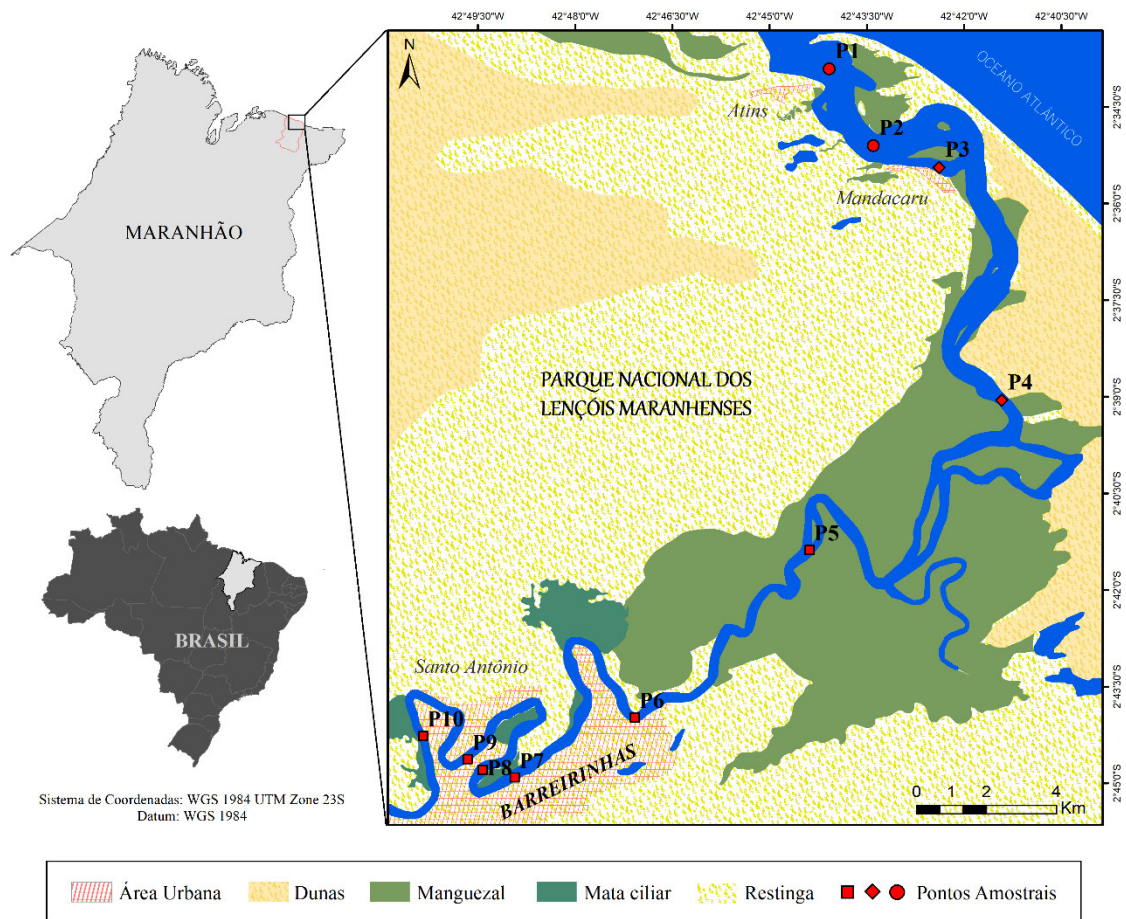


Figura 1. Localização geográfica do contínuo mar-rio – Parque Nacional dos Lençóis Maranhenses e pontos de amostragem. Setor Costeiro (P1-P2), Setor Estuarino (P3 - P4) e Setor Limnético (P5 a P10).

Quanto ao tipo de ambiente e ocupação da terra, o setor costeiro é margeado por dunas e vegetação de mangue, com baixo nível de ocupação urbana. Já o setor estuarino, possui áreas de dunas, vegetação de restinga e manguezal, sem ocupação da terra e em torno do setor limnético existe ampla área urbana, com vegetação de macrófitas aquáticas e margeado por mata ciliar.

2.2. Variáveis Físicas e Químicas

Os dados de sólidos totais dissolvidos (STD), potencial hidrogeniônico (pH) e oxigênio dissolvido (OD) foram obtidos *in situ* através da sonda multiparamétrica da marca HANNA, modelo HI[®]98194. A temperatura (TEMP), salinidade (SAL) e profundidade foram mensuradas utilizando a sonda CTD (*Conductive – Temperature – Depth*) da marca *SonTek*[®], modelo *CastAway*. O material particulado em suspensão (MPS) foi obtido através do método de Strickland e Parsons (1972) seguindo o princípio de gravimetria e volatilização.

As concentrações de clorofila *a* (CLA) e os feopigmentos (FEO) foram determinados de acordo com Strickland e Parsons (1972) utilizando o método espectrofotométrico, após a filtragem da água em filtros de fibra de vidro Whatman GF/C com 0,7 µm de porosidade e 47 mm de diâmetro.

A radiação solar fotossinteticamente ativa (RSFA) foi determinada *in situ* utilizando um radiômetro Quanta Meter LI-Cor (LI-1 1.500). O Coeficiente de Atenuação Difusa para Irradiância Descendente da Radiação Solar Fotossinteticamente Ativa (K_d (RSFA)) foi calculado segundo Kirk (2011), seguindo a equação: $\ln E_d(z) = -K_d$ (RSFA) $z + \ln E_d(0)$, onde $E_d(z)$ e $E_d(0)$ são os valores de irradiância descendente na profundidade z e logo abaixo da superfície, respectivamente.

O coeficiente de regressão linear de $\ln E_d(z)$ em relação à profundidade fornece o valor de K_d (RSFA). Os valores de R^2 superiores a 0.9 foram considerados. A profundidade da zona eufótica ($Z_{1\%}$), na qual se atinge 1% da radiação incidente na superfície é inversamente proporcional a K_d (RSFA): $Z_{1\%} = 4.605/K_d$ (RSFA). Para determinação do nitrito (NO_2^-), nitrato (NO_3^-) seguiu-se a metodologia de Strickland e Parsons (1972), amônia (NH_3) de Koroleff (1983) e silicato (SiO_2^-) e orotofosfato (PO_4^{3-}) a metodologia descrita por Grasshoff et al. (1999).

2.3. Variáveis Biológicas

Para o estudo qualitativo do fitoplâncton, arrastos horizontais na superfície da água foram feitos de 3 a 6 minutos, utilizando rede cônica cilíndrica de malha de 45 µm e as amostras foram fixadas com formalina à 4%. A composição fitoplanctônica foi analisada utilizando microscópio binocular, modelo *Standard 25* da marca ZEISS e as espécies foram identificadas ao menor nível taxonômico possível, e classificadas usando a base de dados internacional AlgaeBase (Guiry and Guiry, 2022).

Para a determinação da abundância fitoplanctônica (cels L^{-1}), amostras de água foram coradas com solução Lugol 1% e posteriormente transferidas para câmaras de sedimentação, sendo adicionado o Rosa de Bengala para a distinção de células vivas e mortas. Após a sedimentação do material, as amostras foram analisadas utilizando um invertoscópio binocular ZEISS *Axiocvert 100*, sob aumento de 400x. A contagem das células do fitoplâncton foi realizada de acordo com o método de Utermöhl (1958) através da leitura de 100 campos sistematizados em transecções verticais e horizontais (Caspers, 1965). A contagem de cada célula foi feita para as espécies filamentosas, coloniais e cenobiais. Por fim, a abundância foi calculada segundo Villafañe e Reid (1995), no qual

o valor de abundância de espécies igual ou superior a 1×10^6 cels L⁻¹ foi considerado como floração (Livingston, 2007).

2.4. Análises dos Dados

A Análise Multivariada de Permutação (PERMANOVA) foi feita com o objetivo de testar diferenças significativas ($p < 0,05$) das variáveis ambientais e do fitoplâncton espacialmente (entre os setores costeiro, estuarino e limnético) e temporalmente (chuvoso e estiagem).

Para avaliar a heterogeneidade ambiental de cada setor foi realizado um teste de permutação de homogeneidade multivariada de dispersão de grupos (PERMDISP) com os dados físicos e químicos, utilizando a distância Euclidiana (Anderson, 2005), através da função *betadisper* no pacote *vegan* (Oksanen et al., 2015). Em seguida foi feita a Análise de Coordenadas Principais (PCoA) com a finalidade de identificar o padrão gráfico de distribuição espacial da heterogeneidade ambiental. As diferenças estatísticas ($p < 0,05$) da heterogeneidade ambiental entre os setores foram observadas através da ANOVA unidirecional através de 999 permutações e, quando significativa, foram feitos testes para diferenças *post hoc* entre setores individuais com o teste HSD de Tukey.

A função *beta.pair* do pacote *betapart* (Baselga e Orme, 2012) foi aplicada na determinação da diversidade beta total e o particionamento da diversidade em dois componentes, com a finalidade de se entender como os diferentes mecanismos influenciam os padrões de biodiversidade através da análise da rotatividade e do aninhamento das espécies. O índice de dissimilaridade usado foi o de Jaccard. A diversidade alfa foi calculada a partir do índice de Shannon-Wiener.

A significância dos coeficientes de correlação entre matrizes de similaridade (diversidade beta) e matrizes de distância ambiental e espacial (heterogeneidade ambiental) foi testada por meio do teste de Mantel com 9.999 permutações (Legendre et al. 2015). Esse método baseia-se na (dis)similaridade e é eficiente na análise da variação espacial da comunidade (Anderson e Walsh, 2013). A relação entre diversidade beta e heterogeneidade ambiental bem como entre cada variável individualmente foi avaliada, e, quando significativas, foram representadas por um gráfico de dispersão utilizando o pacote *ggplot*.

Os dados ambientais foram logaritmizados ($\log x+1$) enquanto os dados das espécies foram transformados por Hellinger para diminuir o peso das espécies raras (Legendre e Gallagher, 2001). A medida de dissimilaridade utilizada para dados

ambientais foi a Euclidiana, e a de Jaccard para dados biológicos (diversidade beta). Os dados geoespaciais foram transformados em matriz através da função *distm* do pacote *geosphere* (Hijmans, 2021). O teste de Mantel foi feito usando funções do pacote *vegan* (Oksanen et al., 2015).

A matriz de dados de abundância foi utilizada na seleção das espécies indicadoras de cada setor e combinações de setores, com a finalidade de observar mudanças espaciais da composição fitoplanctônica, por meio da função *multipatt* (Dufrêne e Legendre, 1997) do pacote '*indicspecies*'.

A significância do Valor Indicador (IndVal) foi testada através de permutação aleatória, onde varia de 0 (sem valor indicador) a 1 (indicação perfeita), com valores mais altos para espécies indicadoras mais fortes, considerando os componentes de especificidade (grau de exclusividade da espécie no setor) e fidelidade (probabilidade de se encontrar a espécie em todos os pontos do setor). Táxons com IndVal > 0,4 e valor de $p < 0,05$ foram considerados como indicadores confiáveis (Frankovich et al., 2006). Para investigarmos as preferências ecológicas das espécies, atribuímos traços funcionais aos táxons indicadores de cada setor.

Os traços funcionais das espécies indicadoras foram escolhidos de acordo com Kruk et al. (2010) adaptado por Santana et al. (2018). Características morfológicas (tamanho e tipo de organização celular), presença/ausência de flagelo e exoesqueleto silicoso, potencial de toxicidade e formação de florações, dimensão linear máxima (DLM) e preferência de salinidade foram consideradas e a preferência de salinidade foi verificada nas bases de dados online WoRMS (www.marinespecies.org) e AlgaeBase (www.algabase.org). A descrição detalhada dos traços morfológicos pode ser consultada na Tabela S1 do material suplementar.

A Análise de Redundância (RDA) foi aplicada com a finalidade de observar como os traços funcionais respondem à variabilidade ambiental utilizando o pacote *vegan*. Todas as análises foram feitas no ambiente R Studio.

3. Resultados

3.1. Heterogeneidade ambiental

A PERMANOVA mostrou que as diferenças espaciais das variáveis físicas e químicas foram significativas ($p < 0,01$) não havendo diferenças temporais significativas ($p = 0,99$). Na interação dos fatores espacial (setores) e temporal (chuvoso e estiagem), a análise revelou que o fator temporal não interagiu de maneira significativa com o fator

espacial ($p=0,23$). As variações espaciais e temporais de cada variável ambiental são evidenciadas na Tabela 1. Temporalmente, as concentrações de oxigênio dissolvido, ortofosfato, nitrato e nitrito dissolvidos e temperatura foram significativamente diferentes ($p<0,05$).

Relativo à heterogeneidade ambiental, a PERMDISP mostrou que ocorreram diferenças espaciais significativas na dispersão das variáveis ($p<0,001$, $R^2 = 0,56$) (Figura 2 - A e B) e a comparação entre setores mostrou que a heterogeneidade ambiental foi marcada por diferenças significativas entre os setores costeiro + estuarino ($p=0,04$). As interações entre os setores limnético + costeiro e limnético + estuarino mostraram que não ocorreram diferenças significativas na dispersão das variáveis ambientais ($p > 0,05$).

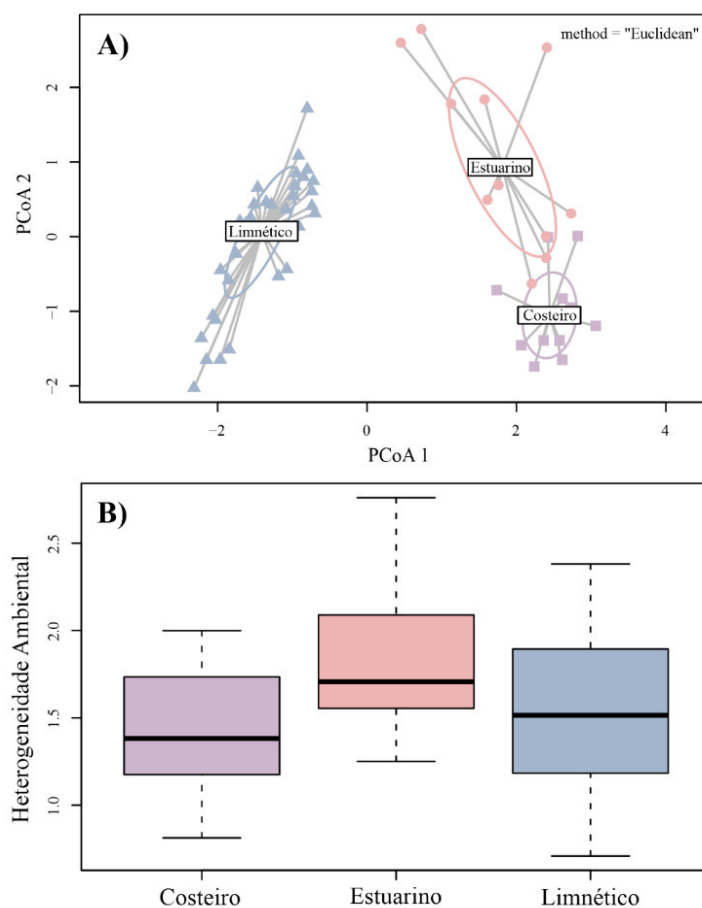


Figura 2. Padrão gráfico de dispersão por setor (A) e boxplot da heterogeneidade ambiental por setor (B) no contínuo mar-rio, Parque Nacional dos Lençóis Maranhenses.

O setor costeiro (SC) apresentou salinidade média de $33,94 \pm 3,26$ (Figura 3-A). Na estiagem, a temperatura foi a menor comparada aos demais setores, com média de $29,91 \pm 0,61$ °C (figura 3-B). A maior média de sólidos totais dissolvidos foi observada nesse setor ($29,78 \pm 10,52$ g L⁻¹), onde houve elevada turbidez variando de 4,86 a 24,60

NTU. A concentração de nitrato também foi a maior no SC (Figura 3-J), com valor máximo de $7,15 \mu\text{mol L}^{-1}$ no período chuvoso. A clorofila *a* apresentou valor máximo de $9,31 \text{ mg L}^{-1}$ e mínimo de $2,45 \text{ mg L}^{-1}$. O oxigênio dissolvido variou de $3,77 \text{ mg L}^{-1}$ a $9,24 \text{ mg L}^{-1}$.

No setor estuarino (SE), o pH variou de 6,94 a 8,51 com média de $7,79 \pm 0,45$ (figura 3-C) e foram registradas as maiores concentrações médias de material particulado em suspensão ($26,47 \pm 21,78 \text{ mg L}^{-1}$) (Figura 3-D), menor profundidade da zona fótica ($3,27 \pm 1,31 \text{ m}$) (Figura 3-E) e valor de turbidez variando de 2,90 NTU na estiagem a 28,70 NTU no período chuvoso (Figura 3-F). A concentração média de clorofila *a* foi de $15,70 \pm 8,72 \text{ mg L}^{-1}$ (Figura 3-G), com valor máximo de $31,34 \text{ mg L}^{-1}$ durante a estiagem. Nesse setor, as concentrações de silicato dissolvido foram maiores, sobretudo no período chuvoso, com média de $141,69 \pm 65,97 \mu\text{mol L}^{-1}$ (Figura 3-I).

O setor limnético (SL) apresentou maiores valores médios de temperatura da água e oxigênio dissolvido durante o período chuvoso, e menor concentração de MPS comparado aos demais setores. A clorofila *a* variou de 1,10 a $7,14 \text{ mg L}^{-1}$, com menor média em relação aos demais setores. Neste setor, também foram observadas maior profundidades da zona fótica, chegando até 9,10 m, e maiores concentrações médias de ortofosfato, amônia e nitrito dissolvidos (Figura 3-H, K, L).

Tabela 1. Estatística descritiva (média \pm desvio padrão) e teste de significância (valor de p) das variáveis ambientais para os tratamentos analisados (espacial e temporal) do contínuo mar-rio, Parque Nacional dos Lençóis Maranhenses. As diferenças significativas estão enfatizadas em negrito.

Variáveis	SETOR COSTEIRO		SETOR ESTUARINO		SETOR LIMNÉTICO		Valor de p	
	chuvoso	estiagem	chuvoso	estiagem	chuvoso	estiagem	Espacial	Temporal
Clorofila <i>a</i> (mg L ⁻¹)	5,36 \pm 2,64	6,02 \pm 2,86	14,93 \pm 7,41	16,47 \pm 10,53	3,53 \pm 1,34	4,28 \pm 2,99	< 0,001	0,554
Oxigênio Dissolvido (mg L ⁻¹)	7,74 \pm 0,44	7,10 \pm 1,88	7,74 \pm 0,47	7,57 \pm 1,89	7,48 \pm 0,58	8,13 \pm 0,49	0,765	0,015
K _{dRSFA} (m ⁻¹)	1,12 \pm 0,32	1,11 \pm 0,34	2,01 \pm 1,22	1,43 \pm 0,33	1,12 \pm 0,24	1,10 \pm 0,43	0,055	0,918
pH	8,02 \pm 0,13	7,83 \pm 0,54	7,82 \pm 0,21	7,76 \pm 0,63	5,99 \pm 0,79	6,05 \pm 0,60	< 0,001	0,734
Feopigmentos (mg L ⁻¹)	4,31 \pm 2,86	2,30 \pm 2,67	9,64 \pm 5,18	9,67 \pm 8,51	3,27 \pm 2,33	5,25 \pm 4,36	0,009	0,819
Salinidade	31,96 \pm 3,17	35,93 \pm 1,95	9,89 \pm 11,93	18,19 \pm 13,18	0,01 \pm 0,02	0,02 \pm 0,07	< 0,001	0,632
Ortofosfato Dissolvido (μ mol L ⁻¹)	0,61 \pm 0,51	0,53 \pm 0,74	0,75 \pm 0,42	0,46 \pm 0,60	0,83 \pm 0,43	0,63 \pm 0,63	0,214	0,021
Silicato Dissolvido (μ mol L ⁻¹)	54,68 \pm 22,89	22,86 \pm 6,13	162,58 \pm 67,83	120,79 \pm 62,65	38,52 \pm 26,52	58,00 \pm 64,45	< 0,001	0,636
Nitrato Dissolvido (μ mol L ⁻¹)	2,30 \pm 2,78	1,63 \pm 2,67	1,25 \pm 1,60	0,12 \pm 0,08	2,08 \pm 0,94	1,42 \pm 1,30	0,002	0,008
Amônia Dissolvida (μ mol L ⁻¹)	0,39 \pm 0,32	0,43 \pm 0,38	0,38 \pm 0,26	0,40 \pm 0,23	0,56 \pm 0,66	0,31 \pm 0,30	0,825	0,398
Nitrito Dissolvido (μ mol L ⁻¹)	0,26 \pm 0,10	0,24 \pm 0,14	0,39 \pm 0,17	0,25 \pm 0,08	0,43 \pm 0,10	0,40 \pm 0,18	0,001	0,002
Material Particulado em Suspensão (mg L ⁻¹)	17,96 \pm 7,41	30,84 \pm 12,79	22,65 \pm 17,64	30,28 \pm 26,41	8,03 \pm 7,79	8,35 \pm 8,00	< 0,001	0,403
Temperatura (°C)	30,45 \pm 0,61	29,56 \pm 0,34	30,86 \pm 0,84	29,99 \pm 0,45	31,31 \pm 0,52	31,17 \pm 0,58	< 0,001	0,044
Totais de Sólidos Dissolvidos (g L ⁻¹)	24,54 \pm 2,35	35,03 \pm 13,11	8,14 \pm 9,26	18,93 \pm 15,47	0,03 \pm 0,03	0,03 \pm 0,01	< 0,001	0,365
Turbidez (NTU)	13,45 \pm 6,93	15,08 \pm 6,57	14,64 \pm 8,23	8,58 \pm 4,86	3,73 \pm 2,20	2,81 \pm 1,69	< 0,001	0,114
Z _{1%} (m ⁻¹)	4,37 \pm 1,10	4,51 \pm 1,54	3,17 \pm 1,78	3,36 \pm 0,76	4,32 \pm 0,97	4,61 \pm 1,43	0,056	0,929

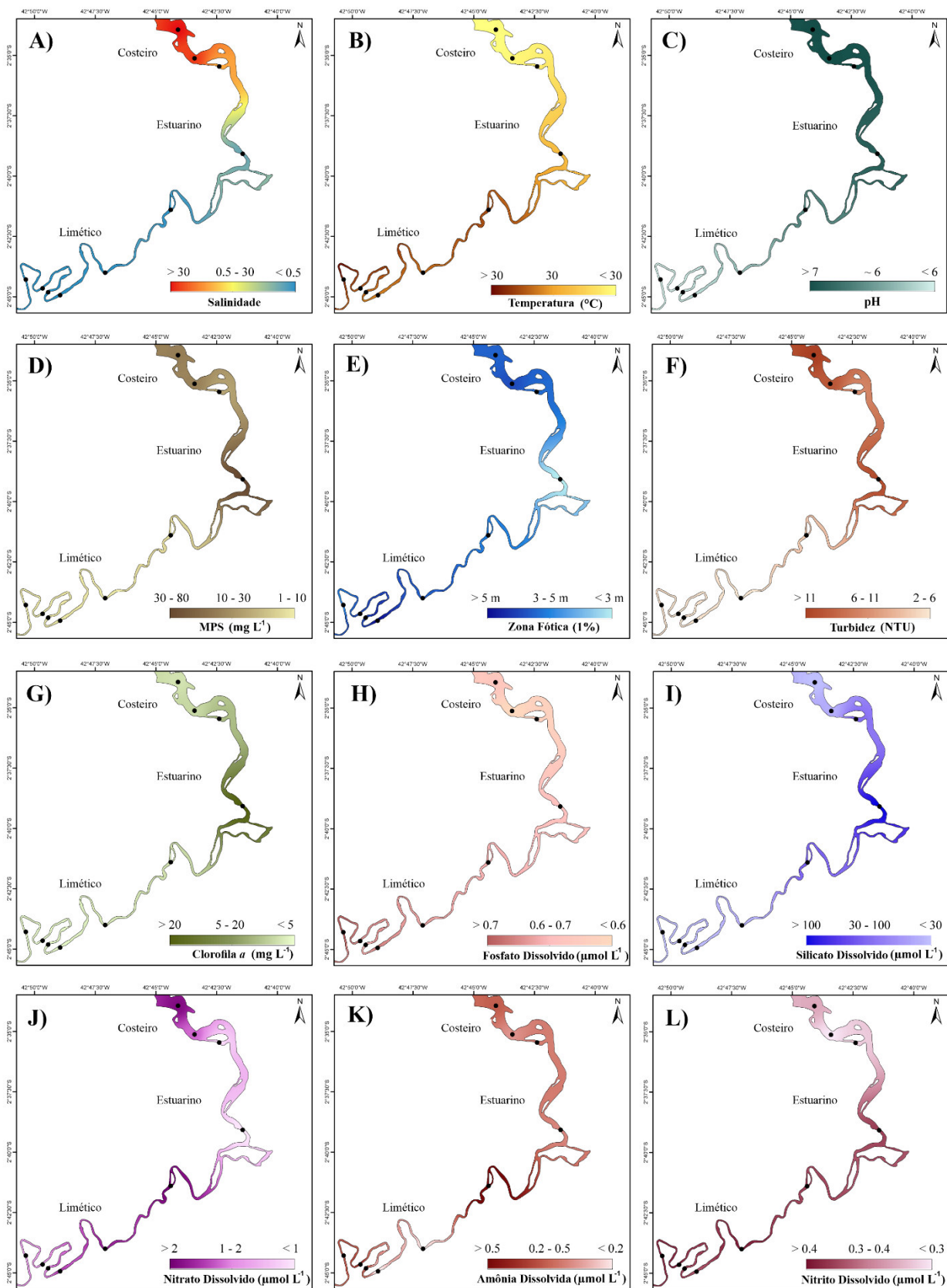


Figura 3. Variabilidade ambiental do contínuo mar-rio, Parque Nacional dos Lençóis Maranhenses. A-Salinidade; B-Temperatura; C- pH; D- Material Particulado em Suspensão; E- Profundidade da Zona fótica; F- Turbidez; G- Clorofila a; H, J, K, L- Nutrientes dissolvidos.

3.2. Estrutura da comunidade fitoplanctônica

A PERMANOVA baseada nos dados biológicos mostrou que a interação entre os fatores temporal e espacial não foi significativa ($p=0,12$), ou seja, a abundância durante os períodos chuvoso e estiagem não interage com a distribuição espacial do fitoplanctônica no ecossistema mar-rio. Espacialmente, ocorreram diferenças significativas entre SC, SE e SL ($p=0,001$).

Um total de 221 táxons de fitoplâncton pertencentes a oito filas foram identificados ao longo dos 10 pontos amostrais. A contribuição e abundância filogenética em cada setor é apresentada na Figura 4. A tabela completa dos táxons fitoplanctônicos pode ser consultada na Tabela S2 do Material Suplementar.

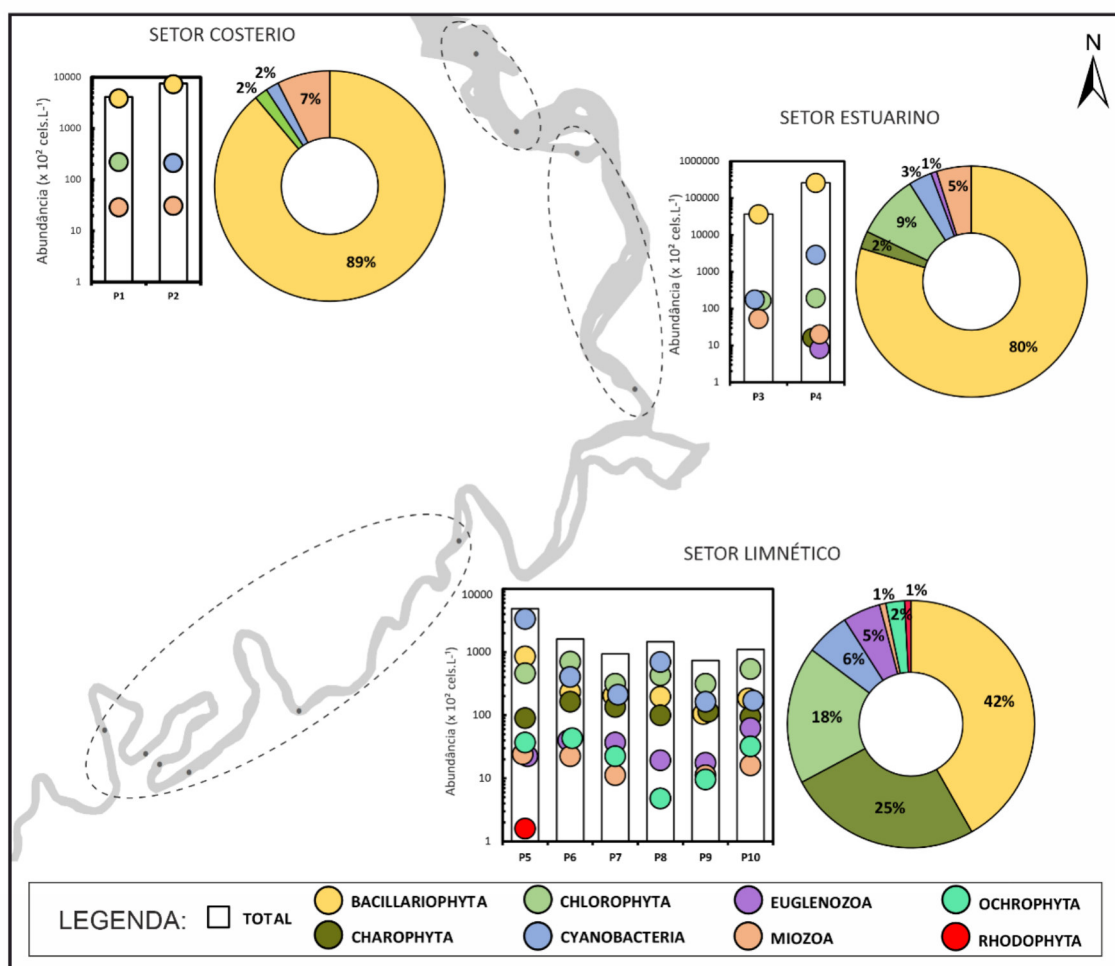


Figura 4. Abundância e contribuição das divisões taxonômicas (quantidade de táxons em porcentagem) da comunidade fitoplanctônica em cada setor do contínuo mar-rio, Parque Nacional dos Lençóis Maranhenses. A abundância foi transformada para a escala logarítmica (Log_{10}).

O grupo das diatomáceas foi o mais representativo em todos os setores, contribuindo com 61,99% da composição taxonômica total. As divisões Charophyta e Euglenozoa ocorreram somente em SE e SL, contribuindo com 14,03% e 2,71%,

respectivamente. O grupo Chlorophyta contribuiu com 10,86 % na composição total, ocorrendo nos três setores. As cianobactérias e dinoflagelados também estiveram presentes em todos os ambientes, com 3,62 % e 4,98 % de contribuição, respectivamente. Os grupos Ochrophyta e Rhodophyta foram exclusivos do SL, representando as menores contribuições comparadas aos demais grupos (1,36 % e 0,45 %, respectivamente).

Em termos quantitativos, o grupo das diatomáceas apresentou maiores valores nos SC (112×10^4 cels L⁻¹) e SE (2.945×10^4 cels L⁻¹). Apesar deste filo apresentar maior contribuição na diversidade alfa em todos os setores, sua abundância foi menor em SL (18×10^4 cels L⁻¹), no qual as cianobactérias e clorófitas foram mais abundantes com 50×10^4 cels L⁻¹ e 28×10^4 cels L⁻¹, respectivamente.

A diversidade alfa foi diferente ao longo dos setores de maneira significativa, com maiores valores no SL ($2,32 \pm 0,44$ bits cel⁻¹), indicando média diversidade neste local, assim como no SC. O SE registrou diversidade alfa baixa ($1,28 \pm 1,0$ bits cel⁻¹) (figura 5-A).

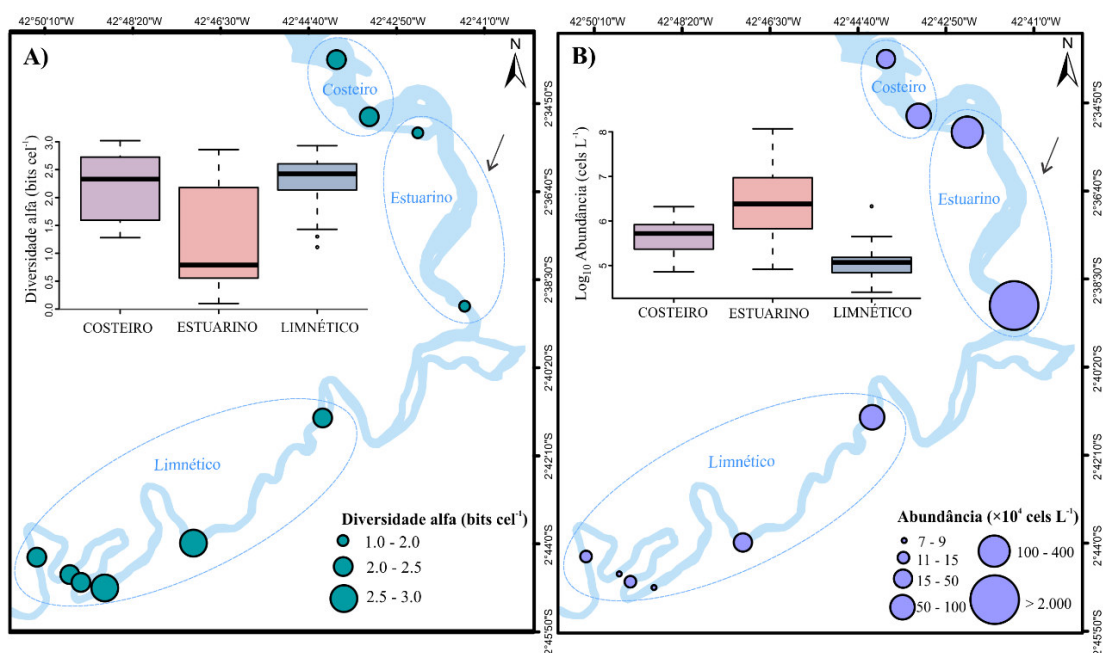


Figura 5. Diversidade alfa (A) e abundância (B) fitoplantônica ao longo do contínuo mar-rio, Parque Nacional dos Lençóis Maranhenses.

A abundância fitoplantônica apresentou diferenças espaciais significativas ($p < 0,01$), com menores valores em SL ($17,81 \pm 34,36 \times 10^4$ cels L⁻¹). Apesar da baixa abundância média, nesse setor houve a ocorrência de uma floração pontual da cianobactéria *Anagnostidnema amphibium* ($141,03 \times 10^4$ cels L⁻¹) no P5 durante a estiagem (Figura 5- B).

No SE, as espécies de maior valor indicador foram as diatomáceas *Skeletonema costatum* (IndVal=0,91), *Coscinodiscus rothii* (0,88), *Cyclotella striata* (0,81), *Thalassiosira eccentrica* (0,70) e *Actinoptychus splendens* (0,65). Todas estas espécies apresentaram elevado grau de especificidade ($> 80\%$) e fidelidade ($\geq 50\%$). As demais espécies indicadoras desse setor apresentaram baixa fidelidade ($\leq 50\%$).

Em SL, as espécies com maior valor indicador foram: a diatomácea *Frustulia saxonica* (0,90), as carófitas *Closterium gracile* (0,78), *C. setaceum* (0,75) e *Actinotaenium globosum* (0,71) e a clorófitas *Crucigenia fenestrata* (0,77), que apresentaram elevado grau de especificidade e fidelidade ($> 80\%$ e $> 60\%$, respectivamente). As demais indicadoras do SL apresentaram 100% de especificidade e baixa fidelidade ($\leq 50\%$).

As espécies indicadoras da combinação de SE + SL foram *Scenedesmus quadricauda* (0,89), *Aulacoseira ambigua* (0,83) e *Eunotia flexuosa* (0,69) onde essas duas últimas mostraram grau de fidelidade superior a 65% e todas as três tiveram 100% de probabilidade de serem encontradas nesta combinação.

Na combinação de SC + SE foram selecionadas muitas espécies, sendo a maioria pertencente ao grupo das diatomáceas com grau de especificidade superior a 90% e fidelidade maior que 60%. As diatomáceas com maior IndVal foram *Thalassiosira subtilis* (0,98), *Thalassiosira* sp. (0,94), *Cyclotella meneghiniana* (0,90), *Thalassionema frauenfeldii* (0,89), *T. nitzschoides* (0,89), *Asterionellopsis glacialis* (0,87), *Cylindrotheca closterium* (0,84) e *Chaetoceros abnormis* (0,63).

Os traços funcionais atribuídos às espécies indicadoras dos setores revelaram que 65,75% das espécies são solitárias, 31,51% coloniais e 2,74% apresentaram tipo de organização celular cenobial. Quanto a presença de flagelo, apenas 4,11% dos táxons são flagelados. Em relação a estrutura celular, 86,30% das espécies possuem exoesqueleto silicoso. A dimensão linear máxima das espécies (DLM) mostrou que a maior porcentagem dos táxons (30,14%) possui tamanhos entre 40 e 80 μm . Já as espécies com dimensões entre 20 e 40 μm e maiores que 150 μm , apresentaram porcentagem de contribuição iguais, representando 20,55% dos táxons cada classe. As espécies com dimensão entre 80 e 150 μm representaram 15,07% do total de espécies indicadoras enquanto as espécies menores que 20 μm representaram a menor parcela, com 13,70% das espécies.

Quanto ao habitat, a maioria das espécies indicadoras têm preferência por ambientes marinhos (63,01%), seguido por ambientes limnéticos (28,77%) e por fim

ambientes salobros e/ou ampla salinidade (8,22%). Cerca de 6,85% das espécies indicadoras possuem capacidade de formar florações e 12,33% são potencialmente tóxicas.

A análise de redundância (Figura 9) explicou 51,40% da variabilidade dos dados, com uma porcentagem de explicação ajustada de 48,69% ($p=0,001$), selecionando oito variáveis ambientais que melhor explicaram o modelo, onde apenas o eixo 1 foi significativo ($p=0,001$).

As espécies de tamanho $<20 \mu\text{m}$, coloniais, potencialmente tóxicas, formadoras de florações e que possuem preferência por ambientes marinhos, salobros e gama completa de salinidade estiveram diretamente relacionadas às concentrações de clorofila a , silicato dissolvido, MPS e ao gradiente de salinidade associados aos setores costeiro e estuarino.

As espécies com preferência por ambientes limnéticos, solitárias, cenobiais, flageladas e de tamanho $> 40 \mu\text{m}$ foram relacionadas as concentrações dos compostos nitrogenados (NID), ortofosfato, oxigênio dissolvido e maior profundidade da zona fótica presente no setor limnético.

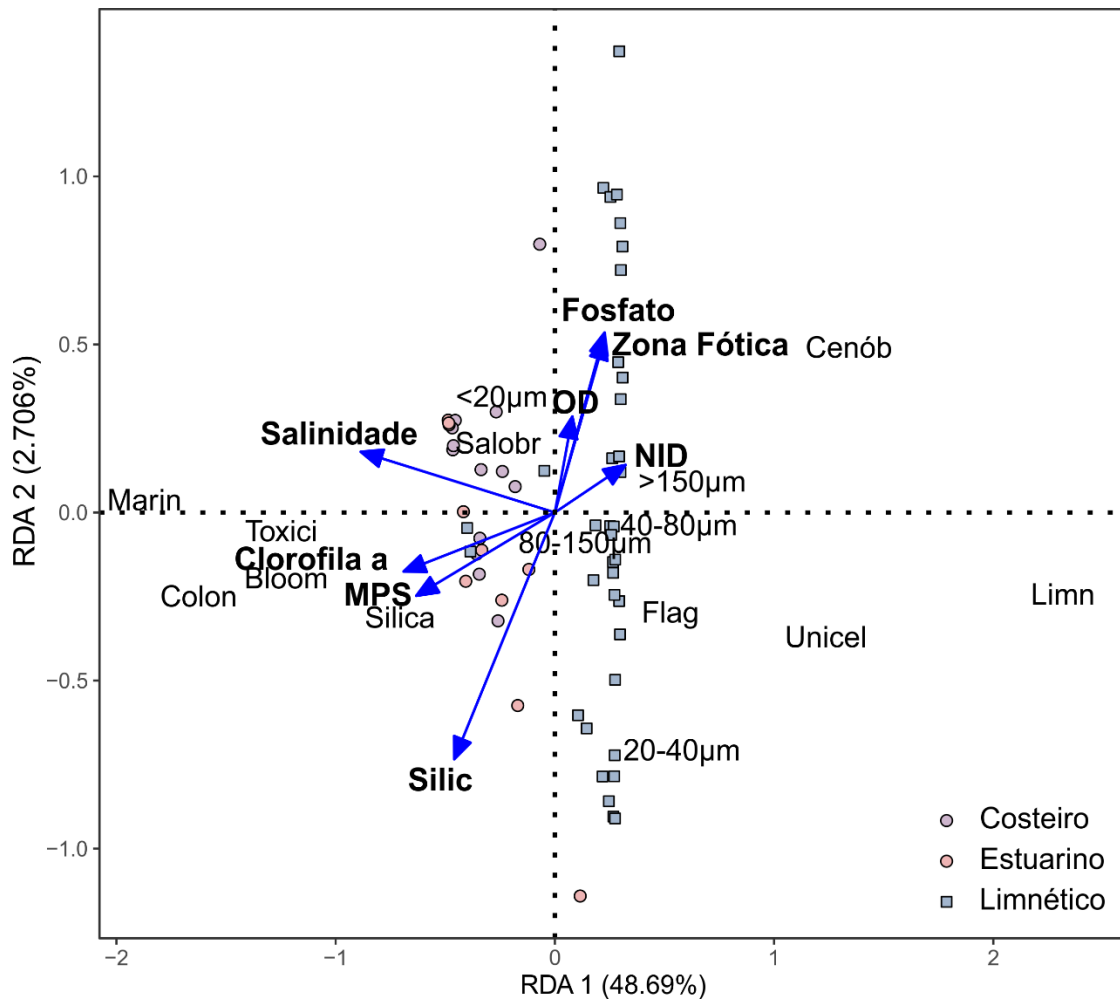


Figura 7. Análise de redundância mostrando a relação das variáveis ambientais sobre os traços funcionais das espécies indicadoras do contínuo mar-rio, Parque Nacional dos Lençóis Maranhenses. Toxicidade=potencial a toxicidade; Bloom=capacidade de formar florações; Flag=presença de flagelo; Silica= estrutura de exoesqueleto silicoso; Colon=colonial; Unicel=célula solitária; Cenób=cenobial; Marin=preferência por ambientes marinhos; Limn=preferência por ambientes limnéticos; Salobr=preferência por ambientes salobros/gama completa de salinidade; NID=nitrogênio inorgânico dissolvido (nitrito+nitrato+amônia).

3.4. Diversidade beta vs heterogeneidade ambiental

A diversidade beta total do contínuo mar-rio foi elevada (0,88). O SE apresentou maior beta diversidade (0,59) comparada a SL (0,51) e SC (0,44). O particionamento da diversidade beta revelou que a dispersão total entre os organismos fitoplantônicos dos diferentes setores esteve relacionada principalmente a rotatividade de espécies (0,87) e somente uma pequena parcela esteve associada ao aninhamento (0,02). Observou-se que houve maior substituição de espécies entre a combinação SC + SL (0,95) e entre SE + SL (0,84). A substituição foi menor entre SC + SE (0,53), havendo maior homogeneização da comunidade entre estes locais (Figura 8).

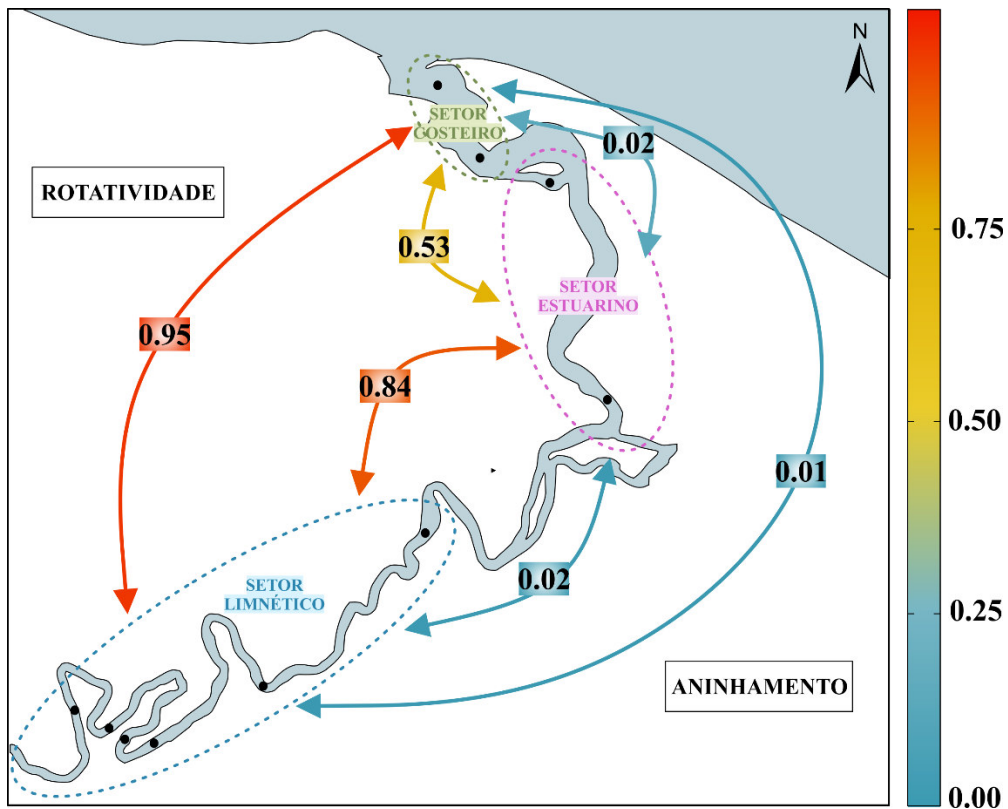


Figura 8. Valores do particionamento da diversidade beta: rotatividade e aninhamento da combinação entre os setores costeiro, estuarino e limnético do contínuo mar-rio, Parque Nacional dos Lençóis Maranhenses.

O teste de Mantel mostrou que a heterogeneidade ambiental se relaciona com a diversidade beta de maneira significativa ($p < 0,001$, $r = 0,73$; Figura 7-A). As variáveis ambientais que se relacionaram fortemente com a diversidade beta foram salinidade, pH e turbidez ($p < 0,001$, $r > 0,50$; Figura 7 – B, D e F). Temperatura, SPM, Clorofila *a* e nutrientes dissolvidos também foram relacionados a dispersão da comunidade ($p < 0,05$; Figura 7 – C, E, G, H e I).

O teste mostrou também que a distância espacial da área estudada também exerce forte influência na diversidade beta ($p < 0,001$, $r = 0,80$), o que nos leva a inferir que quanto maior a distância espacial, maior a diversidade beta, havendo elevada substituição de espécies principalmente por conta da heterogeneidade ambiental que também é aumentada.

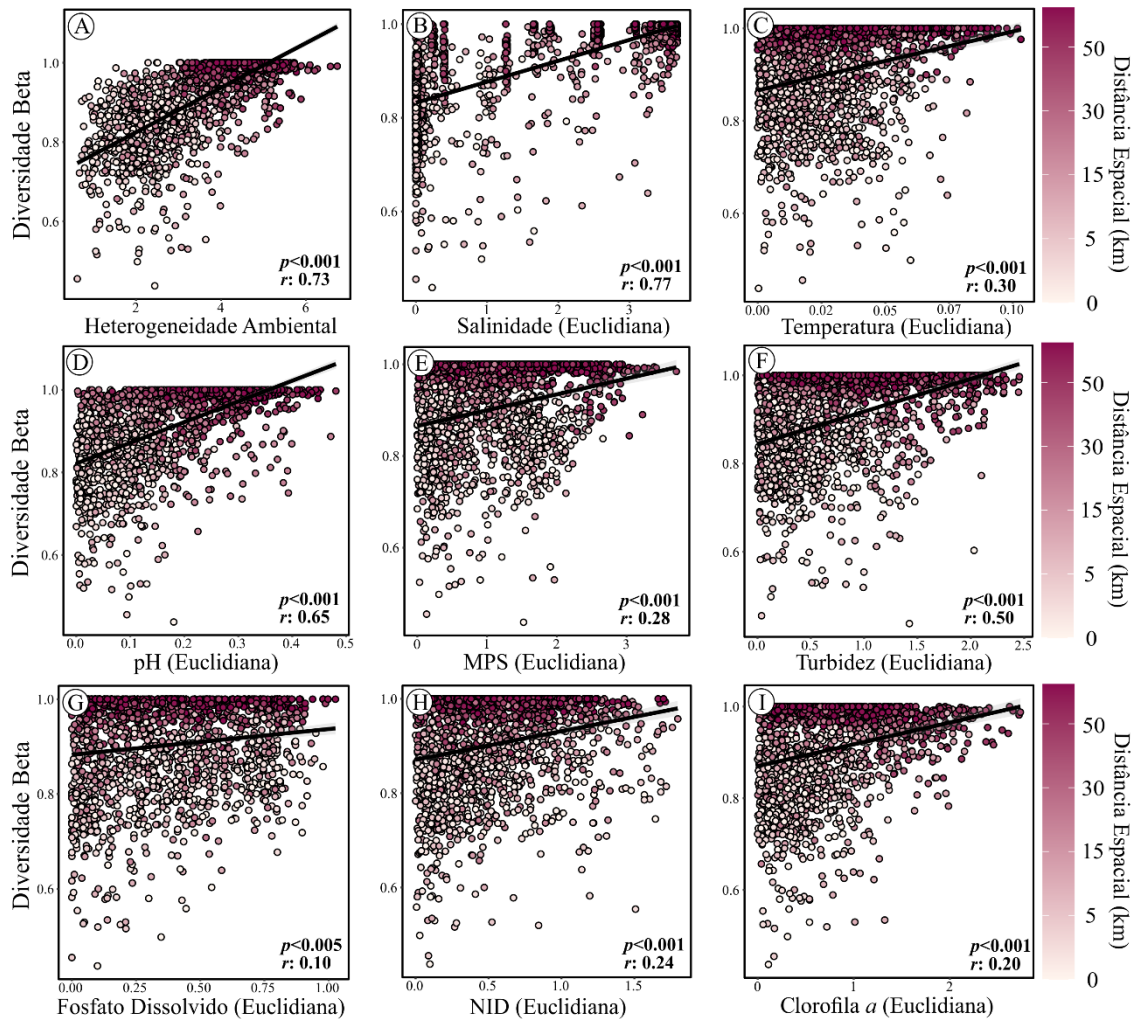


Figura 9. Relação entre diversidade beta e heterogeneidade ambiental (A) salinidade (B), temperatura (C), pH (D), material particulado em suspensão - MPS (E), turbidez (F), ortofosfato dissolvido (G), nitrogênio inorgânico dissolvido – NID (H) e Clorofila a (I) no contínuo mar-rio, Parque Nacional dos Lençóis Maranhenses.

4. Discussão

O contínuo mar-rio tropical foi caracterizado por uma heterogeneidade espacial acentuada, regida principalmente por gradientes de salinidade, temperatura e turbidez, além de nitrogênio inorgânico e silicato dissolvidos que atribuíram características únicas a cada setor. Essa variabilidade ambiental se deve ao fluxo do rio que é o principal influenciador da circulação estuarina, regendo a dinâmica temporal e espacial das variáveis físicas e químicas em ecossistemas de mesomárés (Q. Liu et al., 2022; W. Liu et al., 2022) e contribuindo para a variabilidade do padrão de salinidade (Haddout et al., 2018). Na margem equatorial brasileira, Costa e Cutrim (2021) realizaram um estudo em um estuário tropical de mesomárés, demonstrando que a influência dos ciclos de marés é pouco evidente, e que o fluxo do rio foi o principal influenciador da dinâmica estuarina.

A heterogeneidade espacial das variáveis físicas e químicas refletiu na heterogeneidade biológica, isso porque a estrutura e dinâmica da comunidade são influenciadas pela combinação e interações entre fatores físicos, químicos e biológicos no ambiente (Hoang et al., 2018) no qual a salinidade é um dos parâmetros chave juntamente com os nutrientes para a regulação da abundância fitoplanctônica e comunidades de espécies (Bharathi et al., 2022). Dessa forma, o gradiente ambiental definiu a presença dos grupos fitoplanctônicos em cada setor do contínuo mar-rio.

No geral, o fitoplâncton apresentou heterogeneidade espacial expressiva, sendo constituído principalmente pelo grupo das diatomáceas, que representou mais de 60% da composição taxonômica total. Nos setores com características oligohalina a euhalina, a abundância dos táxons foi elevada, cuja dominância de diatomáceas e a ocorrência florações dessas espécies cosmopolitas no setor estuarino contribuiu para a menor diversidade alfa neste mesmo local. Srichandan et al. (2019) também observaram esta relação entre diversidade e ocorrência de florações em um ecossistema tropical da Índia, o qual o aumento da dominância de determinada espécie favoreceu a diminuição da diversidade da comunidade.

Além do grupo Bacillariophyta, os grupos Miozoa, Cyanobacteria e Chlorophyta ocorreram ao longo de todos os setores. Já os grupos Rhodophyta e Ochrophyta foram exclusivos do SE e, segundo Yoon et al. (2016) e van Vuuren et al. (2022), esses grupos podem ser encontrados em diversos tipos de ambientes, incluindo estuários, já que possuem elevada diversidade filogenética devido à ampla tolerância ambiental. Os grupos Charophyta e Euglenozoa apresentaram preferência pelos setores de menor salinidade (SE e SL). Meurer et al. (2020) observaram que a maior transparência da água foi o melhor preditor da ocorrência de carófitas que, em nosso estudo, apresentaram-se em maior número no setor limnético, onde houve maior profundidade da zona fótica e menores valores de turbidez e MPS comparado aos setores costeiro e estuarino.

4.1. Florações esporádicas e recorrentes associadas a variabilidade ambiental

Ao longo do contínuo mar-rio foram observadas florações esporádicas e recorrentes de espécies pertencentes aos grupos Bacillariophyta e Cyanobacteria. Em SC e SE ocorreram florações de duas espécies de diatomáceas, *Skeletonema costatum* e *Asterionellopsis glacialis*, setores nos quais as concentrações de nutrientes e valores de temperatura foram maiores durante o período chuvoso. Segundo Balci e Balkis (2017) o crescimento excessivo de diatomáceas pode ser observado sazonalmente à medida que a

população aumenta em relação às mudanças nas variáveis ambientais, como temperatura da água e disponibilidade de nutrientes.

As florações recorrentes de *S. costatum* são comumente observadas em ecossistemas tropicais brasileiros (Schaeffer-Novelli et al., 1990; Melo-Magalhães et al., 2009; Barrera-Alba e Moser., 2016; Santos et al., 2017; Affe et al., 2021; Sá et al., 2021). Em nosso estudo essas florações ocorreram durante os dois períodos sazonais (chuvoso e estiagem) ao longo dos setores costeiro e estuarino do contínuo mar-rio, estando associado a maior disponibilidade de fósforo e irradiância na superfície (Shikata et al., 2008).

A floração pontual da espécie prejudicial (HAB) não tóxica *A. glacialis* ocorreu no setor estuarino durante o período chuvoso, o qual houve maior concentração de nitrato e menor salinidade neste período. Variações de salinidade e aumento na concentração desse composto nitrogenado são fatores chave para a floração dessa espécie (Sahu et al., 2022). Segundo Padhi et al. (2021) essa proliferação pode ser intensificada pela ação dos ventos na camada superficial propiciando o acúmulo de células e a reposição de nutrientes, o que pode ocasionar eventos de hipoxia (Nassar et al., 2016; Mohamed, 2018).

Além do crescimento excessivo dessas diatomáceas, também ocorreram florações esporádicas das cianobactérias *Merismopedia tenuissima* e *Anagnostidinium amphibium* no setor limnético durante a estiagem, setor no qual foram registradas maior temperatura e profundidade da zona fótica. Sugere-se que *A. amphibium* pode se aclimatar facilmente às mudanças na luminosidade e temperatura próxima aos 30°C, valor ideal para seu crescimento (Jodłowska e Latała, 2013). Em regiões tropicais, onde há temperaturas mais elevadas, esse crescimento excessivo pode trazer riscos ao meio ambiente e a saúde humana, já que essa espécie está relacionada a produção de saxitoxinas neurotóxicas (Borges et al., 2015).

4.2. Diversidade beta versus heterogeneidade ambiental

A diversidade beta do contínuo mar-rio foi elevada e o seu particionamento revelou que a rotatividade (ou seja, substituição) de espécies foi o seu componente majoritário. Yang et al. (2018) também observaram essa dominância da rotatividade na dinâmica da comunidade fitoplanctônica de um estuário tropical, sugerindo que as espécies sejam selecionadas em função das condições ambientais de uma maneira relativamente mais forte.

A diversidade beta apresentou forte relação com a distância geográfica do local de estudo, considerada de pequena escala (aproximadamente 53 km). Virta et al. (2020) afirmam que, em função de uma curta distância e do fluxo contínuo de água, é presumível que os processos determinísticos (ou seja, filtragem ambiental) provavelmente controlem a diversidade beta. No entanto, existem outros processos que podem interferir na diversidade beta, como por exemplo, limitação de dispersão, que geralmente atua com mais força em grandes escalas espaciais. Apesar disso, a dispersão pode ter um papel distinto sobre a comunidade também em escalas espaciais menores comparadas às escalas globais ou intercontinentais típicas de estudos biogeográficos (Graco-Roza et al., 2020).

A heterogeneidade ambiental esteve diretamente relacionada à diversidade beta. Heino et al. (2015) afirmam que essa relação é esperada, já que o aumento da heterogeneidade ambiental faz com que haja um aumento na variedade de condições ambientais as quais as espécies estão adaptadas. Esta afirmativa corrobora com o nosso resultado, marcado por essa relação direta e forte ($r > 0,70$), e por uma maior substituição de táxons entre SC e SL, que possuem salinidade distinta. Yang et al. (2018) afirmam que a salinidade pode tender a atuar como uma barreira osmótica impedindo a colonização por espécies de água doce. Dessa forma, a elevada rotatividade de espécies foi refletida por uma heterogeneidade ambiental marcante, e a salinidade atuou como um forte filtro ambiental que rege a estrutura e dinâmica da comunidade.

As características funcionais do fitoplâncton podem trazer respostas sobre a dispersão dessas espécies e suas respostas às condições ambientais (Lansac-Tôha et al., 2019). Em nosso estudo, ocorreu uma menor taxa de rotatividade entre SC e SE, podendo estar relacionada a maior capacidade de dispersão das diatomáceas de menor tamanho, que foram dominantes nesses setores. Isso pode ter ocorrido porque as diatomáceas são tipicamente controladas de forma relativamente forte por fatores locais e geralmente exibem processos de dispersão estocásticos eficientes tanto em pequena quanto em grande escala (Soininen e Teittinen, 2019), e o seu menor tamanho facilita sua dispersão de maneira passiva (Padisák et al., 2016).

4.3. Heterogeneidade ambiental versus traços funcionais das espécies indicadoras

O gradiente espacial das variáveis ambientais resultou na seleção de diferentes táxons indicadores do contínuo mar-rio. A heterogeneidade espacial marcante bem como a alta rotatividade do fitoplâncton, evidenciada pelo particionamento da diversidade beta, fez com que as espécies fossem selecionadas como indicadores confiáveis. A acentuada

heterogeneidade ambiental no contínuo funcionou como um filtro que contribuiu para a seleção das espécies indicadoras de cada setor. Thompson e Fronhofer (2019) afirmam que a dispersão possibilita a ocupação das espécies em nichos que se enquadrem na faixa de condições iniciais da metacomunidade, e sua elevada taxa de rotatividade permite a seleção de bons indicadores, o que auxilia na compreensão das mudanças ambientais que ocorrem no ecossistema (Santana et al., 2018).

Apesar da dominância de diatomáceas como indicadoras do SC, esse local de característica euhalina favoreceu também a abundância e ocorrência da espécie de dinoflagelado *Prorocentrum micans* que apresentou maior valor indicador e elevada exclusividade nesse setor. Fatah et al. (2022) observaram que aumentos de temperatura e salinidade propiciam a formação de florações não tóxicas da espécie, o que pode favorecer a depleção de oxigênio e o consequente prejuízo ao estoque pesqueiro de bivalves e peixes (Nunes et al., 2019, Tillmann et al., 2019), e a consequente redução da biodiversidade.

No SE, as espécies de maior valor indicador foram as diatomáceas cêntricas *S. costatum* e *Coscinodiscus rothii*. Patrick e Palavage (1994) mostraram que a espécie nerítica *C. rothii* é tolerante à poluição, estando relacionada diretamente com turbidez e concentrações de amônio e ortofosfato (Nguyen e Truong, 2020). Nesse setor, as concentrações de ortofosfato estiveram entre 0,01 e 1,31 $\mu\text{mol L}^{-1}$ e a turbidez foi elevada, chegando a 28,70 NTU.

Em SL as espécies indicadoras foram de três grupos diferentes: Bacillariophyta, Charophyta e Chlorophyta. A diatomácea penada *Frustulia saxonica* foi a espécie de maior valor indicador e, segundo Salomoni et al. (2006) essa espécie apresenta ampla tolerância à contaminação orgânica e sua dispersão é limitada por variações de pH e condutividade estando relacionada a maior disponibilidade de ortofosfato (Rondón e Aragón, 2018). Em nosso estudo, a maior disponibilidade desse nutriente foi observada nesse mesmo setor, variando de 0,06 a 1,82 $\mu\text{mol L}^{-1}$.

A atribuição de traços funcionais a essas espécies indicadoras é importante já que fornece uma base que ajuda a entender a estrutura e dinâmica da comunidade (Edwards et al., 2012), além de servirem como ferramenta eficaz de identificação da qualidade da água (Frau et al., 2019). Essas características funcionais foram associadas às variáveis ambientais. Nos SC e SE, os táxons exibiram uma característica que os tornam capazes de permanecer na camada superior da coluna d'água e ao favorecimento de florações, que é a formação de colônias. Essas espécies utilizam essa estratégia como uma ferramenta

de diminuição da taxa de afundamento com o propósito de aumentar a assimilação de nutrientes na superfície em condições turbulentas (Smayda, 1983).

As espécies solitárias representaram mais de 60% das espécies indicadoras e tiveram preferência pelo SL, estando relacionadas a maior profundidade da zona fótica e elevadas concentrações de ortofosfato, oxigênio dissolvido e DIN. As indicadoras de dimensão linear máxima (MLD) superior a 40 μm também foram associadas as estas variáveis. Segundo Beardall et al. (2008), estes organismos solitários e de grande tamanho contribuem significativamente para a biomassa e produtividade de ecossistemas aquáticos já que, com o aumento do tamanho celular, a clorofila intracelular diminui, evitando assim a captura ineficiente da radiação fotossinteticamente ativa (Agustí, 1991; Kirk, 2011). Essa diminuição da clorofila intracelular pode explicar as menores concentrações de clorofila a no SL, sendo assim, impossível mensurar o nível de produtividade somente com a avaliação deste parâmetro.

Mittal e Risco-Martín (2017) demonstraram em simulações numéricas que o tamanho celular tem impactos complexos na dinâmica fitoplâncton-nutriente, e o aumento do tamanho é capaz de causar a diminuição da abundância do fitoplâncton. Essa afirmativa corrobora com nosso estudo, já que as espécies de maior dimensão linear máxima foram encontradas em SL, o qual possui maior concentração de nutrientes e menor abundância de espécies. Portanto, o tamanho da célula pode ter relação com a formação de florações principalmente em SC e SE, setores com predominância de espécies com DLM < 20 μm e capacidade de formar florações.

5. Conclusão

A heterogeneidade ambiental, juntamente com o gradiente espacial funcionaram como filtros que influenciaram na estrutura e dinâmica da comunidade. A heterogeneidade espacial foi importante na seleção de espécies indicadoras e na diversidade beta. A salinidade atuou como um forte filtro ambiental, juntamente com o pH, turbidez, temperatura, NID e ortofosfato, exercendo funções de destaque na associação entre diversidade beta e heterogeneidade ambiental, além de apresentarem relações importantes com os traços funcionais das espécies indicadoras. Foram observadas florações pontuais e recorrentes que estiveram associadas às variações espaço-temporais das condições ambientais, onde a floração da espécie tóxica *A. amphibium* deve ser monitorada principalmente durante a estiagem, quando existem condições de maior temperatura e luminosidade em ecossistemas tropicais.

Dessa forma, o estudo evidenciou a dinâmica da comunidade e suas respostas à heterogeneidade ambiental, demonstrando que uma possível diminuição da diversidade beta pode fazer com que ocorra a homogeneização da comunidade, indicando possível redução da qualidade ambiental. Além disso, incorporar informações sobre estrutura da comunidade, especialmente sobre seus traços funcionais, faz com que as influências desses filtros ambientais possam ser observadas com maior detalhamento, favorecendo a identificação de espécies e locais prioritários para a conservação e monitoramento da biodiversidade em ecossistemas tropicais.

Referências

- Affe, H. M. de J., Conceição, L. P., Rocha, D. S. B., Proença, L. A. de O., & Nunes, J. M. de C. (2021). Phytoplankton community in a tropical estuarine gradient after an exceptional harmful bloom of *Akashiwo sanguinea* (Dinophyceae) in the Todos os Santos Bay. *Ocean and Coastal Research*, 69. <https://doi.org/10.1590/2675-2824069.20-004hmdja>.
- Agustí, S. (1991). Allometric Scaling of Light Absorption and Scattering by Phytoplankton Cells. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 48(5), 763–767. <https://doi.org/10.1139/f91-091>.
- Anderson, M. J., & Walsh, D. C. I. (2013). PERMANOVA, ANOSIM, and the Mantel test in the face of heterogeneous dispersions: What null hypothesis are you testing? *Ecological Monographs*, 83(4), 557–574. <https://doi.org/10.1890/12-2010.1>.
- Anderson, M.J. (2005). Distance-Based Tests for Homogeneity of Multivariate Dispersions. *Biometrics*, 62(1), 245–253. <https://doi.org/10.1111/j.1541-0420.2005.00440.x>.
- Balci, M., & Balkis, N. (2017). Assessment of phytoplankton and environmental variables for water quality and trophic state classification in the Gemlik Gulf, Marmara Sea (Turkey). *Marine Pollution Bulletin*, 115(1–2), 172–189. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2016.12.007>.
- Barrera-Alba, J. J., & Moser, G. A. O. (2016). Short-term response of phytoplankton community to over-enrichment of nutrients in a well-preserved sub-tropical estuary. *Brazilian Journal of Oceanography*, 64(2), 191–196. <https://doi.org/10.1590/s1679-87592016115406402>.
- Barros, C. F. de A., Santos, A. M. M. dos, & Barbosa, F. A. R. (2013). Phytoplankton diversity in the middle Rio Doce lake system of southeastern Brazil. *Acta Botanica Brasilica*, 27(2), 327–346. <https://doi.org/10.1590/s0102-33062013000200009>.
- 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>.
- Beardall, J., Allen, D., Bragg, J., Finkel, Z. V., Flynn, K. J., Quigg, A., Rees, T. A. V., Richardson, A., & Raven, J. A. (2008). Allometry and stoichiometry of unicellular, colonial and multicellular phytoplankton. *New Phytologist*, 181(2), 295–309. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02660.x>.
- Bharathi, M. D., Venkataramana, V., & Sarma, V. V. S. S. (2022). Phytoplankton community structure is governed by salinity gradient and nutrient composition in the tropical estuarine system. *Continental Shelf Research*, 234, 104643. <https://doi.org/10.1016/j.csr.2021.104643>.
- Bhavya, P. S., Kim, B. K., Jo, N., Kim, K., Kang, J. J., Lee, J. H., Lee, D., Lee, J. H., Joo, H., Ahn, S. H., Kim, Y., Min, J.-O., Kang, M. G., Yun, M. S., Kang, C. K., & Lee, S. H. (2018). A Review on the Macromolecular Compositions of Phytoplankton and the

Implications for Aquatic Biogeochemistry. *Ocean Science Journal*, 54(1), 1–14. <https://doi.org/10.1007/s12601-018-0061-8>.

Borges, H. L. F., Branco, L. H. Z., Martins, M. D., Lima, C. S., Barbosa, P. T., Lira, G. A. S. T., Bittencourt-Oliveira, M. C., & Molica, R. J. R. (2015). Cyanotoxin production and phylogeny of benthic cyanobacterial strains isolated from the northeast of Brazil. *Harmful Algae*, 43, 46–57. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2015.01.003>.

Borges, P. A. F., & Train, S. (2009). Phytoplankton diversity in the Upper Paraná River floodplain during two years of drought (2000 and 2001). *Brazilian Journal of Biology*, 69(2 suppl), 637–647. <https://doi.org/10.1590/s1519-69842009000300018>.

Caspers, H. (1965). Uehlinger, Verena: Étude statistique des méthodes de dénombrement planctonique. *Archives des Sciences, Soc. de Phys. et d'Hist. nat. de Genève*, Vol. 17, fasc. 2, 1964: 121–233. *Internationale Revue Der Gesamten Hydrobiologie Und Hydrographie*, 50(3), 471–471. <https://doi.org/10.1002/iroh.19650500319>.

Cavalcanti, L.F., Azevedo-Cutrim, A. C. G., Oliveira, A. L. L., Furtado, J. A., Araújo, B. de O., Sá, A. K. D.-S., Ferreira, F. S., Santos, N. G. R., Dias, F. J. S., & Cutrim, M. V. J. (2018). Structure of microphytoplankton community and environmental variables in a macrotidal estuarine complex, São Marcos Bay, Maranhão - Brazil. *Brazilian Journal of Oceanography*, 66(3), 283–300. <https://doi.org/10.1590/s1679-87592018021906603>.

Cavalcanti, L.F., Cutrim, M. V. J., Lourenço, C. B., Sá, A. K. D. S., Oliveira, A. L. L., & de Azevedo-Cutrim, A. C. G. (2020). Patterns of phytoplankton structure in response to environmental gradients in a macrotidal estuary of the Equatorial Margin (Atlantic coast, Brazil). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 245, 106969. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2020.106969>.

Cavalcanti, L. F., Cutrim, M. V., Maciel, C. C., Sá, A. K. D. D. S., Azevedo-Cutrim, A. C., Santos, T. P., & Cruz, Q. S. D. (2022). Application of multiple indices to the evaluation of trophic and ecological status in a tropical macrotidal estuary (Equatorial Margin, Brazil). *Chemistry and Ecology*, 1-23. <https://doi.org/10.1080/02757540.2021.2023509>.

Clarke, K.R.; Gorley, R.N. (2006) *PRIMER v6: User Manual/Tutorial* (Plymouth Routines in Multivariate Ecological Research). PRIMER-E, Plymouth.

Costa, D. dos S., & Cutrim, M. V. J. (2021). Spatial and seasonal variation in physicochemical characteristics and phytoplankton in an estuary of a tropical delta system. *Regional Studies in Marine Science*, 44, 101746. <https://doi.org/10.1016/j.rsma.2021.101746>.

Cutrim, M. V. J., Ferreira, F. S., Duarte dos Santos, A. K., Cavalcanti, L. F., Araújo, B. de O., de Azevedo-Cutrim, A. C. G., Furtado, J. A., & Oliveira, A. L. L. (2019). Trophic state of an urban coastal lagoon (northern Brazil), seasonal variation of the phytoplankton community and environmental variables. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 216, 98–109. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2018.08.013>.

Da Silva, I. G., Pelicice, F. M., Rodrigues, L. C. (2020). Loss of phytoplankton functional and taxonomic diversity induced by river regulation in a large tropical river. *Hydrobiologia*, 847(16), 3471–3485. <https://doi.org/10.1007/s10750-020-04355-2>.

- Davies, J. L. (1964). A morphogenic approach to world shorelines. *Zeitschrift Für Geomorphologie*, 8(5), 127–142. <https://doi.org/10.1127/zfg/mortensen/8/1964/127>.
- De Cáceres, M., Legendre, P., Wisser, S. K., & Brotons, L. (2012). Using species combinations in indicator value analyses. *Methods in Ecology and Evolution*, 3(6), 973–982. Portico. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210x.2012.00246.x>.
- Dos Santos, A. L. S., Borges, H. P., Silva Junior, C. H. L., Piedade Junior, R. N., & da Silva Bezerra, D. (2019). Modelling Dunes from Lençóis Maranhenses National Park (Brazil): Largest dune field in South America. *Scientific Reports*, 9(1). <https://doi.org/10.1038/s41598-019-43735-0>.
- Dufrêne, M., & Legendre, P. (1997). Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological monographs*, 67(3), 345–366. [https://doi.org/10.1890/0012-9615\(1997\)067\[0345:SAAIST\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9615(1997)067[0345:SAAIST]2.0.CO;2).
- Edwards, K. F., Litchman, E., & Klausmeier, C. A. (2012). Functional traits explain phytoplankton community structure and seasonal dynamics in a marine ecosystem. *Ecology Letters*, 16(1), 56–63. <https://doi.org/10.1111/ele.12012>.
- Fatah, H. M. A. El, Ali, D. M., Ibrahim, M. (2022). Seasonal dynamics and ecological drivers of *Proocentrum micans* Ehrenberg dinoflagellate blooms in Qarun Lake, Egypt. *The Egyptian Journal of Aquatic Research*. <https://doi.org/10.1016/j.ejar.2022.07.001>.
- Frankovich, T. A., Gaiser, E. E., Zieman, J. C., & Wachnicka, A. H. (2006). Spatial and temporal distributions of epiphytic diatoms growing on *Thalassia testudinum* Banks ex König: relationships to water quality. *Hydrobiologia*, 569(1), 259–271. <https://doi.org/10.1007/s10750-006-0136-x>.
- Frau, D., Medrano, J., Calvi, C., & Giorgi, A. (2019). Water quality assessment of a neotropical pampean lowland stream using a phytoplankton functional trait approach. *Environmental Monitoring and Assessment*, 191(11). <https://doi.org/10.1007/s10661-019-7849-6>.
- Gering, J. C., Crist, T. O., & Veech, J. A. (2003). Additive Partitioning of Species Diversity across Multiple Spatial Scales: Implications for Regional Conservation of Biodiversity. *Conservation Biology*, 17(2), 488–499. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2003.01465.x>.
- Graco-Roza, C., Santos, J. B. O., Huszar, V. L. M., Domingos, P., Soininen, J., & Marinho, M. M. (2020). Downstream transport processes modulate the effects of environmental heterogeneity on riverine phytoplankton. *Science of The Total Environment*, 703, 135519. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.135519>.
- Grasshoff, K., Kremling, K., & Ehrhardt, M. (Eds.). (1999). *Methods of Seawater Analysis*. <https://doi.org/10.1002/9783527613984>.
- Guiry, M.D., Guiry, G.M. (2022). *AlgaeBase*. World-wide electronic publication. National University of Ireland, Galway. <https://www.algaebase.org>.
- Haddout, S., Baimik, I., Maslouhi, A., Igouzal, M., Magrane, B., & Marah, H. (2018 ou 2019?). The influence of spring and neap tide on salt intrusion and stratification in Sebou

estuary (Morocco). *International Journal of River Basin Management*, 17(1), 131–142. <https://doi.org/10.1080/15715124.2018.1476365>.

Heino, J., Melo, A. S., & Bini, L. M. (2015). Reconceptualising the beta diversity-environmental heterogeneity relationship in running water systems. *Freshwater Biology*, 60(2), 223–235. <https://doi.org/10.1111/fwb.12502>.

Hijmans, R. J. (2021). Introduction to the "geosphere" package (Version 1.5-14). Available online: <https://rdr.io/cran/geosphere/>. Acessado em Agosto de 2021.

Hoang, H. T. T., Duong, T. T., Nguyen, K. T., Le, Q. T. P., Luu, M. T. N., Trinh, D. A., Le, A. H., Ho, C. T., Dang, K. D., Némery, J., Orange, D., & Klein, J. (2018). Impact of anthropogenic activities on water quality and plankton communities in the Day River (Red River Delta, Vietnam). *Environmental Monitoring and Assessment*, 190(2). <https://doi.org/10.1007/s10661-017-6435-z>.

Ito, T. (1959). The Venice system for the classification of marine waters according to salinity: Symposium on the classification of brackish waters, Venice, 8-14 April 1958. *Japanese Journal of Limnology (Rikusuigaku Zasshi)*, 20(3), 119–120. <https://doi.org/10.3739/rikusui.20.119>.

Jodłowska, S., & Latała, A. (2013). Combined effects of light and temperature on growth, photosynthesis, and pigment content in the mat-forming cyanobacterium *Geitlerinema amphibium*. *Photosynthetica*, 51(2), 202–214. <https://doi.org/10.1007/s11099-013-0019-0>.

Karydis, M., Tsirtsis, G. (1996). Ecological indices: a biometric approach for assessing eutrophication levels in the marine environment. *Science of The Total Environment*, 186(3), 209–219. [https://doi.org/10.1016/0048-9697\(96\)05114-5](https://doi.org/10.1016/0048-9697(96)05114-5).

Kirk, J. (2011). The nature of the underwater light field. In: *Light and Photosynthesis in Aquatic Ecosystems* (pp. 153-198). Cambridge: Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9781139168212.008>.

Koroleff, F. (1983) In: Grasshoff, K., Ehrhardt, M., & Kremling, K. (Eds). (1999). *Methods of seawater analysis*, 2nd edn. Verlag Chemie, Weinheim, pp 125–187. <https://doi.org/10.1002/9783527613984>.

Kruk, C., Peeters, E. T. H. M., Van Nes, E. H., Huszar, V. L. M., Costa, L. S., & Scheffer, M. (2010). Phytoplankton community composition can be predicted best in terms of morphological groups. *Limnology and Oceanography*, 56(1), 110–118. Portico. <https://doi.org/10.4319/lo.2011.56.1.0110>.

Kruk, C., Piccini, C., Devercelli, M., Nogueira, L., Accattatis, V., Sampognaro, L., & Segura, A. M. (2021). A trait-based approach predicting community assembly and dominance of microbial invasive species. *Oikos*, 130(4), 571–586. Portico. <https://doi.org/10.1111/oik.07694>.

Lansac-Tôha, F. M., Heino, J., Quirino, B. A., Moresco, G. A., Peláez, O., Meira, B. R., Rodrigues, L. C., Jati, S., Lansac-Tôha, F. A., & Velho, L. F. M. (2019). Differently dispersing organism groups show contrasting beta diversity patterns in a dammed

subtropical river basin. *Science of The Total Environment*, 691, 1271–1281. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.07.236>.

Legendre, P., & Gallagher, E. D. (2001). Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia*, 129(2), 271–280. <https://doi.org/10.1007/s004420100716>.

Legendre, P., Fortin, M., & Borcard, D. (2015). Should the Mantel test be used in spatial analysis? *Methods in Ecology and Evolution*, 6(11), 1239–1247. Portico. <https://doi.org/10.1111/2041-210x.12425>.

Liu, Q., Xue, H., Chai, F., Wang, Z., Chao, Y., Rao, S., Zhang, H., & Zhang, Y. (2022a). How winds and river discharge affect circulation in a mesotidal estuary, San Francisco Bay, USA. <https://doi.org/10.31223/x5rp85>.

Liu, W.-C., Liu, H.-M., & Huang, W.-C. (2022b). Flood–Ebb and Discharge Variations in Observed Salinity and Suspended Sediment in a Mesotidal Estuary. *Standards*, 2(2), 209–225. <https://doi.org/10.3390/standards2020016>.

Livingston, R. J. (2007). Phytoplankton Bloom Effects On A Gulf Estuary: Water Quality Changes And Biological Response. *Ecological Applications*, 17(sp5), S110–S128. <https://doi.org/10.1890/05-0769.1>.

Matos, J. B., Oliveira, S. M. O. D., Pereira, L. C. C., & Costa, R. M. D. (2016). Structure and temporal variation of the phytoplankton of a macrotidal beach from the Amazon coastal zone. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 88(3), 1325–1339. <https://doi.org/10.1590/0001-3765201620150688>.

Melo-Magalhães, E. M., Medeiros, P. R. P., Lira, M. C. A., Koenig, M. L., & Moura, A. N. (2009). Determination of eutrophic areas in Mundaú/Manguaba lagoons, Alagoas-Brazil, through studies of the phytoplanktonic community. *Brazilian Journal of Biology*, 69(2), 271–280. <https://doi.org/10.1590/s1519-69842009000200006>.

Meurer, T., Mormul, R. P., & Bueno, N. C. (2020). Environmental predictors of charophytes in a subtropical reservoir. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 32. <https://doi.org/10.1590/s2179-975x1118>.

Mittal, S., & Risco-Martín, J. L. (2017). Simulation-Based Complex Adaptive Systems. *Guide to Simulation-Based Disciplines*, 127–150. https://doi.org/10.1007/978-3-319-61264-5_6.

Mohamed, Z. A. (2018). Potentially harmful microalgae and algal blooms in the Red Sea: Current knowledge and research needs. *Marine Environmental Research*, 140, 234–242. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2018.06.019>.

Moura, A. do N., Dantas, Ê. W., Bittencourt-Oliveira, M. do C. (2007). Structure of the phytoplankton in a water supply system in the State of Pernambuco - Brazil. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 50(4), 645–654. <https://doi.org/10.1590/s1516-89132007000400010>.

Nabout, J. C., de Nogueira, I. S., de Oliveira, L. G., & Morais, R. R. (2006). Phytoplankton diversity (alpha, beta, and gamma) from the Araguaia River tropical

floodplain lakes (central Brazil). *Hydrobiologia*, 575(1), 455–461. <https://doi.org/10.1007/s10750-006-0393-8>.

Nassar, M. Z., Ismail L. M., El Sawy M. A. (2016). Seasonal Variations of Phytoplankton and Nutrients in the Egyptian Harbors of the Northern Red Sea. *International Journal of Marine Science*, 6(8): 1-17. <https://doi.org/10.5376/ijms.2016.06.0008>.

Nguyen, G. T., & Truong, D. H. (2020). Interrelation of Phytoplankton and Water Quality at Bung Binh Thien Reservoir, An Giang Province, Vietnam. <https://doi.org/10.26554/IJEMS.2020.4.4.110-115>.

Nunes, C. C. da S., Susini-Ribeiro, S. M. M., & Cavalcante, K. P. (2019). Dinoflagellates in tropical estuarine waters from the Maraú River, Camamu Bay, northeastern Brazil. *Check List*, 15(5), 951–963. <https://doi.org/10.15560/15.5.951>.

Oksanen, J., Blanchet, F. G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P. R., O'Hara, R.B. (2015). *Vegan: Community Ecology Package*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, Version 2.2-1. 2. 1-2.

Padhi, S. K., Patro, S., Sahu, B. K., Baliarsingh, S. K., Sahu, K. C. (2021). A preliminary study on the environmental factors triggering frequent bloom of diatom *Asterionellopsis glacialis* (Castracane) round 1990 along west coast of Bay of Bengal. *Indian Journal of Geo-Marine Science*, 50 (07), 533-541. <http://nopr.niscpr.res.in/handle/123456789/57953>.

Padisák, J., Vasas, G., & Borics, G. (2016). Phycogeography of freshwater phytoplankton: traditional knowledge and new molecular tools. *Hydrobiologia*, 764(1), 3–27. <https://doi.org/10.1007/s10750-015-2259-4>.

Parmar, T. K., Rawtani, D., & Agrawal, Y. K. (2016). Bioindicators: the natural indicator of environmental pollution. *Frontiers in Life Science*, 9(2), 110–118. <https://doi.org/10.1080/21553769.2016.1162753>.

Patrick, R., & Palavage, D. M. (1994). The Value of Species as Indicators of Water Quality. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 145, 55–92. <http://www.jstor.org/stable/4064985>.

Rondón, J. C. D., & Aragón, Y. A. A. (2018). Factors driving diversity and succession of diatom assemblages in a Neotropical rainforest stream. *Annales de Limnologie - International Journal of Limnology*, 54, 30. <https://doi.org/10.1051/limn/2018021>.

Sá, A. K. D. dos S., Cutrim, M. V. J., Costa, D. S., Cavalcanti, L. F., Ferreira, F. S., Oliveira, A. L. L., & Serejo, J. H. F. (2021). Algal blooms and trophic state in a tropical estuary blocked by a dam (northeastern Brazil). *Ocean and Coastal Research*, 69. <https://doi.org/10.1590/2675-2824069.20-006akddss>.

Sahu, G., Mohanty, A. K., Sarangi, R. K., & Satpathy, K. K. (2022). *Asterionellopsis glacialis* (Family: Fragilariaceae, Class: Bacillariophyceae, Phylum: Ochrophyta) bloom and its impact on plankton dynamics at Kalpakkam (Bay of Bengal, Southeast coast of India). *Oceanologia*, 64(1), 145–159. <https://doi.org/10.1016/j.oceano.2021.04.005>.

- Salomoni, S. E., Rocha, O., Callegaro, V. L., & Lobo, E. A. (2006). Epilithic diatoms as indicators of water quality in the Gravataí River, Rio Grande do Sul, Brazil. *Hydrobiologia*, 559(1), 233–246. <https://doi.org/10.1007/s10750-005-9012-3>.
- Santana, R. M. da C., Dolbeth, M., de Lucena Barbosa, J. E., & Patrício, J. (2018). Narrowing the gap: Phytoplankton functional diversity in two disturbed tropical estuaries. *Ecological Indicators*, 86, 81–93. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2017.12.003>.
- Santos, A. K. D. dos, Oliveira, A. L. L., Furtado, J. A., Ferreira, F. S., Araújo, B. de O., Corrêa, J. J. M., Cavalcanti, L. F., Cutrim, A. C. G. de A., & Cutrim, M. V. J. (2017). Spatial and seasonal variation of microphytoplankton community and the correlation with environmental parameters in a hypereutrophic tropical estuary - Maranhão - Brazil. *Brazilian Journal of Oceanography*, 65(3), 356–372. <https://doi.org/10.1590/s1679-87592017134406503>.
- Schaeffer-Novelli, Y., de Souza Lima Mesquita, H., Cintrón-Molero, G., & Cintron-Molero, G. (1990). The Cananéia Lagoon Estuarine System, São Paulo, Brazil. *Estuaries*, 13(2), 193. <https://doi.org/10.2307/1351589>.
- Schuster, K. F., Tremarin, P. I., Souza-Franco, G. M. de. (2015). Alpha and beta diversity of phytoplankton in two subtropical eutrophic streams in southern Brazil. *Acta Botanica Brasilica*, 29(4), 597–607. <https://doi.org/10.1590/0102-33062015abb0060>.
- Shikata, T., Nagasoe, S., Matsubara, T., Yoshikawa, S., Yamasaki, Y., Shimasaki, Y., Oshima, Y., Jenkinson, I. R., & Honjo, T. (2008). Factors influencing the initiation of blooms of the raphidophyte *Heterosigma akashiwo* and the diatom *Skeletonema costatum* in a port in Japan. *Limnology and Oceanography*, 53(6), 2503–2518. Portico. <https://doi.org/10.4319/lo.2008.53.6.2503>.
- Silva, D. C. V. R. da, Queiroz, L. G., Alamino, D. A., Fernandes, J. G., Silva, S. C. da, Paiva, T. C. B. de, & Pompêo, M. L. M. (2018). Avaliação da eficiência de um índice de estado trófico na determinação da qualidade da água de reservatórios para abastecimento público. *Engenharia Sanitária e Ambiental*, 23(4), 627–635. <https://doi.org/10.1590/s1413-41522018168445>.
- Smayda, T.J. (1983). The phytoplankton of estuaries, *in*: Ketchum, B.H. (Ed.) *Estuaries and enclosed seas. Ecosystems of the World*, 26: pp. 65-102.
- Soininen, J., & Teittinen, A. (2019). Fifteen important questions in the spatial ecology of diatoms. *Freshwater Biology*, 64(11), 2071–2083. Portico. <https://doi.org/10.1111/fwb.13384>.
- Srichandan, S., Baliarsingh, S. K., Prakash, S., Lotliker, A. A., Parida, C., & Sahu, K. C. (2019). Seasonal dynamics of phytoplankton in response to environmental variables in contrasting coastal ecosystems. *Environmental Science and Pollution Research*, 26(12), 12025–12041. <https://doi.org/10.1007/s11356-019-04569-5>.
- Strickland, J. D. H. & Parsons, T. R. (1972). *A Practical Handbook of Seawater Analysis*. 2.ed. Ottawa: Queen's Printer. 315p.
- Thompson, P. L., & Fronhofer, E. A. (2019). The conflict between adaptation and dispersal for maintaining biodiversity in changing environments. *Proceedings of the*

National Academy of Sciences, 116(42), 21061–21067.
<https://doi.org/10.1073/pnas.1911796116>.

Tillmann, U., Hoppenrath, M., & Gottschling, M. (2019). Reliable determination of *Prorocentrum micans* Ehrenb. (Prorocentrales, Dinophyceae) based on newly collected material from the type locality. *European Journal of Phycology*, 54(3), 417–431.
<https://doi.org/10.1080/09670262.2019.1579925>.

Utermöhl, H. (1958). Zur Vervollkommnung der quantitativen Phytoplankton-Methodik. *SIL Communications*, 1953-1996, 9(1), 1–38.
<https://doi.org/10.1080/05384680.1958.11904091>.

van Vuuren, S. J., Levanets, A., Kapustin, D., & Swanepoel, A. (2022). Morphology, ecology and geographic distribution of three *Mallomonas* (Phylum Ochrophyta) species from the Vaal River, South Africa. *South African Journal of Botany*, 149, 160-169.
<https://doi.org/10.1016/j.sajb.2022.05.051>.

Villafañe, V. E. & Reid, F. M. H. (1995). Métodos de microscopia para la cuantificación del fitoplancton, p. 169-185. In: K. Alveal, M. E. Ferrario, E. C. Oliveira & E. Sar (eds.). *Manual de Métodos Ficológicos*. Universidad de Concepción, Concepción, Chile.

Virta, L., Soininen, J., & Norkko, A. (2020). Biodiversity Loss Threatens the Current Functional Similarity of Beta Diversity in Benthic Diatom Communities. *Microbial Ecology*, 81(2), 293–303. <https://doi.org/10.1007/s00248-020-01576-9>.

Wang, H., Zhao, D., Chen, L., Giesy, J. P., Zhang, W., Yuan, C., Ni, L., Shen, H., & Xie, P. (2020). Light, but Not Nutrients, Drives Seasonal Congruence of Taxonomic and Functional Diversity of Phytoplankton in a Eutrophic Highland Lake in China. *Frontiers in Plant Science*, 11. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.00179>.

Wetzel, C. E., Bicudo, D. de C., Ector, L., Lobo, E. A., Soininen, J., Landeiro, V. L., & Bini, L. M. (2012). Distance Decay of Similarity in Neotropical Diatom Communities. *PLoS ONE*, 7(9), e45071. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0045071>.

Whittaker, R. H. (1960). Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs*, 30(3), 279–338. Portico. <https://doi.org/10.2307/1943563>.

Whittaker, R. H. (1972). Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, 21(2-3), 213–251. Portico. <https://doi.org/10.2307/1218190>.

Xavier, D. A., Schettini, C. A. F., Figueira, R. C. L., França, E. J., & Barcellos, R. L. (2018). Anthropogenic Interventions in the Geomorphology of Capibaribe Estuary and its Reflex in Recent Sedimentation. *Anuário do Instituto de Geociências - UFRJ*, 41(3), 492–502. https://doi.org/10.11137/2018_3_492_502.

Yang, Y., Hu, R., Lin, Q., Hou, J., Liu, Y., Han, B.-P., & Naselli-Flores, L. (2018). Spatial structure and β -diversity of phytoplankton in Tibetan Plateau lakes: nestedness or replacement? *Hydrobiologia*, 808(1), 301–314. <https://doi.org/10.1007/s10750-017-3433-7>.

Yoon, H. S., Nelson, W., Lindstrom, S. C., Boo, S. M., Pueschel, C., Qiu, H., & Bhattacharya, D. (2016). Rhodophyta. Handbook of the Protists, 1–45. https://doi.org/10.1007/978-3-319-32669-6_33-1.

Zorzal-Almeida, S., Bartozek, E. C. R., & Bicudo, D. C. (2021). Homogenization of diatom assemblages is driven by eutrophication in tropical reservoirs. Environmental Pollution, 288, 117778. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2021.117778>.

Material Suplementar

Tabela S1. Categorias dos traços funcionais atribuídos às espécies indicadoras do fitoplâncton (adaptado de Kruk et al., 2010 e Santana et al., 2018).

Traços funcionais	Categorias
Tipo de organização celular	Unicelular (solitária)
	Colonial
	Filamentosa
	Cenobial
Flagelo	Presente
	Ausente
Estrutura de exoesqueleto silicoso	Presente
	Ausente
Dimensão Linear Máxima – MLD (μm)	< 20
	20 a 40
	40 a 80
	80 a 150
	> 150
Preferência de salinidade	Dulcícola
	Salobra/gama completa
	Marinha
Potencial a toxicidade	sim
	não
Potencial para formar florações	sim
	não

Tabela S2. Táxons fitoplanctônicos identificados no contínuo mar-rio – Parque Nacional dos Lençóis Maranhenses.

Táxons	
BACILLARIOPHYTA	
<i>Achnanthes</i> sp1	<i>Coscinodiscus concinnus</i>
<i>Actinoptychus senarius</i>	<i>Coscinodiscus curvatulus</i>
<i>Actinoptychus splendens</i>	<i>Coscinodiscus eccentricus</i>
<i>Actinocyclus curvatulus</i>	<i>Coscinodiscus oculus-iridis</i>
<i>Amphicoconeis disculoides</i>	<i>Coscinodiscus rothii</i>
<i>Amphora</i> sp1	<i>Coscinodiscus</i> sp1
<i>Asterionella formosa</i>	<i>Cyclotella meneghiniana</i>
<i>Asterionellopsis glacialis</i>	<i>Cyclotella</i> sp1
<i>Aulacoseira ambigua</i>	<i>Cyclotella stelligera</i>
<i>Aulacoseira granulata</i>	<i>Cyclotella striata</i>
<i>Bacillaria paxillifera</i>	<i>Cyclotella stylorum</i>
<i>Bacteristrum delicatum</i>	<i>Cylindrotheca closterium</i>
<i>Bacteriastrum furcatum</i>	<i>Cymbella</i> sp1
<i>Bacteriastrum hyalinum</i>	<i>Cymbopleura</i> sp1
<i>Bellerochea malleus</i>	<i>Dactyliosolen fragilissimus</i>
<i>Caloneis permagna</i>	<i>Diatoma vulgare</i>
<i>Capartogramma</i> sp1	<i>Diploneis bombus</i>
<i>Chaetoceros abnormis</i>	<i>Diploneis weissflogii</i>
<i>Chaetoceros aequatorialis</i>	<i>Ditylum brightwellii</i>
<i>Chaetoceros affinis</i>	<i>Entomoneis ornata</i>
<i>Chaetoceros atlanticus f. audax</i>	<i>Eunotia bilunaris</i>
<i>Chaetoceros compressus</i>	<i>Eunotia exigua</i>
<i>Chaetoceros costatus</i>	<i>Eunotia flexuosa</i>
<i>Chaetoceros curvisetus</i>	<i>Eunotia</i> sp1
<i>Chaetoceros debilis</i>	<i>Fragilaria capuccina</i>
<i>Chaetoceros decipiens</i>	<i>Fragilariforma undata</i>
<i>Chaetoceros densus</i>	<i>Fragilariforma viriscens</i>
<i>Chaetoceros didymus</i>	<i>Frustulia saxonica</i>
<i>Chaetoceros laciniosus</i>	<i>Frustulia</i> sp1
<i>Chaetoceros lorenzianus</i>	<i>Gomphonema</i> sp1
<i>Chaetoceros pendulus</i>	<i>Gomphonema</i> sp2
<i>Chaetoceros peruvianus</i>	<i>Guinardia flaccida</i>
<i>Chaetoceros rostratus</i>	<i>Guinardia striata</i>
<i>Chaetoceros simplex</i>	<i>Gyrosigma acuminatum</i>
<i>Chaetoceros subtilis</i>	<i>Hemiaulus indicus</i>
<i>Chaetoceros</i> sp1	<i>Hemiaulus membranaceus</i>
<i>Cocconeis pediculus</i>	<i>Hobaniella longicuris</i>
<i>Cocconeis placentula</i>	<i>Iconella curvula</i>
<i>Cocconeis</i> sp1	<i>Iconella tenera</i>
<i>Corethron hystrix</i>	<i>Lyrella lyra</i>
<i>Coscinodiscus centralis</i>	<i>Mastogloia binotata</i>
	<i>Melosira moniliformis</i>
	<i>Melosira nummuloides</i>
	<i>Meuniera membranacea</i>

Navicula cincta
Navicula pennata
Navicula peregrina
Navicula sp1
Navicula sp2
Navicula sp3
Navicula tripunctata
Neocalyptrella robusta
Nitzschia acicularis
Nitzschia linearis
Nitzschia longissima
Nitzschia palea
Nitzschia reversa
Nitzschia scalaris
Nitzschia sigma
Nitzschia sp1
Nitzschia sp2
Odontella aurita
Odontella obtusa
Paralia sulcata
Pinnularia pulchella
Plaurosigma acuntum
Pleurosigma elongatum
Pleurosigma normanii
Praestephanos carconensis
Proboscia alata
Psammodictyon panduriforme
Pseudo-nitzschia pungens
Pseudosolenia calcar-avis
Pseudostasira robusta
Rhizosolenia imbricata
Rhizosolenia setigera
Rhopalodia brebissonii
Skeletonema costatum
Stenopterobia curvula
Surirella ovalis
Thalassionema frauenfeldii
Thalassionema nitzschioides
Thalassiosira eccentrica
Thalassiosira leptopus
Thalassiosira oestrupii
Thalassiosira rotula
Thalassiosira sp1
Thalassiosira subtilis
Thalassiothrix longissima
Triceratium favus

Triceratium favus f. *quadratum*
Trieres chinensis
Trieres mobiliensis
Trieres regia
Ulnaria ulna
Zygoceros rhombus

CHAROPHYTA

Actinotaenium globosum
Bambusina borneri
Closterium aciculare
Closterium gracile
Closterium navicula
Closterium parvulum
Closterium setaceum
Closterium sp1
Cosmarium contractum
Cosmarium bipunctatum
Cosmarium botrytis
Cosmarium depressum
Desmidium baileyi f. *tetragonum*
Desmidium elegans
Desmidium grevillei
Desmidium laticeps
Desmidium siolii
Euastrum gayanum
Groenbladia sp1
Gonatozygon aculeatum
Gonatozygon kinahani
Haplotaenium minutum
var.attenuatum
Hyalotheca javanica
Netrium interruptum
Spirogyra submaxyma
Staurastrum dentatum var. *gracile*
Staurastrum gracile
Staurastrum setigerum
Stauroidesmus validus
Teilingia wallichii var. *borgei*
Triploceras gracile

CHLOROPHYTA

Actinastrum hantzschii var. *subtile*
Asterococcus limneticus
Chlamydomonas pertusa
Chlamydomonas sp1
Coleastrum sp1
Crucigenia fenestrata

Eudorina elegans
Franceia droescheri
Gloeocystis sp1
Gregiochloris lacustris
Kirchneriella aperta
Kirchneriella diana
Kirchneriella lunaris
Messastrum gracile
Monoraphidium contortum
Mucidosphaerium pulchellum
Oocystis borgei
Oocystis elliptica
Oocystis parva
Scenedesmus ecornis
Scenedesmus quadricauda
Sphaerocystis schroeteri
Stauridium tetras
Tetradesmus lagerheimii

CYANOBACTERIA

Anagnostidinema amphibium
Aphanothece sp1
Konvophoron crassum
Leptolyngbya angustissima
Merismopedia elegans
Merismopedia tenuissima
Planktothrix isothrix
Raphidiopsis raciborskii

EUGLENOZOA

Eugleniformis proxima
Lepocinclis acus
Phacus acuminatus
Strombomonas scabra
Trachelomonas armata
Trachelomonas hispida

MIOZOA

Glenodinium sp1
Gonyaulax spinifera
Gymnodinium sp1
Peridinium quadridentatum
Proto-peridinium conicum
Proto-peridinium subinermis
Prorocentrum micans
Proto-peridinium pentagonum
Proto-peridinium sp1
Tripos muelleri
Tripos trichoceros

OCHROPHYTA

Dinobryon cylindricum
Mallomonas caudata
Uroglenopsis americana

RHODOPHYTA

Batrachospermum ecornis



UNIVERSIDADE FEDERAL DO MARANHÃO
PROGRAMA DE PÓS GRADUAÇÃO EM OCEANOGRAFIA
BIODIVERSIDADE E ECOLOGIA DOS ECOSISTEMAS AQUÁTICOS
CIDADE UNIVERSITÁRIA – CAMPUS DOM DELGADO
SÃO LUÍS, MA - BRASIL