
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E BIODIVERSIDADE

Distúrbios afetam metacomunidades aquáticas dependendo da estrutura espacial e da intensidade de dispersão

Camila Batista Vieira



**Rio Claro – SP
2024**

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E BIODIVERSIDADE

Distúrbios afetam metacomunidades aquáticas dependendo da estrutura espacial e da intensidade de dispersão

Camila Batista Vieira

Tese apresentada ao Instituto de Biociências do Câmpus de Rio Claro, Universidade Estadual Paulista, como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Ecologia e Biodiversidade.

Orientador: Tadeu de Siqueira Barros

**Rio Claro – SP
2024**

V658d Vieira, Camila Batista
Distúrbios afetam metacomunidades aquáticas dependendo da estrutura espacial e da intensidade de dispersão / Camila Batista
Vieira. -- Rio Claro, 2024
104 p. : il., tabs., fotos

Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista (Unesp), Instituto de Biociências, Rio Claro,
Orientador: Tadeu de Siqueira Barros

1. Ecologia de Metacomunidade. 2. Comunidades aquáticas. 3. Diversidade ecológica. 4. Distúrbios. 5. Experimento manipulativo. I. Título.

Sistema de geração automática de fichas catalográficas da Unesp. Biblioteca do Instituto de Biociências, Rio Claro. Dados fornecidos pelo autor(a).

Essa ficha não pode ser modificada.

CERTIFICADO DE APROVAÇÃO

TÍTULO DA TESE: Distúrbios afetam metacomunidades aquáticas dependendo da estrutura espacial e da intensidade de dispersão

AUTORA: CAMILA BATISTA VIEIRA

ORIENTADOR: TADEU DE SIQUEIRA BARROS

Aprovada como parte das exigências para obtenção do Título de Doutora em Ecologia e Biodiversidade, área: Biodiversidade pela Comissão Examinadora:

Prof. Dr. TADEU DE SIQUEIRA BARROS (Participação Virtual)
Departamento de Biodiversidade / Unesp - IB Rio Claro



Prof. Dr. LUIS CESAR SCHIESARI (Participação Virtual)
Escola de Artes, Ciências e Humanidades / Universidade de São Paulo

Profa. Dra. FABIANA SCHNECK (Participação Virtual)
Instituto de Ciências Biológicas / Universidade Federal do Rio Grande

Profa. Dra. CARYNE APARECIDA DE CARVALHO BRAGA (Participação Virtual)
Laboratório de Ciências Ambientais / Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro

Dr. GABRIEL LOURENÇO BREJÃO (Participação Virtual)
x

Rio Claro, 28 de setembro de 2023

Dedico esta tese a minha mãe
e a minha irmã

Agradecimentos

Ao Tadeu, meu orientador, muito obrigada!

À minha mãe, Altina, e minha irmã, Thaís, meu cunhado, Gustavo, e à minha família, muito obrigada!

Aos amigos e a todos aqueles que estiveram e contribuíram comigo, muito obrigada!

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

À FAPESP - processo nº 2021/00619-7, processo nº 2019/06291-3, processo nº 2015/18790-3, Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP), pelo apoio financeiro à pesquisa.

À Fundação Rufford - processo nº 26823-1, pelo apoio financeiro à pesquisa.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), Universal CNPq 409215/2018-0, pelo apoio financeiro.

"O Professor Girafales questionou:
'Digamos que eu tenha quatro laranjas e
coma uma.
Quantas me restam?'

Ao que Chaves prontamente
respondeu: 'Bom, eu sabia que isso era
com maçãs.'"

Resumo

Um dos desafios atuais da ecologia é compreender os efeitos de distúrbios antrópicos nas comunidades biológicas em diferentes escalas. Através de experimentos simulando distúrbios em metacomunidades planctônicas com o pesticida agrícola fipronil, revelamos que a contaminação por agrotóxicos impacta a estrutura e reorganização das comunidades aquáticas em níveis local e regional. Investigamos as respostas de comunidades e metacomunidades ao pesticida para entender como a contaminação e a dispersão afeta a diversidade e a dinâmica das metacomunidades. As metacomunidades perturbadas pelo pesticida responderam de maneira distinta de acordo com grupos biológicos, dispersão e estruturas espaciais de contaminação ao longo do tempo. Observamos um aumento na diversidade beta em metacomunidades poluídas, refletindo maior variação na abundância e incidência das espécies ao longo do tempo. Trajetórias temporais e espaciais da composição das espécies foram sincronizadas nas comunidades totalmente poluídas, destacando a capacidade de algumas comunidades-chave compensarem os efeitos de distúrbios em escala regional. Contudo, nossa análise sobre o papel da dispersão demonstrou que, embora ela tenha afetado a estrutura das metacomunidades aquáticas após o distúrbio, essa influência não foi suficiente para provocar uma mudança significativa nos efeitos da contaminação. Demonstramos a importância de abordagens integrativas em diferentes escalas para compreender os impactos de distúrbios na diversidade e composição das comunidades. Encontramos que diferentes distúrbios e fatores ambientais influenciam a reorganização de metacomunidades, ressaltando a importância de abordagens integrativas para compreender a dinâmica das comunidades em diversas escalas. Além disso, destacamos o potencial de novas abordagens para melhorar nossa compreensão das mudanças na estrutura das comunidades local e regionalmente, especialmente em relação às modificações no ambiente causadas por ações antrópicas.

Palavras-chave: metacomunidade, experimento manipulativo, distúrbios, biodiversidade, agrotóxicos, comunidades-chave, intensidade de dispersão, estrutura espacial.

Abstract

One of the current challenges in Ecology is understanding how anthropogenic disturbances, such as the use of agricultural pesticides, impact biological communities at different scales. Our experiments simulating disturbances in planktonic metacommunities revealed that pesticide contamination significantly influences the structure and reorganization of aquatic communities at both local and regional levels. As we investigated community and metacommunity responses to the pesticide, we observed distinct reactions among biological groups, dispersal patterns, and spatial structures of contamination over time. In polluted metacommunities, there was a noticeable increase in beta diversity, indicating greater variation in species abundance and incidence over time. Interestingly, temporal and spatial trajectories of species composition were synchronized in fully polluted communities, underscoring the contribution of certain key communities to compensate for the effects of regional-scale disturbances. However, our analysis of the role of dispersal showed that, while it affected the structure of aquatic metacommunities post-disturbance, its influence was not sufficient to cause a significant change in the effects of contamination. This study emphasizes the importance of integrative approaches at different scales for understanding the impacts of disturbances on community diversity and composition. We found that different disturbances and environmental factors influence the reorganization of metacommunities, highlighting the need for integrative approaches to comprehend community dynamics at various scales. Furthermore, our results suggest potential avenues for further research to improve our understanding of changes in community structure, both locally and regionally, especially in the context of modifications to the environment resulting from anthropogenic actions.

Keywords: metacommunity, manipulative experiment, disturbances, biodiversity, pesticides, keystone communities, dispersal intensity, spatial structure.

Sumário

| | |
|------------------------------|----|
| 1. Introdução | 7 |
| 1.1 Introdução geral | 7 |
| 1.2 Estrutura da tese..... | 12 |
| Referências..... | 14 |
| 2. Capítulo 1 | 23 |
| 2.1 Resumo..... | 24 |
| 2.2 Introdução | 25 |
| 2.3 Material e métodos | 28 |
| 2.4 Resultados | 36 |
| 2.5 Discussão | 45 |
| Referências..... | 50 |
| Material Suplementar | 57 |
| 3. Capítulo 2..... | 62 |
| 3.1 Resumo..... | 63 |
| 3.2 Introdução | 65 |
| 3.3 Material e métodos | 69 |
| 3.5 Resultados | 75 |
| 3.6 Discussão | 86 |
| Referências..... | 90 |
| Material Suplementar | 97 |
| 4. Considerações finais..... | 99 |

1. Introdução

1.1 Introdução geral

Em meio à crescente degradação de ecossistemas em escala global, a compreensão dos processos ecológicos que moldam a dinâmica de comunidades e conjuntos de comunidades (metacomunidades) representa um dos principais desafios da Ecologia. A estrutura interna de metacomunidades é definida pela forma como as comunidades locais estão conectadas pela dispersão e pela influência de processos locais abióticos e bióticos (Leibold e Chase 2018, Galvez et al. 2023). As espécies são adicionadas às comunidades por meio de especiação e dispersão, com suas abundâncias relativas moldadas por seleção, deriva e dispersão (Vellend, 2010). A dispersão influencia a diversidade local e regional pois permite a chegada de novas espécies a uma localidade, mantém a diversidade compensando as extinções locais, ao mesmo tempo em que promove a troca de espécies entre diferentes comunidades (Leibold et al. 2022). Já a deriva promove mudanças aleatórias na abundância das espécies em comunidades locais através de processos demográficos independentes (Vellend, 2010). A seleção afeta a dinâmica de comunidades através de interações intra e interespecífica e diferenças nos nichos ecológicos das espécies, que determinam quais espécies persistem em cada comunidade local (Holyoak et al. 2005, Leibold et al. 2004). Distúrbios ambientais como poluição podem modificar os processos de seleção e dispersão em metacomunidades, alterando a dinâmica e estrutura e a composição das comunidades locais e a diversidade de espécies nas comunidades. Isso acontece devido ao aumento da mortalidade, resultando na redução de suas populações e na capacidade de colonização de novos habitats após um distúrbio (Urban et al. 2008, Leibold et al. 2022, Vad et al. 2022).

Diante de distúrbios ambientais, algumas comunidades podem exercer papel desproporcional na dinâmica regional de metacomunidades. O conceito de espécie-chave descreve que algumas espécies têm um impacto desproporcional em uma comunidade ou ecossistema específico, apesar de sua abundância ou biomassa relativa (Paine, 1966). Já o conceito de comunidade-chave amplia essa ideia de espécies-chave para considerar que uma ou mais comunidades afetam desproporcionalmente a metacomunidade (Mouquet et al. 2013). A presença dessas comunidades-chave afeta outras comunidades locais conectadas a elas, mudando as interações ecológicas, a composição de espécies e influenciando a estrutura e o funcionamento da metacomunidade (Resetarits et al. 2018, Yang et al. 2020). Essas comunidades-chave também podem afetar a resiliência e estabilidade de outras comunidades dentro da metacomunidade ao promover a recolonização por novas espécies (Ruhí et al. 2017, Ceron et al. 2020, Valente-Neto et al. 2020).

A poluição é um dos principais problemas ambientais que afetam negativamente os ecossistemas aquáticos (Amoatey e Baawain 2019, Sharma et al. 2019). Dentre os principais efeitos negativos que a poluição pode ter está a redução na diversidade de espécies, mudanças na composição das comunidades e nas interações ecológicas (Becker et al. 2020, Estrada-Carmona et al. 2022, Jaureguiberry et al. 2022, Oakley e Bicknell 2022). Uma das principais fontes de poluição de ecossistemas aquáticos é a agricultura intensiva (Tilman et al. 2002, Stoyanova e Harizanova, 2019, Wato e Amare 2020). Com o objetivo de aumentar sua produtividade, a agricultura intensiva estimula o crescimento do desmatamento para expandir suas áreas de cultivo (Weatherhead e Howden 2009, Jaureguiberry et al. 2022). Agrotóxicos são intensamente utilizados pela agricultura para aumentar a produção agrícola, mas o seu escoamento das áreas de cultivo para os corpos d'água

causa impactos ambientais como a poluição aquática (Tilman et al. 2002, Jaureguiberry et al. 2022, Pelison et al. 2023). Os principais impactos ambientais da poluição de ecossistemas aquáticos pela agricultura intensiva são a degradação da qualidade da água, a perda de biodiversidade aquática, a redução dos serviços ecossistêmicos, a eutrofização de rios e lagos e a contaminação de aquíferos subterrâneos (Tilman et al. 2002, Cook et al. 2018, Wato e Amare 2020, Estrada-Carmona et al. 2022, Schiesari et al. 2023).

Pesticidas são tóxicos para organismos aquáticos, além de representarem riscos à saúde humana (Rohr e Crumrine 2005, Kasai et al. 2016, Wato e Amare 2020, Kumar et al. 2021). Espécies sensíveis à poluição por pesticidas em ambientes aquáticos podem sofrer reduções em suas abundâncias, e em situações extremas, serem extintas localmente (Stampfli et al. 2011, Cook et al. 2018, Amoatey e Baawain 2019, Sharma et al. 2019, Kaarlejärvi et al. 2021, Oakley e Bicknell 2022). Por outro lado, espécies que apresentam maior resistência aos efeitos negativos da poluição podem aumentar em abundância (Lim et al. 1984, Brans et al. 2021), através de estratégias de sobrevivência e adaptação contra adversidades ambientais (Radzikowski 2013). Por exemplo, os cladóceros em condições adversas produzem ovos de resistência como uma estratégia para garantir a sobrevivência da espécie em momentos de estresse (Fryer 1996, Brendonck e Meester 2003). Quando em condições ambientais melhores, esses ovos de resistência podem eclodir, dando origem a novos indivíduos que irão repovoar a área e reestabelecer a população. Essas repostas diferenciadas entre espécies devem levar a uma mudança na composição de comunidades aquáticas poluídas. Mais especificamente, um distúrbio por poluente pode selecionar as mesmas espécies em diferentes locais, diminuindo a variabilidade espacial e temporal na composição de espécies das comunidades

(Stampfli et al. 2011, Karp et al. 2012, Socolar et al. 2016, Cook et al. 2018, Liess et al. 2019, Durán et al. 2020, Oakley e Bicknell 2022).

O fipronil é um pesticida químico, com função de inseticida usado na agricultura para controle ou eliminação de pragas agrícolas (Chanton et al. 2001, Aajoud et al. 2003, Mandal e Singh 2014). Fipronil é amplamente utilizado na produção de cana-de-açúcar (Macedo et al. 2012, Christofolletti et al. 2017) e apresenta um grande potencial para provocar impactos negativos em muitos organismos aquáticos (Bejarano et al. 2005, Kasai et al. 2016, Miller et al. 2020, Becker et al. 2020). O fipronil atua no sistema nervoso inibindo a transmissão sináptica ao alterar as funções dos receptores do ácido gama-aminobutírico (GABA), que regulam o fluxo de íons de cloro através da membrana das células nervosas (Cintra-Socolowski et al. 2015). Quando o fipronil bloqueia a transmissão sináptica ocorre hiperexcitação das células nervosas que leva a convulsões e paralisia do sistema nervoso central (SNC), resultando na morte do organismo afetado (El Hassani et al. 2005). Devido ao seu efeito pesticida, o fipronil pode causar um aumento da mortalidade dos consumidores primários em ecossistemas aquáticos lênticos, representados predominantemente por espécies zooplanctônicas (Hayasaka et al. 2014, Kasai et al. 2016, Miller et al. 2020).

Os efeitos da poluição nos ecossistemas aquáticos podem ser investigados em comunidades zooplanctônicas. As espécies de zooplâncton são importantes convertendo energia e nutrientes da produção primária para os organismos de níveis tróficos superiores na cadeia alimentar aquática (Soranno et al. 1993). Além disso, o ciclo de vida curto das espécies zooplanctônicas permite que elas respondam rapidamente às mudanças experimentais ou condições ambientais (Miller et al. 2020). Devido à diversidade de espécies com características distintas, as espécies de zooplâncton tendem a ser mais sensíveis às mudanças nos ecossistemas aquáticos

ao longo do espaço e do tempo (Leibold 1999, Dodson et al. 2000). Experimentos com comunidades de zooplâncton podem permitir estudar processos ecológicos em ecossistemas aquáticos, fornecendo informações importantes sobre a dinâmica das populações, cadeias alimentares e respostas a mudanças ambientais.

Experimentos com comunidades de zooplâncton em mesocosmos podem servir para investigar como a estrutura de metacomunidades muda após um distúrbio. Os experimentos com mesocosmos podem contribuir para investigar como o escoamento de pesticidas da paisagem terrestre para ecossistemas aquáticos afeta comunidades e metacomunidades aquáticas. Mesocosmos são ambientes controlados que simulam condições naturais, permitem manipular e isolar variáveis específicas para entender melhor seus efeitos em um sistema biológico (Benton et al. 2007). Experimentos em mesocosmos possibilitam avaliar as respostas das espécies de zooplâncton a diferentes condições ambientais (Soranno et al. 1993, Brown et al. 2015, Miller et al. 2020). Além disso, experimentos permitem replicar condições, o que pode aumentar nossa compreensão da distribuição das espécies em diferentes comunidades locais (Sharma et al. 2020), e como a dispersão afeta essas distribuições em uma metacomunidade (Yang et al. 2020).

1.2 Estrutura da tese

Na minha tese busquei entender como metacomunidades aquáticas se reorganizam frente a distúrbios. A tese tem dois capítulos baseados em experimentos manipulativos. Especificamente, no capítulo 1 manipulamos experimentalmente metacomunidades zooplanctônicas em mesocosmos e usamos o pesticida fipronil para simular distúrbios ambientais, com foco em compreender como processos ecológicos moldam comunidades biológicas em diferentes escalas após distúrbios causados por atividades humanas, como a poluição em ecossistemas aquáticos. Nossa hipótese era que a estrutura espacial das metacomunidades poderia amenizar os efeitos da contaminação das comunidades e das metacomunidades ao longo do tempo após um distúrbio. Avaliamos como a poluição resulta em distúrbios que impactam a diversidade e a composição de espécies. Investigamos variações na composição, abundância, sincronia espacial e mecanismos temporais de mudança das comunidades aquáticas contaminadas. Em específico, avaliamos se a seleção de espécies tolerantes a poluentes causa reorganização das comunidades, levando a mudanças na diversidade beta e gama. Testamos se comunidades-chave surgem como componentes essenciais para a dinâmica regional, influenciando outras comunidades e contribuindo para a estabilidade de metacomunidades parcialmente poluídas.

No capítulo 2, realizamos um experimento com metacomunidades de zooplâncton para testar como diferentes intensidades de dispersão influenciam as dinâmicas espaciais e temporais das populações e comunidades em um gradiente de poluição por fipronil. Nossa principal hipótese era que a intensidade da dispersão mudaria o efeito da contaminação promovida pela poluição das metacomunidade, influenciando a estrutura das comunidades em diferentes escalas. Ou seja, em

condições de baixa dispersão os colonizadores teriam dificuldade em chegar a habitats adequados, tornando o efeito da estrutura espacial da contaminação determinante das espécies que colonizam as comunidades. Em condições de dispersão intermediária, os indivíduos poderiam se mover e colonizar diferentes locais que se adequam às suas necessidades ecológicas, e isso diminuiria o efeito da estrutura espacial da contaminação. Já o aumento das taxas de dispersão facilitaria a chegada de colonizadores em habitats, o que poderia reduzir ou não mudar a importância da estrutura espacial da contaminação. Deste modo, avaliamos se o impacto da poluição por atividades agrícolas e sua influência nas comunidades dependem da estrutura espacial da contaminação e da intensidade de dispersão na paisagem. Fizemos isso para entender se a intensidade de dispersão entre locais é um mecanismo chave que modula a resposta das espécies aos distúrbios, amplificando ou atenuando os efeitos da poluição.

Referências

- Aajoud, A., Ravanel, P. and Tissut, M. 2003. Fipronil metabolism and dissipation in a simplified aquatic ecosystem. - *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 51: 1347–1352.
- Amoatey, P. and Baawain, M. S. 2019. Effects of pollution on freshwater aquatic organisms. - *Water Environment Research* 91: 1272–1287.
- Becker, J. M., Russo, R., Shahid, N. and Liess, M. 2020. Drivers of pesticide resistance in freshwater amphipods. - *Science of The Total Environment* 735: 139264.
- Bejarano, A. C., Chandler, G. T. and Decho, A. W. 2005. Influence of natural dissolved organic matter (DOM) on acute and chronic toxicity of the pesticides chlorothalonil, chlorpyrifos and fipronil on the meiobenthic estuarine copepod *Amphiascus tenuiremis*. - *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 321: 43–57.
- Benton, T. G., Solan, M., Travis, J. M. J. and Sait, S. M. 2007. Microcosm experiments can inform global ecological problems. - *Trends in Ecology and Evolution* 22: 516–521.
- Brans, K. I., Almeida, R. A. and Fajgenblat, M. 2021. Genetic differentiation in pesticide resistance between urban and rural populations of a nontarget freshwater keystone interactor, *Daphnia magna*. - *Evolutionary Applications* 14: 2541–2552.
- Brendonck, L. and De Meester, L. 2003. Egg banks in freshwater zooplankton: evolutionary and ecological archives in the sediment. - *Hydrobiologia* 491: 65–84.

- Brown, B. L., Downing, A. L. and Leibold, M. A. 2016. Compensatory dynamics stabilize aggregate community properties in response to multiple types of perturbations.
- Brown, B. L., Swan, C. M., Auerbach, D. A., Campbell Grant, E. H., Hitt, N. P., Maloney, K. O. and Patrick, C. 2011. Metacommunity theory as a multispecies, multiscale framework for studying the influence of river network structure on riverine communities and ecosystems. - *Journal of the North American Benthological Society* 30: 310–327.
- Ceron, K., Santana, D. J. and Valente-Neto, F. 2020. Seasonal patterns of ecological uniqueness of anuran metacommunities along different ecoregions in Western Brazil. - *PLoS ONE* 15: 1–14.
- Chanton, P. F.; Ravanel, P.; Tissut, M.; Meyran, J. C. Toxicity and bioaccumulation of fipronil in the nontarget arthropodan fauna associated with subalpine mosquito breeding. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, v. 52, p. 8-12, 2001.
- Christofoletti, C. A., Escher, J. P., Correia, J. E., Marinho, J. F. U. and Fontanetti, C. S. 2013. Sugarcane vinasse: Environmental implications of its use. - *Waste Management* 33: 2752–2761.
- Christofoletti, C.A. et al. 2017. O emprego de agrotóxicos na cultura de cana-de-açúcar. *Oikos* (51).
- Cintra-Socolowski, P., Roat, T. C., Nocelli, R. C., Nunes, P. H., Ferreira, R. A., Malaspina, O. and Bueno, O. C. 2016. Sublethal doses of fipronil intensify synapsin immunostaining in *Atta sexdens rubropilosa* (Hymenoptera: Formicidae)

brains: Fipronil intensify synapsin immunostaining in brains of ants. - *Pest. Manag. Sci.* 72: 907–912.

Cook, S. C., Housley, L., Back, J. A. and King, R. S. 2018. Freshwater eutrophication drives sharp reductions in temporal beta diversity. - *Ecology* 99: 47–56.

Dodson, S. I. Arnott, S. E. & Cottingham, K. L. 2000. The relationship in lake communities between primary productivity and species richness. *Ecology*, 81(10), 2662-2679.

Durán, A. P., Green, J. M. H., West, C. D., Visconti, P., Burgess, N. D., Virah-Sawmy, M. and Balmford, A. 2020. A practical approach to measuring the biodiversity impacts of land conversion (R Freckleton, Ed.). - *Methods Ecol Evol* 11: 910–921.

El Hassani, A. K., Dacher, M., Gauthier, M. and Armengaud, C. 2005. Effects of sublethal doses of fipronil on the behavior of the honeybee (*Apis mellifera*). - *Pharmacology Biochemistry and Behavior* 82: 30–39.

Estrada-Carmona, N., Sánchez, A. C., Remans, R. and Jones, S. K. 2022. Complex agricultural landscapes host more biodiversity than simple ones: A global meta-analysis. - *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 119: e2203385119.

Fryer, G. 1996. Diapause, a potent force in the evolution of freshwater crustaceans.: 14.

Gálvez, Á. et al. 2023. Inconsistent response of taxonomic groups to space and environment in mediterranean and tropical pond metacommunities. - *Ecology*, v. 104, n. 1, p. e3835.

- Grainger, T. N. and Gilbert, B. 2016. Dispersal and diversity in experimental metacommunities: linking theory and practice. - *Oikos* 125: 1213–1223.
- Hayasaka, D. 2014. Study of the impacts of systemic insecticides and their environmental fate in aquatic communities of paddy mesocosms. - *Journal of Pesticide Science* 39: 172–173.
- Holyoak, M. Leibold, M. A. & Holt, R. D. 2005. *Metacommunities: Spatial Dynamics and Ecological Communities*. - University of Chicago Press.
- Jaureguiberry, P., Titeux, N., Wiemers, M., Bowler, D. E., Coscieme, L., Golden, A. S., Guerra, C. A., Jacob, U., Takahashi, Y., Settele, J., Díaz, S., Molnár, Z. and Purvis, A. 2022. The direct drivers of recent global anthropogenic biodiversity loss. - *Sci. Adv.* 8: eabm9982.
- Kaarlejärvi, E., Salemaa, M., Tonteri, T., Merilä, P. and Laine, A. 2021. Temporal biodiversity change following disturbance varies along an environmental gradient (M Fortin, Ed.). - *Global Ecol. Biogeogr.* 30: 476–489.
- Karp, D. S., Rominger, A. J., Zook, J., Ranganathan, J., Ehrlich, P. R. and Daily, G. C. 2012. Intensive agriculture erodes β -diversity at large scales (H Cornell, Ed.). - *Ecol Lett* 15: 963–970.
- Kasai, A., Hayashi, T. I., Ohnishi, H., Suzuki, K., Hayasaka, D. and Goka, K. 2016. Fipronil application on rice paddy fields reduces densities of common skimmer and scarlet skimmer. - *Scientific Reports* 6: 1–10.

- Kumar, N., Kumar, A., Marwein, B. M., Verma, D. K., Kumar, A. and Ramamoorthy, D. 2021. Agricultural activities causing water pollution and its mitigation – a review. in press.
- Leibold, M. A. 1999. Biodiversity and nutrient enrichment in pond plankton communities. - *Evolutionary Ecology Research* 1: 73–95.
- Leibold, M. A. and Chase, J. M. 2018. *Metacommunity ecology*. - Princeton University Press.
- Leibold, M. A. and Miller, T. E. 2004. From Metapopulations to Metacommunities. - In: *Ecology, Genetics and Evolution of Metapopulations*. Elsevier, pp. 133–150.
- Leibold, M. A., Rudolph, F. J., Blanchet, F. G., De Meester, L., Gravel, D., Hartig, F., Peres-Neto, P., Shoemaker, L. and Chase, J. M. 2022. The internal structure of metacommunities. - *Oikos* 2022: oik.08618.
- Liess, M., Henz, S. and Knillmann, S. 2019. Predicting low-concentration effects of pesticides. - *Sci Rep* 9: 15248.
- Lim, R. P., Abdullah, M. F. and Fernando, C. H. 1984. Ecological studies of Cladocera in the ricefields of Tanjung Karang, Malaysia, subject to pesticide treatment. in press.
- Logue, J. B., Mouquet, N., Peter, H. and Hillebrand, H. 2011. Empirical approaches to metacommunities: A review and comparison with theory. - *Trends in Ecology and Evolution* 26: 482–491.

- Macedo, N., Macedo, D., Campos, M. B. S. de, Novaretti, W. R. T. and Ferraz, L. C. C. B. 2011. Manejo de Pragas e Nematoides. in press.
- Mandal, K. and Singh, B. 2014. Persistence and metabolism of fipronil in sugarcane leaves and juice. - *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology* 92: 220–224.
- Miller, J. L., Schmidt, T. S., van Metre, P. C., Mahler, B. J., Sandstrom, M. W., Nowell, L. H., Carlisle, D. M. and Moran, P. W. 2020. Common insecticide disrupts aquatic communities: A mesocosm-to-field ecological risk assessment of fipronil and its degradates in U.S. streams. - *Science Advances* 6: 1–13.
- Mouquet, N., Gravel, D., Massol, F. and Calcagno, V. 2013. Extending the concept of keystone species to communities and ecosystems. - *Ecology Letters* 16: 1–8.
- Oakley, J. L. and Bicknell, J. E. 2022. The impacts of tropical agriculture on biodiversity: A meta-analysis. *Journal of Applied Ecology*, 59(12): 3072-3082.
- Paine, R. T. 1966. Food Web Complexity and Species Diversity. - *The American Society of Naturalists* 100: 65–75.
- Pelinson, R. M., Valente, B. R. S., Shimabukuro, E. M. and Schiesari, L. 2023. Impacts of agrochemical intensification and spatial isolation on the assembly and reassembly of temporary pond metacommunities. - *Journal of Applied Ecology*: 1365-2664.14480.
- Radzikowski, J. 2013. Resistance of dormant stages of planktonic invertebrates to adverse environmental conditions. - *Journal of Plankton Research* 35: 707–723.

- Resetarits, E. J., Cathey, S. E. and Leibold, M. A. 2018. Testing the keystone community concept: effects of landscape, patch removal, and environment on metacommunity structure. - *Ecology* 99: 57–67.
- Rohr, J. R. and Crumrine, P. W. 2005. Effects of an herbicide and an insecticide on pond community structure and processes. - *Ecological Applications* 15: 1135–1147.
- Ruhí, A., Datry, T. and Sabo, J. L. 2017. Interpreting beta-diversity components over time to conserve metacommunities in highly dynamic ecosystems. - *Conservation Biology* 31: 1459–1468.
- Schiesari, L., Saito, V., Ferreira, J., Freitas, L. S., Goebbels, A. J., Leite, J. P. C. B., Oliveira, J. C., Pelinson, R. M., Querido, B. B., Carmo, J., Espíndola, E. L. G., Guedes-Munin, N. C., Montagner, C., Rossetto, R., Taniwaki, R. and Martinelli, L. A. 2023. Community reorganization stabilizes freshwater ecosystems in intensively managed agricultural fields. - *Journal of Applied Ecology* 60: 1327–1339.
- Sharma, K., Acharya, B. K., Sharma, G., Valente, D., Pasimeni, M. R., Petrosillo, I. and Selvan, T. 2020a. Land use effect on butterfly alpha and beta diversity in the Eastern Himalaya, India. - *Ecological Indicators* in press.
- Sharma, R. S., Rana, A. and Panthari, D. 2020b. Wastewater pollution induced detrimental impacts on aquatic biodiversity: A review. - In: *Advances in Environmental Pollution Management: Wastewater Impacts and Treatment Technologies*. Agro Environ Media - Agriculture and Environmental Science Academy, Haridwar, India, pp. 113–127.

- Socolar, J. B., Gilroy, J. J., Kunin, W. E. and Edwards, D. P. 2016. How Should Beta-Diversity Inform Biodiversity Conservation? - *Trends in Ecology and Evolution* 31: 67–80.
- Soranno, P.A. Carpenter, S.R. and Elser, M.M. 1993. Zooplankton community dynamics. Cambridge University Press: 116-152.
- Stampfli, N. C., Knillmann, S., Liess, M. and Beketov, M. A. 2011. Environmental context determines community sensitivity of freshwater zooplankton to a pesticide. - *Aquatic Toxicology* 104: 116–124.
- Stoyanova, Z. and Harizanova, H. 2019. Impact of agriculture on water pollution. - *AGR* in press.
- Tilman, D., Cassman, K. G., Matson, P. A., Naylor, R. and Polasky, S. 2002. Agricultural sustainability and intensive production practices. - *Nature* 418: 671–677.
- Urban, M. C., Leibold, M. A., Amarasekare, P., De Meester, L., Gomulkiewicz, R., Hochberg, M. E., Klausmeier, C. a, Loeuille, N., de Mazancourt, C., Norberg, J., Pantel, J. H., Strauss, S. Y., Vellend, M. and Wade, M. J. 2008. The evolutionary ecology of metacommunities. - *Trends in ecology & evolution* 23: 311–7.
- Vad, C. F., Hanny-Endrédi, A., Kratina, P., Abonyi, A., Mironova, E., Murray, D. S., Samchyshyna, L., Tsakalakis, I., Smeti, E., Spatharis, S., Tan, H., Preiler, C., Petrusek, A., Bengtsson, M. M. and Ptacnik, R. 2022. Dispersal provides trophic-level dependent insurance against a heatwave in freshwater ecosystems.- *BioRxiv*, 2022-09.

- Valente-Neto, F., da Silva, F. H., Covich, A. P. and de Oliveira Roque, F. 2020. Streams dry and ecological uniqueness rise: environmental selection drives aquatic insect patterns in a stream network prone to intermittence. - *Hydrobiologia* 847: 617–628.
- Vellend, M. 2010. Conceptual synthesis in community ecology. - *Quarterly Review of Biology* 85: 183–206.
- Wato, T. W. and Amare, M. 2020. The Agricultural Water Pollution and Its Minimization Strategies – A Review. - *JRDM* in press.
- Weatherhead, E. K. and Howden, N. J. K. 2009. The relationship between land use and surface water resources in the UK. - *Land Use Policy* 26: S243–S250.
- Yang, X., Tan, J., Sun, K. H. and Jiang, L. 2020. Experimental demonstration of the importance of keystone communities for maintaining metacommunity biodiversity and ecosystem functioning. - *Oecologia* 193: 437–447.

2. Capítulo 1

Distúrbios afetam a diversidade regional e a composição de comunidades aquáticas dependendo da estrutura espacial da metacomunidade

Este capítulo encontra-se formatado conforme as normas do periódico Oikos.

2.1 Resumo

Um dos desafios atuais da ecologia é entender como comunidades biológicas são afetadas por distúrbios antrópicos em diferentes escalas. Nossos experimentos simularam distúrbios ambientais em metacomunidades planctônicas com o inseticida fipronil. Caixas d'água representaram comunidades locais que foram organizadas em conjunto para formar metacomunidades. Simulamos metacomunidades totalmente e parcialmente contaminadas, representando metacomunidades com comunidade-chave, e comparamos com metacomunidades sem contaminação. Nós revelamos que comunidades aquáticas se reorganizam local e regionalmente em resposta à contaminação por agrotóxicos. As comunidades perturbadas por fipronil diferiram na sua reorganização de acordo com os grupos biológicos, o tempo de contaminação e a forma como a contaminação atingiu espacialmente as comunidades locais na metacomunidade. Encontramos que a diversidade beta aumentou conforme o aumento da contaminação. Isso quer dizer que o contaminante causou maior variação na estrutura e composição de espécies nas metacomunidades contaminadas do que nas metacomunidades sem contaminação. As trajetórias de mudanças temporal e espacial da composição de espécies foram sincronizadas nas metacomunidades totalmente contaminadas por fipronil e diferentes entre as metacomunidades parcialmente contaminadas ou sem contaminação. O fipronil afetou de modo diferente as metacomunidades parcialmente contaminadas, sugerindo que algumas comunidades podem funcionar como comunidades-chave, compensando os efeitos de um distúrbio na metacomunidade. Nossas descobertas avançam a noção de que o uso de escalas locais e regionais são essenciais para a previsão dos riscos do uso de agrotóxicos na natureza, bem como, para entender os efeitos de outros distúrbios na diversidade regional e na composição de comunidades.

Palavras-chave: experimento, atividades antrópicas, ambientes aquáticos, biodiversidade, agrotóxicos, comunidades-chave, sincronia, trajetória temporal, espécies planctônicas

2.2 Introdução

A contaminação de ecossistemas aquáticos por agrotóxicos promove distúrbios que reduzem a biodiversidade, mudam a composição de espécies e afetam o funcionamento de ecossistemas (Karp et al. 2012, Sharma et al. 2019, Amoatey e Baawain. 2019). Desta forma, agrotóxicos podem alterar as condições ambientais de ecossistemas no espaço e no tempo, e isso pode afetar a organização de comunidades em diferentes escalas (Wojciechowski et al. 2017, Rapacciuolo e Blois 2019). Comunidades se reorganizam quando ocorrem mudanças na distribuição espacial e temporal das espécies, na dispersão das espécies entre locais, na abundância ou na composição de espécies em resposta a mudanças ambientais (Cook et al. 2018, Avolio et al. 2021, Kaarlejärvi et al. 2021). Uma metacomunidade pode ser alterada em consequência de uma reorganização das comunidades contaminadas, mas isso pode depender da estrutura espacial da mesma e da contaminação por agrotóxicos. Entender como um distúrbio pode mudar comunidades e metacomunidades ao longo do tempo poderia melhorar nossa compreensão sobre os danos causados por contaminantes químicos em ambientes aquáticos.

Em metacomunidades, comunidades com diferentes propriedades de diversidade, estabilidade e produtividade podem funcionar como comunidades-chave, contribuindo de maneira desproporcional para a dinâmica regional (Mouquet et al. 2013, Resetarits et al. 2018, Yang et al. 2020). Comunidades-chave podem ser representadas por comunidades que exercem algum tipo de influência em outras comunidades locais as quais estão conectadas (Ruhí et al. 2017). Tal como uma espécie-chave, uma comunidade-chave pode ser importante para a estabilidade, o funcionamento e manutenção de outras comunidades em uma metacomunidade (Mouquet et al. 2013,

Ruhí et al. 2017, Yang et al. 2020). Em paisagens perturbadas por agrotóxicos, comunidades-chave podem ser representadas por comunidades não perturbadas ou com perturbações mais brandas (Resetarits et al. 2018, Yang et al. 2020). As comunidades-chave funcionariam como mantenedoras da diversidade regional: a dispersão de indivíduos de diferentes espécies vindas de comunidades-chave promove a recolonização das comunidades impactadas e um possível retorno para um estado anterior ao do distúrbio (Ruhí et al. 2017, Ceron et al. 2020, Valente-Neto et al. 2020).

O uso intensivo da terra por atividades agrícolas aumenta o aporte de agrotóxicos nos ambientes aquáticos e, conseqüentemente, muda a dinâmica e a estrutura das comunidades biológicas (Karp et al. 2012, Cook et al. 2018). A contaminação de ecossistemas aquáticos limita a composição de espécies de comunidades a um conjunto de espécies mais tolerantes (Karp et al. 2012, Socolar et al. 2016, Burdon 2019). A seleção de espécies tolerantes aos contaminantes pode reorganizar as comunidades, resultando na diminuição da abundância das espécies menos tolerantes e afetando as interações entre espécies (Knillmann et al. 2018, Zhao et al. 2020). Isso ocorre porque diferentes espécies podem reagir de maneiras distintas aos contaminantes, e suas respostas podem mudar dependendo da composição de espécies da comunidade e do tipo de contaminante aos quais foram expostas (Zhao et al. 2020). Isso significa que a perda de espécies ou mudanças em suas abundâncias afetam a dinâmica das comunidades, sendo determinantes nas respostas das comunidades aos efeitos dos pesticidas em ambientes aquáticos.

Pesticidas químicos com função de inseticida frequentemente causam um aumento da mortalidade de consumidores primários, principalmente, em comunidades aquáticas sensíveis a distúrbios, como acontece com comunidades zooplanctônicas

(Hayasaka 2014, Kasai et al. 2016, Miller et al. 2020). Nestas comunidades, os efeitos dos pesticidas podem ser indicados pela redução na abundância de Cladocera e aumento da abundância de Copepoda (Polazzo 2020). Em outros casos, Cladocera podem ser mais tolerantes aos efeitos de pesticidas (Hanazato 2001, Radzikowski 2013 Fryer 1996, Brendonck e De Meester 2003) enquanto Copepoda mais sensíveis (Kwok et al. 2015, McGinty et al. 2021). Isso implica que, dependendo da interação entre a composição da comunidade e os pesticidas, espécies mais sensíveis diminuem em abundância, enquanto espécies tolerantes aumentem, causando mudanças na estrutura das comunidades (Zhao et al. 2020).

Nós desenvolvemos experimentos com metacomunidades compostas por fitoplâncton e zooplâncton, organismos sensíveis à contaminação das águas superficiais por agrotóxicos (Hayasaka 2014, Kasai et al. 2016, Miller et al. 2020). Simulamos distúrbios ambientais em metacomunidades com o pesticida agrícola fipronil para entender como as comunidades e as metacomunidades se organizam após serem contaminadas por agrotóxicos. Predizemos que a composição e a estrutura das comunidades e das metacomunidades podem mudar entre escalas espaciais e ao longo do tempo após um distúrbio. Comparamos os efeitos do distúrbio provocado pela contaminação das comunidades aquáticas sobre a dinâmica espacial e temporal em metacomunidades parcialmente contaminadas, i.e., com comunidades-chave, e totalmente contaminadas, i.e., sem comunidades-chave. Mais especificamente, nós testamos (H1) se a contaminação promove variação na composição e abundância de espécies local e regional, resultando numa homogeneização temporal das comunidades aquáticas contaminadas. Avaliamos (H2) se as comunidades contaminadas apresentam sincronia na mudança espacial na composição de espécies local e regional. Testamos (H3) se a contaminação altera a

composição temporal de espécies das metacomunidades contaminadas. Ao final, esperamos inferir se a estrutura espacial das metacomunidades ameniza temporalmente os efeitos da contaminação das comunidades, evidenciando a formação de comunidades-chave.

2.3 Material e métodos

2.3.1 Montagem do experimento

Nós realizamos o experimento no campus da Universidade Federal de São Carlos, São Carlos, Brasil, entre agosto e novembro de 2019. Posicionamos 27 caixas d'água de polipropileno de 500 litros na área experimental, sob proteção de uma tela de sombrite instalada para evitar uma incidência direta dos raios solares sobre as caixas. As caixas foram preenchidas com 400 litros de água, filtrada em carvão ativado para a retirada do cloro, e individualmente cobertas com telas de proteção de 0,75 mm de malha para impedir a dispersão entre caixas ou a partir de outras fontes de dispersores.

2.3.2 Delineamento experimental

Nós organizamos as caixas em metacomunidades formadas por conjuntos de três caixas, ou seja, uma caixa representava uma comunidade local e as três caixas representavam conjuntamente uma metacomunidade. Cada metacomunidade recebeu um de três tratamentos: (1) fipronil em toda metacomunidade (totalmente contaminada), (2) fipronil em duas caixas e uma caixa não contaminada (parcialmente contaminada, ou seja, com comunidade-chave), (3) metacomunidade livre de contaminação (sem contaminação). Cada tratamento foi replicado aleatoriamente três vezes, totalizando 27 caixas. A partir de um experimento piloto, definimos que a concentração ideal aplicada nas caixas contaminadas seria de 0,2 µg/L de fipronil

(Fig.S1). No experimento piloto, estes valores geraram alterações intermediárias, mas não letais, nas comunidades. Em condições não letais, encontramos um efeito da contaminação por fipronil suficiente para promover redução intermediária, mas não extrema na abundância de zooplâncton na metacomunidade.

Amostras de fitoplâncton foram obtidas no reservatório da represa do Lobo-Broa e de zooplâncton no reservatório do Fazzari, na região do município de São Carlos. Escolhemos essas áreas por apresentarem alta densidade populacional e diversidade de fitoplâncton e zooplâncton e, portanto, permitirem a montagem de um pool regional de espécies. Nós coletamos manualmente o fitoplâncton com auxílio de redes de 20 µm de abertura de malha, realizando 200 arrastes em superfície (5 metros) e 200 arrastes verticais em profundidade (5 metros), filtrando 800 litros de água para formar um pool de espécies. Coletamos o zooplâncton com 500 arrastes verticais utilizando redes de 68 µm de abertura de malha, filtrando 4 mil litros de água do reservatório. As comunidades inoculadas obtidas a partir das coletas de água do reservatório foram homogêneas antes serem distribuídos nas caixas d'água.

Nós inoculamos o fitoplâncton do reservatório nas caixas no mesmo dia em que realizamos a coleta. Em seguida à inoculação do fitoplâncton, adicionamos os nutrientes necessários para o estabelecimento das populações inoculadas, e aguardamos por 15 dias antes de inocular o zooplâncton. A partir do experimento piloto, definimos as concentrações usadas no experimento principal. Adicionamos em cada caixa, em um único pulso inicial, 2,5 ml de fertilizante agrícola NPK - Nitrogênio, Fósforo, Potássio, na proporção 10:10:10 (Fig. S1).

Para garantir que todas as caixas compartilhassem o máximo de similaridade em composição taxonômica fitoplanctônica, antes de inocular o zooplâncton, nós homogêizamos as caixas em três eventos, no 2º, 8º e 13º dia após a inoculação.

As homogeneizações foram feitas filtrando amostras de 30 litros de cada uma das 27 caixas com as redes de 20 μm , que misturamos em um único recipiente de 20 litros e redistribuímos igualmente entre as caixas. No 15º dia após a coleta e inoculação do fitoplâncton, inoculamos o zooplâncton em cada caixa. Nós realizamos mais dois eventos de homogeneização entre caixas no 5º e 10º dias após a inoculação do zooplâncton (Fig. S1).

Após três dias da última homogeneização de todas as comunidades, nós realizamos a primeira amostragem (T1; 1º dia de experimento) (Fig. S1). As amostragens foram feitas através da filtração de 30 litros de água em cada uma das caixas, com rede de 20 μm . Concentramos o volume de água filtrado em amostras de 5 ml. No segundo dia de experimento, realizamos um único evento de contaminação por fipronil (C1) de acordo com os tratamentos. Preparamos uma solução de fipronil na concentração 2 mg/L diluindo com agitador o produto comercial em pó Regent em água, da qual 200 mL foi diluída em cada caixa contendo aproximadamente 400 litros de água. Um dia após o evento de contaminação, nós realizamos uma segunda amostragem (T2) seguindo os mesmos procedimentos da primeira amostragem. Quatro dias depois, nós realizamos o primeiro evento de dispersão (D1) entre as três comunidades de cada metacomunidade. A dispersão foi simulada através da retirada de 4 litros de água de cada caixa, que representou 1% da taxa de dispersão de cada comunidade, totalizando 3% de dispersão dentro da metacomunidade. A água retirada de cada caixa foi acondicionada conjuntamente num mesmo recipiente de 12 litros, homogeneizados gentilmente, e então retornados na mesma quantidade (4 litros) para as caixas. Este procedimento foi repetido em todas as metacomunidades. Quatro dias após o primeiro evento de dispersão, nós realizamos uma terceira amostragem (T3). Quatro dias depois da terceira amostragem, nós fizemos mais um evento de dispersão

(D2), que foi seguido de uma quarta amostragem (T4) três dias depois. Nós realizamos mais um evento de contaminação (C2) dois dias após a quarta amostragem, e três dias depois realizamos a quinta amostragem (T5). Dois dias após a quinta amostragem realizamos mais um evento de dispersão. Em seguida, realizamos a sexta, e última, amostragem (T6), dois dias após a dispersão. O período manipulativo das comunidades teve duração total de 55 dias, sendo 30 dias de aclimatação e estabilização das comunidades e metacomunidades nos mesocosmos, e 25 dias de experimento manipulativo.

2.3.3 Identificação e quantificação do zooplâncton

A identificação e quantificação do zooplâncton foram realizadas em lupa, com uma placa quadriculada de acrílico, e em microscópio com uma câmara de sedgewick rafter, com o apoio de especialistas e guias de identificação (Sendacz e Kubo 1982, Elmoor-Loureiro 1997, Neves 2011). Coramos as amostras, quando necessário, com o corante rosa de bengala para melhorar a identificação das estruturas e a quantificação dos indivíduos. Após corarmos as amostras, nós retiramos 1 ml por vez de cada amostra, que foi diluído em água, para identificar e quantificar copépodos, copepoditos e cladoceras na lupa e rotíferos e náuplios no microscópio, até obter uma amostragem mínima de 50 indivíduos de cada grupo. Ao final da quantificação, nós registramos todo o volume quantificado, medimos com proveta o volume não quantificado e unimos ambos os volumes em um mesmo recipiente. A partir dos volumes quantificados e não quantificados da amostra, nós estipulamos a densidade de indivíduos por ml.

2.3.4 Análises dos dados

Analizamos a variação temporal e espacial da diversidade gama, da diversidade beta espacial e temporal e as métricas de mudança temporal da composição considerando todas as espécies e separadamente para Cladocera e Copepoda, como será descrito mais especificamente nas próximas seções abaixo.

2.3.4.1 Diversidade gama na metacomunidade

Analizamos como a diversidade regional responde a um distúrbio mensurando as variações temporais da diversidade gama em resposta ao contaminante para testar a H1. Estimamos a diversidade gama (γ) das metacomunidades com dados de abundância das espécies, usando a série de Hill de ordem $q = 2$, para um nível de cobertura de 99% da amostra, sem intervalo de confiança definido. O parâmetro q controla a sensibilidade da medida à abundância de espécies (Chao et al. 2014, Hsieh et al. 2016, Chao et al. 2020). Usamos o parâmetro $q = 2$, que é equivalente ao índice de diversidade de Simpson, para considerar os efeitos da abundância das espécies dominantes na mudança da diversidade de espécies nas metacomunidades. As análises de diversidade gama foram realizadas usando o pacote *iNEXT* (Hsieh et al. 2016) no programa R (v4.2.1, R Core Team 2022).

2.3.4.2 Diversidade beta na metacomunidade (diversidade espacial)

Ainda para testar a H1 se a diversidade regional mudou em resposta ao distúrbio, estimamos a diversidade beta (β) espacial – variação na composição entre caixas – em cada um dos tempos amostrados com base em dados de abundância e incidência das espécies. Calculamos a dissimilaridade de Bray-Curtis como uma medida de

diversidade β baseada na abundância (β BRAY) (Baselga 2017). Calculamos a dissimilaridade de Sørensen (β SOR) como uma medida de diversidade β baseada na incidência das espécies (Baselga 2010, 2012), com base nos dados de abundância transformados para presença e ausência. As análises de diversidade beta foram realizadas usando o pacote *betapart* (Baselga e Orme 2012) no programa R.

2.3.4.3 Diversidade beta temporal na metacomunidade

Avaliamos se o contaminante sincronizou a composição das comunidades calculando as trajetórias de mudança temporal e espacial nas composições de espécies das comunidades e das metacomunidades. Medimos a variabilidade temporal da abundância das espécies transformadas com base na distância de Hellinger (Lamy et al. 2021). Calculamos as trajetórias de mudanças medindo a variação temporal da abundância da comunidade local (para testar a H1) e a sincronia espacial entre essas comunidades locais (para testar a H2) (Wang e Loreau 2014). A variabilidade temporal de cada comunidade foi definida como o coeficiente de variação na abundância ao longo do tempo. A variabilidade média temporal da comunidade em escala local foi definida como a média ponderada da variabilidade da comunidade do tempo, que corresponde à diversidade beta temporal local ($BD\alpha$) (Lamy et al. 2021). E a variabilidade da comunidade em escala regional foi definida como a variabilidade temporal na abundância na escala da metacomunidade, que corresponde à diversidade beta temporal regional de toda a metacomunidade ($BD\gamma$) (Lamy et al. 2021). Calculamos a sincronia espacial das comunidades locais definida como a sincronia espacial da abundância total da comunidade ao longo do tempo (Wang e Loreau 2014).

Avaliamos as mudanças temporais na composição das metacomunidades para responder a H1 analisando a variação na composição de espécies entre tempos sequenciais, usando o tempo inicial do experimento como referência. Calculamos as mudanças na composição de espécies usando uma matriz de dissimilaridade de Bray-Curtis. A mudança de composição é a distância entre os centróides de períodos de tempo comparados que varia de 0 a 1, comunidades iguais têm distâncias iguais a 0 e comunidades diferentes entre si iguais a 1. As análises de diversidade beta temporal foram feitas em R com os pacotes *Itmc* (Wang e Loreau 2014), *codyn* (Hallett et al. 2014), *ecotraj* (De Cáceres et al. 2019).

2.3.4.5 Métricas de mudanças na composição de espécies

Para testar nossa H3, medimos se as mudanças temporais na composição de espécies nas metacomunidades responderiam de maneiras diferentes aos efeitos do contaminante. Calculamos as métricas de mudança na riqueza, na equitabilidade e no reordenamento de espécies (rank-abundância) para avaliar as mudanças nas comunidades. Usamos cada medida para quantificar diferentes aspectos de mudanças da comunidade e investigar como essas métricas foram afetadas pelos tratamentos ao longo do tempo nas metacomunidades. Representamos as mudanças na comunidade usando curvas de abundância de classificações baseadas em dados de abundância que incorporam a identidade das espécies (RAC) (Avolio et al. 2019, 2021). Calculamos as diferenças na riqueza, na equitabilidade e no rank-abundância das metacomunidades para cada tratamento em cada tempo do experimento.

Usamos essas medidas de diferenças para identificar se a dissimilaridade na composição e na abundância das espécies resultaram em mudanças na estrutura da metacomunidade ao longo do tempo em razão dos tratamentos. As mudanças na

equitabilidade indicam uma variação temporal nas abundâncias entre as espécies na metacomunidade. Já as mudanças nos rank-abundâncias indicam uma inversão das abundâncias das espécies na metacomunidade, onde as espécies mais raras estariam se tornando as mais abundantes ou vice-versa. As mudanças na riqueza de espécies foram indicadas pelos ganhos de espécies resultando em maior riqueza e perdas de espécies resultando em menor riqueza. Contudo, a ausência de sinais de mudanças na riqueza de espécies pode indicar que ganhos e perdas podem se anular e resultar em nenhuma mudança na riqueza. As análises de mudança foram realizadas usando o pacote *codyn* (Hallett et al. 2014) no programa R.

2.3.4.6 Modelos Lineares Generalizados

Usamos modelos lineares generalizados (GLM) com distribuição Gaussiana para testar a relação entre tratamentos e diversidade gama e beta temporal e espacial e métricas de mudança na composição das metacomunidades. Construímos os modelos para cada variável resposta, testando os efeitos principais do tempo e dos tratamentos das metacomunidades como fatores fixos de modo interativo e aditivo. Na ocasião em que o modelo com interação não foi significativo, reajustamos para o modelo aditivo.

Geramos comparações par-a-par específicas com teste de Tukey a posteriori dos GLM quando detectamos uma relação entre a variável resposta e os tratamentos. Especificamente, quando a interação entre tempo e tratamento foi associada a um $p < 0.05$, nós comparamos os tratamentos entre si no tempo inicial (T1) e final (T6). Mas quando a interação entre tempo e tratamento foi associada a um $p > 0.05$ e o tratamento foi associado a um $p < 0.05$, nós comparamos somente os tratamentos entre si, independente do tempo. Quando somente o tempo foi associado com $p <$

0.05, nós não realizamos comparações entre tempos. Já as comparações par-a-par com teste de Tukey entre as métricas de mudança na composição foram feitas entre a mudança do primeiro (T1) para o segundo tempo (T2) e o penúltimo (T5) e último (T6) tempo. As análises foram feitas em R com os modelos executados usando o pacote *stats* (R Core Team ANOVA) e *emmeans* (Lenth et al. 2022).

2.4 Resultados

Nós encontramos 22 espécies de organismos zooplanctônicos, sendo onze espécies de Cladocera e onze de Copepoda. Os cladóceros foram mais abundantes, representados principalmente pelas espécies de *Bosmina freyi*, *Moina minuta*, *Ilyocryptus spinifer* e *Macrothrix* cf. *squamosa*. Os copépodos foram predominantemente representados por naúplios de Cyclopoida, e naúplios e copepoditos de Calanoida. Estimamos uma densidade média de 301,30 ind./m³ por caixa em cada evento de amostragem.

2.4.1 Diversidade gama na metacomunidade

A diversidade regional (Simpson) de Cladocera variou entre tratamentos dependendo do tempo (Figura 1a; F-Interação Tempo:Contaminação = 29,30; p = 0,001; R² = 0,62; Tabela S1). A diferença entre os tratamentos apareceu somente na parte final do experimento. Na última coleta (T6), a diversidade gama foi maior nas metacomunidades sem contaminação do que nas que estavam parcialmente (com comunidade-chave) ou totalmente contaminadas (com todas as comunidades poluídas) (Figura 1a). A diversidade regional de Cladocera foi similar entre as metacomunidades parcialmente e totalmente contaminadas no final do experimento

(Figura 1a; Tabela S2).

Já a diversidade regional de Copepoda variou entre os tratamentos e ao longo do tempo, mas de forma independente (Figura 1b; Tempo: $F = 21,60$; $p = <0,001$; Contaminação: $F = 9,91$; $p = 0,007$; $R^2 = 0,40$). Ou seja, não houve interação estatística entre essas variáveis (Tabela S1). As comparações par-a-par indicaram que a diversidade regional de Copepoda foi menor nas metacomunidades totalmente contaminadas, porém similar entre as sem contaminação e parcialmente contaminadas (Tabela S2). Ou seja, as comunidades-chave mantiveram a diversidade gama de Copepoda similar a das metacomunidades não contaminadas.

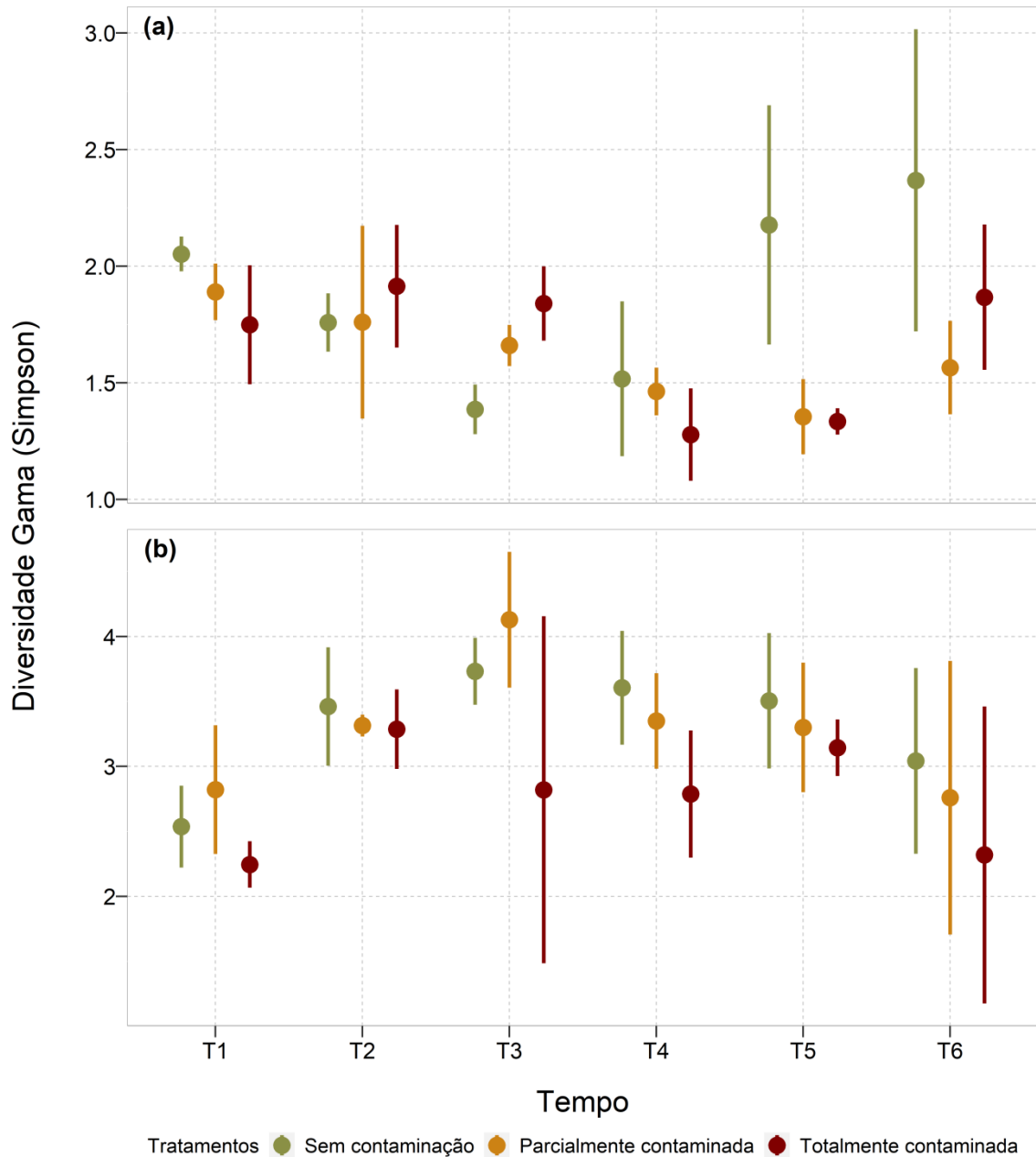


Figura 1. Diversidade gama (Simpson) de Cladocera (a) e Copepoda (b) ao longo do tempo em metacomunidades sem contaminação (verde), parcialmente contaminadas (amarelo) e totalmente contaminadas (vermelho). As barras indicam o desvio padrão e os pontos indicam a média.

2.4.2 Diversidade beta na metacomunidade (beta espacial)

Nós encontramos que a variação espacial na abundância das espécies de Cladocera entre comunidades (diversidade beta espacial) não foi afetada pelos tratamentos ao longo do tempo (Figura 2a, Bray-Curtis - Tempo: $F = 5,00$; $p = 0,2$;

Contaminação: $F = 2,00$; $p = 0,4$; $R^2 = 0,16$). Já a incidência das espécies de Cladocera variou em função do tempo sem efeitos dos tratamentos (Figura 2c, Sorensen - Tempo: $F = 5,00$; $p < 0,001$; Contaminação: $F = 2,00$; $p = 0,5$; $R^2 = 0,42$).

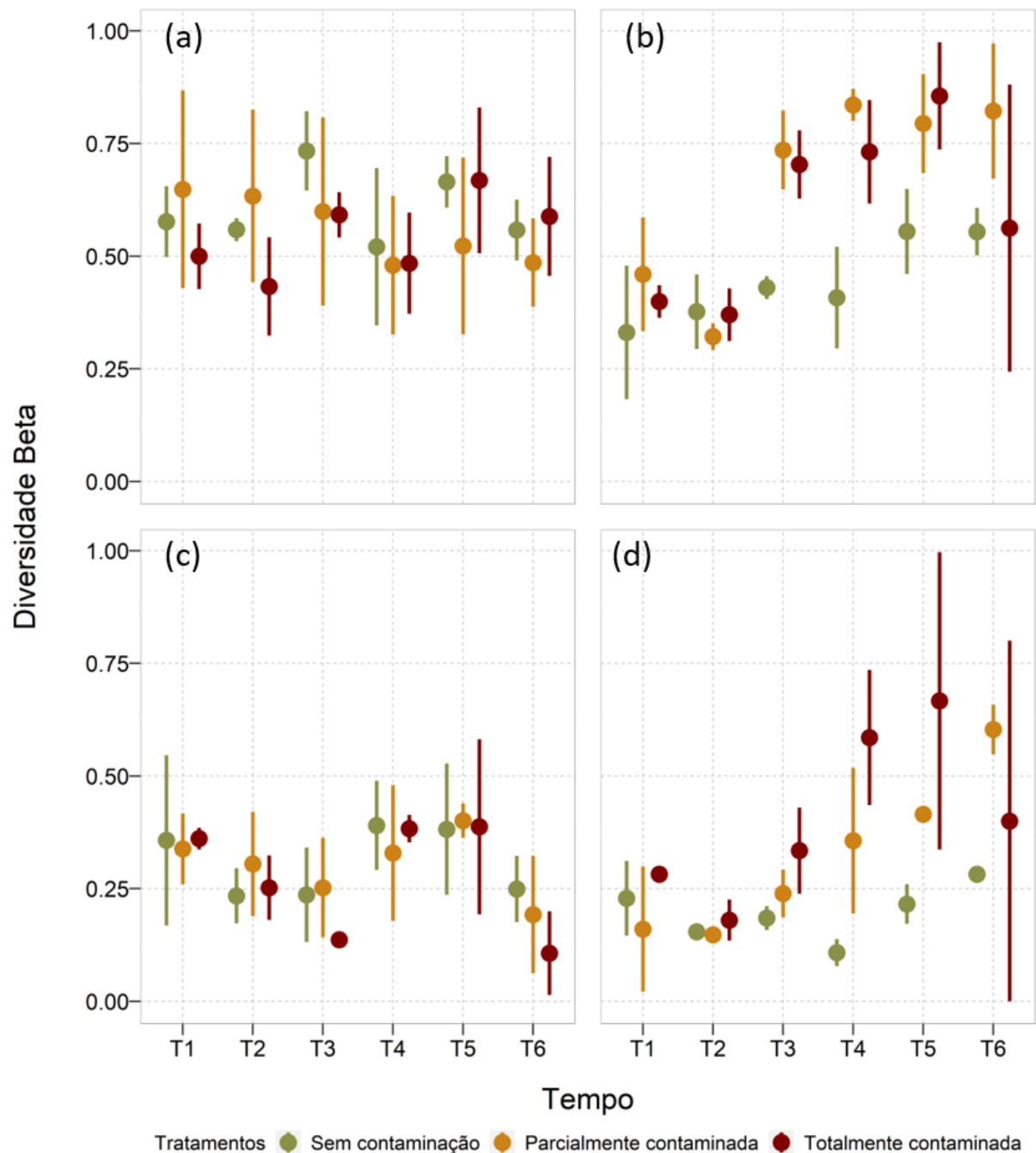


Figura 2. Diversidade beta espacial ao longo do tempo de Cladocera (a, c) e Copepoda (b, d) em metacomunidades sob efeito dos tratamentos sem contaminação (verde), parcialmente contaminadas (amarelo) e totalmente contaminadas (vermelho), estimada com os coeficientes de Bray-Curtis (a, b) e

Sorensen (c, d). As barras indicam o desvio padrão e os pontos indicam a média.

A diversidade beta espacial de Copepoda variou de forma interativa em função do tempo e tratamento para abundância (Figura 2b, Bray-Curtis - $F_{\text{Interação Tempo:Contaminação}} = 10,0$; $p = 0,01$; $R^2 = 0,78$) e incidência das espécies (Figura 2d, Sorensen - $F_{\text{Interação Tempo:Contaminação}} = 10,0$; $p = 0,01$; $R^2 = 0,66$). As comparações par-a-par indicaram que no final do experimento (T6), a diversidade beta de Copepoda baseada em Bray-Curtis foi maior nas metacomunidades parcialmente contaminadas do que naquelas totalmente ou sem contaminação (Tabela S2). Também na última coleta (T6), a diversidade beta de Sorensen foi maior nas metacomunidades parcialmente contaminadas do que nas não contaminadas (Tabela S2).

2.4.3 Diversidade beta temporal

Nós encontramos que a variação temporal na composição de espécies das comunidades locais (i.e., diversidade beta temporal local) foi afetada pela contaminação (Figura 3a, $F = 6,42$; $p = 0,005$; $R^2 = 0,35$). As comparações par-a-par indicaram que a diversidade beta temporal local foi menor nas comunidades em metacomunidades sem contaminação (controle), em comparação aos outros dois tratamentos de fipronil (Tabela S3-A). A diversidade beta temporal local não foi diferente entre as metacomunidades parcialmente contaminadas e totalmente contaminadas. Ou seja, a comunidade-chave não fez com que a variação temporal local nas metacomunidades parcialmente contaminadas fosse diferente da variação local nas metacomunidades totalmente contaminadas.

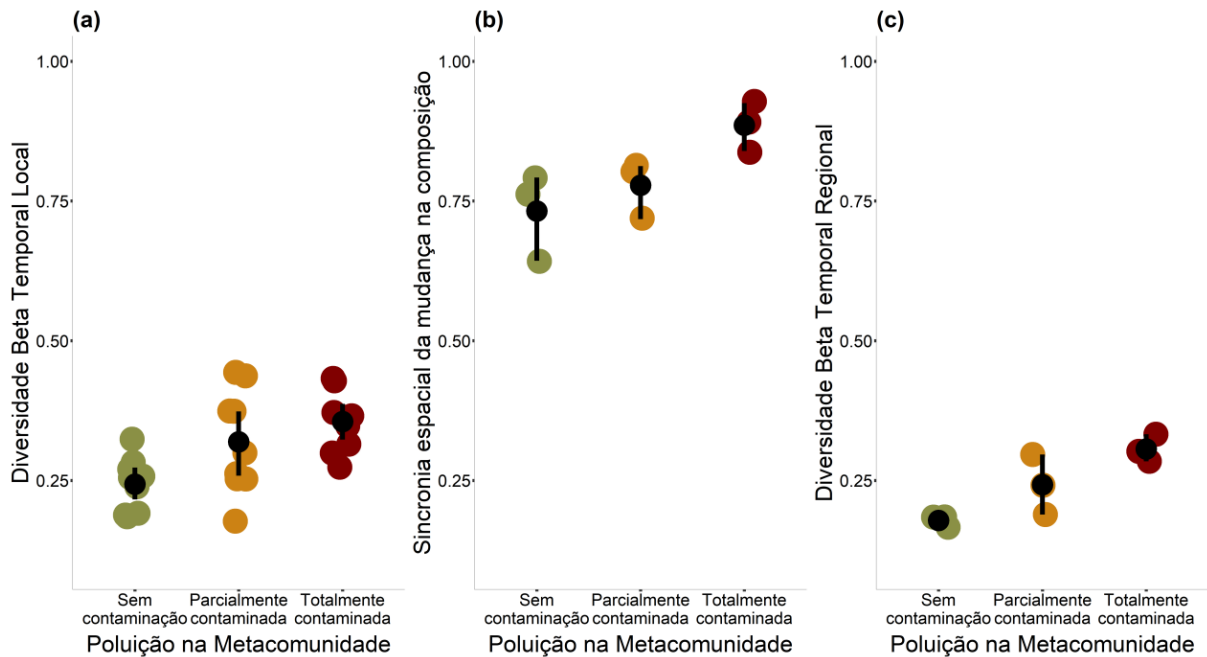


Figura 3. Variação temporal na composição de espécies representada pelas mudanças da diversidade beta temporal local (a) e regional (c), e a variação da sincronia espacial da mudança na composição (b). Os pontos representam os dados observados em si. As barras (preto) indicam o desvio padrão e os pontos nelas indicam a média. As cores representam os tratamentos, as metacomunidades sem contaminação (verde), parcialmente contaminadas (amarelo) e totalmente contaminadas (vermelho).

Nós encontramos que a sincronia da trajetória temporal das comunidades locais (sincronia espacial) também foi afetada pelos tratamentos (Figura 4; $F = 5,18$; $p = 0,04$; $R^2 = 0,63$). As comparações par-a-par indicaram que, diferentemente da diversidade beta temporal local, a sincronia espacial nas metacomunidades sem contaminação não diferiu das parcialmente contaminadas, sendo menor, em ambos os casos, que a sincronia espacial nas metacomunidades totalmente contaminadas (Figura 3-b; Tabela S3-B). Ou seja, as comunidades locais tiveram trajetórias temporais mais similares entre si nas metacomunidades totalmente contaminadas, enquanto as trajetórias temporais foram mais diferentes nos outros dois tipos de metacomunidades (Figura 4).

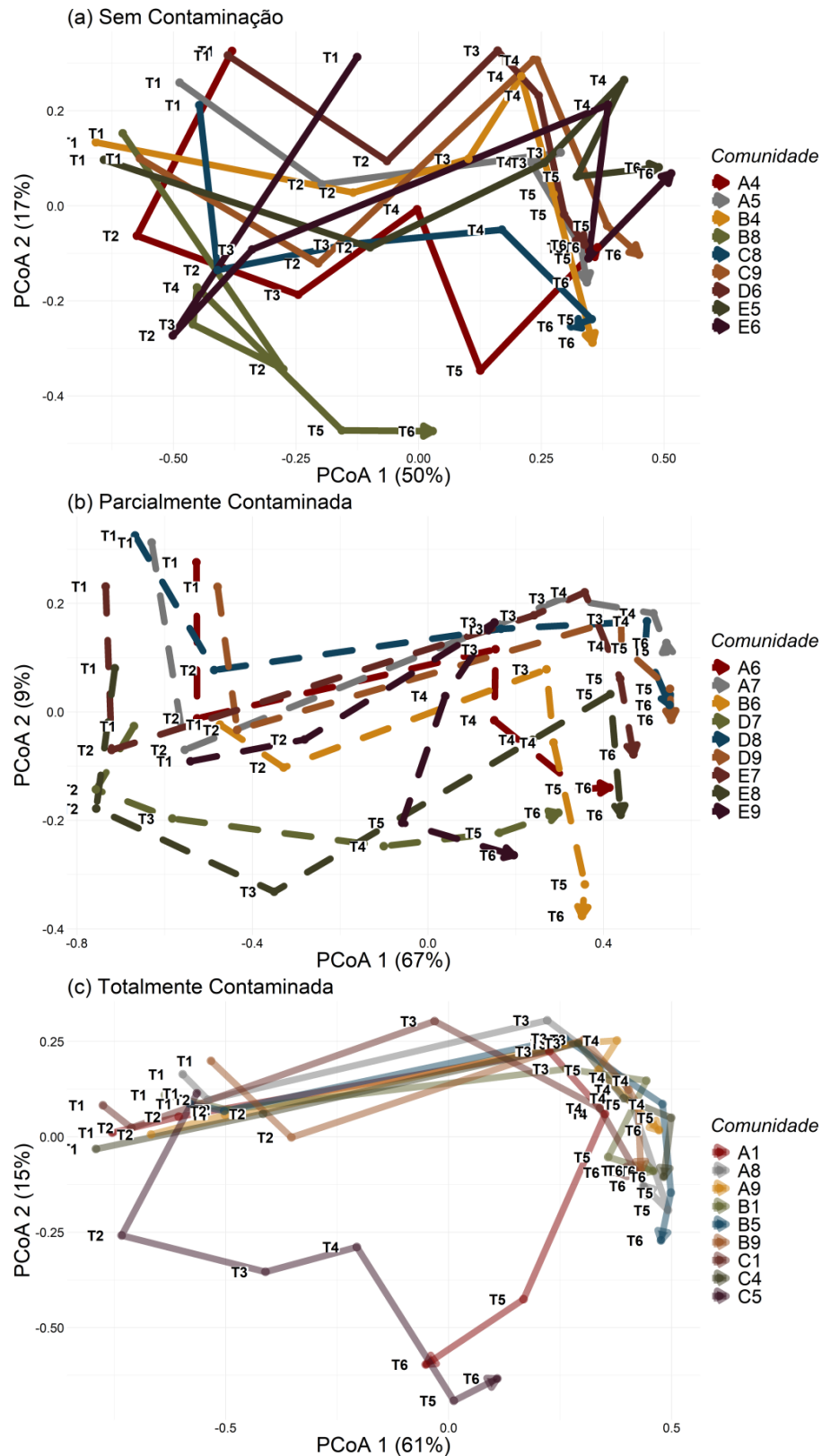


Figura 4. Trajetória temporal das comunidades locais representada no espaço bidimensional (Análise de Coordenadas Principais). Trajetória temporal das comunidades locais sem contaminação (a), parcialmente contaminadas (b) e totalmente contaminadas (c). Os números representam a sequência

temporal das amostragens. As cores e os tipos de seta representam comunidades locais em cada um dos tratamentos.

Como consequência da diversidade beta temporal local e sincronia espacial entre comunidades, a diversidade beta temporal regional também diferiu entre tratamentos (Figura 3c, $F = 10,19$; $p = 0,01$; $R^2 = 0,77$). As comparações par-a-par indicaram que todos os tratamentos diferiram entre si (Tabela S3-C). A diversidade beta temporal regional aumentou conforme o aumento na contaminação (Figura 3c). A estrutura e composição de espécies variou menos temporalmente nas metacomunidades sem contaminação e mais nas metacomunidades contaminadas.

A maior mudança temporal na composição de espécies aconteceu entre o tempo 1 e o tempo 3 nas metacomunidades parcialmente e totalmente contaminadas (Figura 5a; $F_{\text{Interação Tratamento:Tempo}} = 2,48$; $p = 0,03$; $R^2 = 0,80$). As comparações par-a-par entre os tratamentos (somente para a mudança entre o tempo 1 e 3) indicaram que as metacomunidades parcialmente e totalmente contaminadas variaram mais que as não contaminadas, mas não diferiram entre si (Tabela S4). Depois do tempo 3, a composição de espécies ficou mais similar à do tempo 1, independente do tratamento. Essa diferença entre os tempos 1 e 3 parece ter sido causada pela resposta dos Copepoda ao fipronil. Enquanto a composição de Cladocera mudou em função do tempo de maneira aparentemente linear e independente do tratamento (Figura 5b), a composição de Copepoda mudou fortemente a partir do tempo 3 nas metacomunidades parcialmente e totalmente contaminadas (Figura 5c). As comparações para-a-par entre os tratamentos (somente para a mudança entre o tempo 1 e 3) indicaram que a composição de Copepoda mudou mais fortemente nas metacomunidades totalmente contaminadas, seguidas pelas parcialmente e não contaminadas – todas diferiram entre si. Ou seja, a poluição afetou de modo diferente

as metacomunidades com comunidade chave.

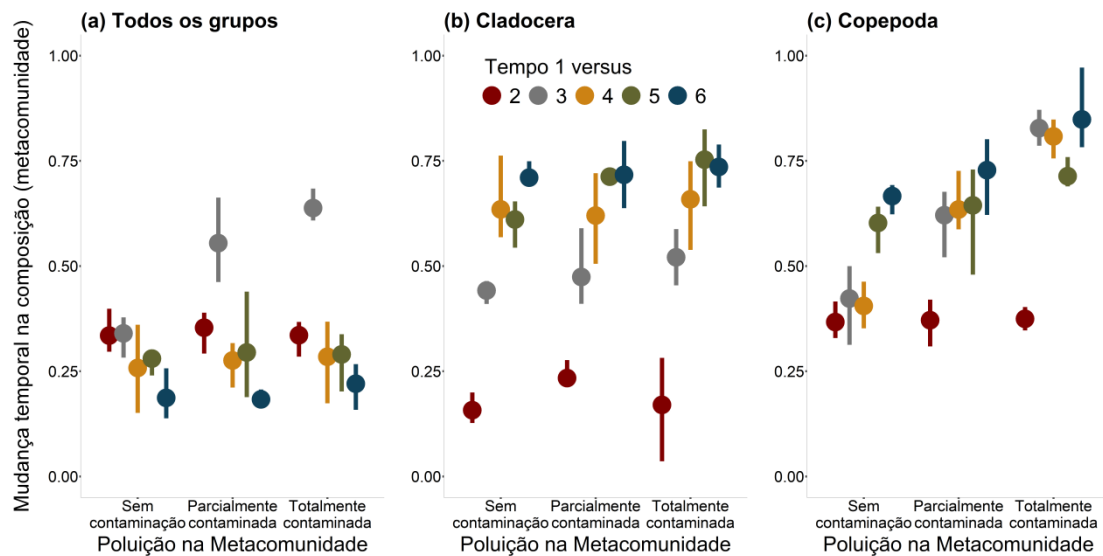


Figura 5. Mudança na composição das metacomunidades entre tempos sequenciais usando o tempo 1 como referência. As mudanças foram observadas considerando todos os grupos (a) e separadamente entre os grupos de Cladocera (b) e Copepoda (c). As cores representam as comparações entre os tempos em cada tratamento. As barras indicam o desvio padrão e os pontos indicam a média.

2.4.4 Métricas de mudança na composição de espécies

As métricas de mudanças na composição de espécies (mudança na riqueza, no rank-abundância e na equitabilidade) de Cladocera não foram afetadas pelos tratamentos, tendo variado somente em função do tempo. Encontramos que, independente do tratamento, as metacomunidades de Cladocera apresentaram perda de espécies (Tempo: $F = 36,00$; $p < 0,001$), mudanças no rank-abundância (Tempo: $F = 12,60$; $p < 0,001$) e na equitabilidade das espécies (Tempo: $F = 41,30$; $p < 0,001$) ao longo do tempo.

Para Copepoda, a magnitude da diferença da riqueza entre os tempos iniciais (diferença entre T1 e T2) e finais (diferença entre T5 e T6) do experimento dependeu de uma interação estatística entre o tempo e tratamento ($F = 16,50$; $p = 0,03$). As

comparações par-a-par indicaram que a mudança na riqueza entre os tempos T5 e T6 foi diferente entre as metacomunidades totalmente e parcialmente contaminadas ($p = 0,01$). As metacomunidades totalmente contaminadas perderam mais espécies entre o T5 e o T6 (Tabela S5). Também observamos que as mudanças no rank-abundância de espécies foram diferentes entre os tratamentos (Contaminação: $F = 8,12$; $p = 0,01$), independente do intervalo de tempo considerado. As maiores mudanças no rank-abundância aconteceram nas metacomunidades totalmente contaminadas em comparação com as parcialmente contaminadas ($p = 0,02$). Por fim, não encontramos diferenças nas mudanças na equitabilidade entre tratamentos ou no intervalo de tempo considerado (Tempo: $F = 4,08$; $p = 0,4$; Contaminação: $F = 0,03$; $p = >0,900$; F-Interação Tempo:Contaminação= $14,10$; $p = 0,07$).

2.5 Discussão

Nosso estudo experimental revela como comunidades aquáticas que diferem em sua estrutura espacial se reorganizam local e regionalmente em resposta a contaminação por agrotóxicos. Observamos que a reorganização de comunidades perturbadas por um pesticida pode depender do grupo biológico, do tempo, e da estrutura espacial da contaminação na metacomunidade. O efeito da contaminação por fipronil foi mais forte entre os copépodos em comparação aos cladóceros, causado principalmente pela perda de espécies e por mudanças na distribuição de abundância das espécies após a contaminação. Mas os efeitos da contaminação foram amenizados temporalmente em metacomunidades que continham uma comunidade-chave (i.e., uma comunidade não contaminada). Por exemplo, a diversidade beta temporal em metacomunidades parcialmente contaminadas foi similar à de metacomunidades sem contaminação. As metacomunidades totalmente

contaminadas perderam mais espécies que as parcialmente contaminadas. Ou seja, a estrutura espacial da contaminação teve papel fundamental na manutenção da dinâmica regional das metacomunidades aquáticas. A presença de comunidades-chave, que não são afetadas por poluição e estão conectadas a comunidades poluídas, permitiu a reorganização de metacomunidades a níveis pré-distúrbio.

O pesticida fipronil causou variação temporal na estrutura e na composição das espécies das comunidades locais. Nossos resultados mostram que a diversidade beta temporal foi menor nas comunidades que não foram contaminadas. Este resultado indica que a composição de espécies nessas comunidades mudou temporalmente menos entre si do que as comunidades contaminadas. Porém, a diferença temporal provocada pela contaminação das comunidades locais por fipronil não foi observada espacialmente entre todas as comunidades. As comunidades locais nas metacomunidades sem contaminação e parcialmente contaminadas foram menos síncronas espacialmente entre si. Isso quer dizer que a contaminação por fipronil não causou uma diminuição da variação espacial entre as comunidades locais nas metacomunidades parcialmente contaminadas. Isso sugere um efeito positivo de comunidades-chave compensando alguns dos efeitos negativos de distúrbios ambientais (Mouquet et al. 2013). Já nas metacomunidades totalmente contaminadas, a sincronia espacial foi maior em razão da menor variação espacial entre comunidades locais. Isto significa que o evento de contaminação por fipronil sincronizou a dinâmica das comunidades locais espacial e temporalmente nas metacomunidades totalmente contaminadas. Esses resultados reforçam que a contaminação por fipronil causa variações na abundância e incidência das espécies (Kasai et al. 2016, Hashimoto et al. 2020).

A presença de comunidades não contaminadas, que chamamos de comunidades-chave, teve efeito positivo na dinâmica das metacomunidades. A contaminação por fipronil fez com que a composição de espécies variasse mais entre as comunidades em metacomunidades parcialmente contaminadas e de modo similar nas metacomunidades não contaminadas. Este resultado não indica que o pesticida não mudou a composição de espécies, mas sim que ele não alterou a variação na composição dentro de metacomunidades parcialmente ou totalmente contaminadas. A maior diversidade beta espacial nas metacomunidades parcialmente contaminadas foi causada principalmente por mudanças na densidade de indivíduos por espécie, mas não por perda ou substituição de espécies. Este resultado sugere que os efeitos negativos do fipronil foram menores nas metacomunidades parcialmente contaminadas em razão da presença de comunidades-chave, que contribuíram para a manutenção parcial da diversidade gama (Mouquet et al. 2013, Ruhí et al. 2017, Ceron et al. 2020). Sugerimos com esses resultados que a presença de comunidades-chave pode contribuir para a reorganização de metacomunidades parcialmente impactadas compensando os efeitos negativos de distúrbios.

Os efeitos do fipronil foram mais fortes sobre Copepoda do que Cladocera. Ao longo do tempo, Copepoda perdeu mais espécies e sofreu mais mudanças no rank-abundância e na equitabilidade em comparação a Cladocera, principalmente, nas comunidades totalmente contaminadas. Copepoda compreende um grupo de organismos com diferentes estratégias de vida, incluindo estágios naupliar, juvenil e adulto (Gutierrez et al. 2010). Diante das diversas mudanças comportamentais e alimentares que os indivíduos de Copepoda passam ao longo do seu ciclo de vida, é esperado que esses organismos sejam mais sensíveis aos efeitos de impactos antrópicos que promovam contaminação de ambientes naturais (Kwok et al. 2015,

McGinty et al. 2021). Além disso, alguns Copepoda podem apresentar diferenças na resposta a agentes tóxicos entre sexos, com maiores efeitos nos machos do que nas fêmeas. A sensibilidade dos machos aos efeitos de pesticidas pode resultar em uma menor capacidade de fertilização das fêmeas, mudanças no comportamento sexual e uma redução no crescimento populacional (Bejarano et al. 2005).

Uma das possíveis explicações para Cladocera ter sido menos sensível aos efeitos do fipronil é que os pesticidas podem exercer efeitos específicos entre as espécies de zooplâncton (Hanazato 2001). Espécies menos tolerantes diminuem sua abundância enquanto espécies mais tolerantes aumentam dependendo da interação entre a composição de espécies da comunidade e os pesticidas (Knillmann et al. 2018, Zhao et al. 2020, Polazzo 2020). Observamos uma mudança na dominância das espécies de Cladocera. Essa resposta é encontrada em outros estudos que indicam maior tolerância de espécies de rotíferos e *Bosmina* aos efeitos de pesticidas (Hanazato 2001). Outra possível explicação para isso pode ser que alguns Cladocera apresentam estratégias de sobrevivência e adaptação contra adversidades ambientais (Radzikowski 2013). Os cladóceros geralmente se reproduzem de maneira assexuada, o que permite que suas populações aumentem rapidamente. Em condições adversas uma das adaptações dos Cladocera que permitem a sobrevivência da espécie nesses períodos é a produção de ovos de resistência (Fryer 1996, Brendonck e Meester 2003).

Nosso estudo experimental indica que a presença de pesticidas em ecossistemas aquáticos, mesmo que em doses sub-letais (e.g. fipronil [0,2 µg/L]), pode causar diminuição de diversidade regional e mudança na composição de comunidades. Concluimos que a contaminação por fipronil causou mudanças na abundância e na

incidência das espécies, que conseqüentemente alteraram a estrutura, composição e diversidade das metacomunidades. Nossos resultados indicam que a estrutura espacial da contaminação deve ser considerada em análises de bacias hidrográficas. Uma das implicações que emerge das nossas descobertas é a possibilidade de que algumas comunidades possam funcionar como comunidades-chave, compensando os efeitos negativos provocados por um distúrbio na metacomunidade. Também indicamos que uma abordagem de análise da diversidade beta espaço-temporal ajuda a identificar comunidades-chave importantes para a dinâmica das metacomunidades. Por fim, sugerimos que o uso de escalas locais e regionais são essenciais para a previsão mais robusta dos riscos do uso de agrotóxicos na natureza, bem como, para entender os efeitos de outros distúrbios na diversidade regional e na composição de comunidades.

Agradecimentos: O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001; Fundação de Amparo à Pesquisa do estado de São Paulo (FAPESP), processos #2019/06291-3 e #2015/18790-3; Rufford Foundation 26823-1; Universal CNPq 409215/2018-0; e do processo 309496/2021-7, CNPq.

Referências

- Amoatey, P. and Baawain, M. S. 2019. Effects of pollution on freshwater aquatic organisms. - *Water Environment Research* 91: 1272–1287.
- Avolio, M. L., Carroll, I. T., Collins, S. L., Houseman, G. R., Hallett, L. M., Isbell, F., Koerner, S. E., Komatsu, K. J., Smith, M. D. and Wilcox, K. R. 2019. A comprehensive approach to analyzing community dynamics using rank abundance curves. - *Ecosphere* in press.
- Avolio, M. L., Komatsu, K. J., Collins, S. L., Grman, E., Koerner, S. E., Tredennick, A. T., Wilcox, K. R., Baer, S., Boughton, E. H., Britton, A. J., Foster, B. and Gough, L. 2021. Determinants of community compositional change are equally affected by global change.: 1–13.
- Baselga, A. 2010. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. - *Global Ecology and Biogeography* 19: 134–143.
- Baselga, A. 2012. The relationship between species replacement, dissimilarity derived from nestedness, and nestedness. - *Global Ecology and Biogeography* 21: 1223–1232.
- Baselga, A. 2017. Partitioning abundance-based multiple-site dissimilarity into components: balanced variation in abundance and abundance gradients. - *Methods in Ecology and Evolution* 8: 799–808.
- Baselga, A. and Orme, C. D. L. 2012. Betapart: An R package for the study of beta diversity. - *Methods in Ecology and Evolution* 3: 808–812.

- Bejarano, A. C., Chandler, G. T. and Decho, A. W. 2005. Influence of natural dissolved organic matter (DOM) on acute and chronic toxicity of the pesticides chlorothalonil, chlorpyrifos and fipronil on the meiobenthic estuarine copepod *Amphiascus tenuiremis*. - *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 321: 43–57.
- Brendonck, L. and De Meester, L. 2003. Egg banks in freshwater zooplankton: evolutionary and ecological archives in the sediment. - *Hydrobiologia* 491: 65–84.
- Burdon, F. J., Munz, N. A., Reyes, M., Focks, A., Joss, A., Räsänen, K., Altermatt, F., Eggen, R. I. L. and Stamm, C. 2019. Agriculture versus wastewater pollution as drivers of macroinvertebrate community structure in streams. - *Science of The Total Environment* 659: 1256–1265.
- Ceron, K., Santana, D. J. and Valente-Neto, F. 2020. Seasonal patterns of ecological uniqueness of anuran metacommunities along different ecoregions in Western Brazil. - *PLoS ONE* 15: 1–14.
- Chao, A., Gotelli, N. J., Hsieh, T. C., Sander, E. L. and Colwell, R. K. 2014. Rarefaction and Extrapolation with Hill Numbers: A Framework for Sampling and Estimation in Species Diversity Studies The Harvard community has made this article openly available. Please share how this access benefits you. Your story matters. - *Ecological Monographs* 84: 45–67.
- Chao, A., Kubota, Y., Zelený, D., Chiu, C. H., Li, C. F., Kusumoto, B., Yasuhara, M., Thorn, S., Wei, C. L., Costello, M. J. and Colwell, R. K. 2020. Quantifying

- sample completeness and comparing diversities among assemblages. - *Ecological Research* 35: 292–314.
- Cook, L. M. and Graham, C. S. 1996. Evenness and species number in some moth populations. - *Biological Journal of the Linnean Society* 58: 75–84.
- Cook, S. C., Housley, L., Back, J. A. and King, R. S. 2018. Freshwater eutrophication drives sharp reductions in temporal beta diversity. - *Ecology* 99: 47–56.
- De Cáceres, M., Coll, L., Legendre, P., Allen, R. B., Wiser, S. K., Fortin, M., Condit, R. and Hubbell, S. 2019. Trajectory analysis in community ecology. - *Ecol Monogr* in press.
- Elmoor-Loureiro, L. M. A. 1997. Manual de Identificação de Cladóceros Límnicos do Brasil.
- Fryer, G. 1996. Diapause, a potent force in the evolution of freshwater crustaceans.: 14.
- Gutierrez, M. F., Gagneten, A. M. and Paggi, J. C. 2010. Copper and chromium alter life cycle variables and the equiproportional development of the freshwater copepod *Notodiaptomus conifer* (SARS). - *Water, Air, and Soil Pollution* 213: 275–286.
- Hallett, L. M., Hsu, J. S., Cleland, E. E., Collins, S. L., Dickson, T. L., Farrer, E. C., Gherardi, L. A., Gross, K. L., Hobbs, R. J., Turnbull, L. and Suding, K. N. 2014. Biotic mechanisms of community stability shift along a precipitation gradient. - *Ecology* 95: 1693–1700.

- Hanazato, T. 2001. Pesticide effects on freshwater zooplankton: an ecological perspective. - *Environmental Pollution* in press.
- Hashimoto, K., Kasai, A., Hayasaka, D., Goka, K. and Hayashi, T. I. 2020. Long-term monitoring reveals among-year consistency in the ecological impacts of insecticides on animal communities in paddies. - *Ecological Indicators* 113: 106227.
- Hayasaka, D. 2014. Study of the impacts of systemic insecticides and their environmental fate in aquatic communities of paddy mesocosms. - *Journal of Pesticide Science* 39: 172–173.
- Hsieh, T. C., Ma, K. H. and Chao, A. 2016. iNEXT: an R package for rarefaction and extrapolation of species diversity (Hill numbers). - *Methods in Ecology and Evolution* 7: 1451–1456.
- Kaarlejärvi, E., Salemaa, M., Tonteri, T., Merilä, P. and Laine, A. 2021. Temporal biodiversity change following disturbance varies along an environmental gradient (M Fortin, Ed.). - *Global Ecol. Biogeogr.* 30: 476–489.
- Karp, D. S., Rominger, A. J., Zook, J., Ranganathan, J., Ehrlich, P. R. and Daily, G. C. 2012. Intensive agriculture erodes β -diversity at large scales (H Cornell, Ed.). - *Ecol Lett* 15: 963–970.
- Kasai, A., Hayashi, T. I., Ohnishi, H., Suzuki, K., Hayasaka, D. and Goka, K. 2016. Fipronil application on rice paddy fields reduces densities of common skimmer and scarlet skimmer. - *Scientific Reports* 6: 1–10.

- Knillmann, S., Orlinskiy, P., Kaske, O., Foit, K. and Liess, M. 2018. Indication of pesticide effects and recolonization in streams. - *Science of The Total Environment* 630: 1619–1627.
- Kwok, K. W. H., Souissi, S., Dur, G., Won, E. J. and Lee, J. S. 2015. Copepods as Reference Species in Estuarine and Marine Waters. - Elsevier Inc.
- Lamy, T., Wisnoski, N. I., Andrade, R., Castorani, M. C. N., Compagnoni, A., Lany, N., Marazzi, L., Record, S., Swan, C. M., Tonkin, J. D., Voelker, N., Wang, S., Zarnetske, P. L. and Sokol, E. R. 2021. The dual nature of metacommunity variability. - *Oikos* 130: 2078–2092.
- Lenth, R. V., Buerkner, P., Herve, M., Jung, M., Love, J., Miguez, F., Riebl, H. and Singmann, H. 2022. Estimated Marginal Means, aka Least-Squares Means.
- McGinty, N., Barton, A. D., Record, N. R., Finkel, Z. V., Johns, D. G., Stock, C. A. and Irwin, A. J. 2021. Anthropogenic climate change impacts on copepod trait biogeography. - *Global Change Biology* 27: 1431–1442.
- Miller, J. L., Schmidt, T. S., van Metre, P. C., Mahler, B. J., Sandstrom, M. W., Nowell, L. H., Carlisle, D. M. and Moran, P. W. 2020. Common insecticide disrupts aquatic communities: A mesocosm-to-field ecological risk assessment of fipronil and its degradates in U.S. streams. - *Science Advances* 6: 1–13.
- Mouquet, N., Gravel, D., Massol, F. and Calcagno, V. 2013. Extending the concept of keystone species to communities and ecosystems. - *Ecology Letters* 16: 1–8.
- Neves, G. P. 2011. Copépodes planctônicos (Crustacea, Calanoida e Cyclopoida) em reservatórios e trechos lóticos da bacia do Rio da Prata (Brasil, Paraguai,

Argentina e Uruguai): taxonomia, distribuição geográfica e alguns atributos ecológicos.

Polazzo, F., Dos Anjos, T. B. O., Arenas-Sánchez, A., Romo, S., Vighi, M. and Rico, A. 2020. Changes in community composition determine recovery trajectories from multiple agricultural stressors in freshwater ecosystems.

Radzikowski, J. 2013. Resistance of dormant stages of planktonic invertebrates to adverse environmental conditions. - *Journal of Plankton Research* 35: 707–723.

Rapacciuolo, G. and Blois, J. L. 2019. Understanding ecological change across large spatial, temporal and taxonomic scales: integrating data and methods in light of theory. - *Ecography* 42: 1247–1266.

Resetarits, E. J., Cathey, S. E. and Leibold, M. A. 2018. Testing the keystone community concept: effects of landscape, patch removal, and environment on metacommunity structure. - *Ecology* 99: 57–67.

Ruhí, A., Datry, T. and Sabo, J. L. 2017. Interpreting beta-diversity components over time to conserve metacommunities in highly dynamic ecosystems. - *Conservation Biology* 31: 1459–1468.

Sendacz, S. and Kubo, E. 1982. Copepoda (Calanoida e Cyclopoida) de Reservatórios do Estado de São Paulo. - *B. Inst. Pesca, São Paulo unico*: 51–89.

Sharma, R. S., Rana, A. and Panthari, D. 2020. Wastewater pollution induced detrimental impacts on aquatic biodiversity: A review. - In: *Advances in Environmental Pollution Management: Wastewater Impacts and Treatment*

- Technologies. *Agro Environ Media - Agriculture and Environmental Science Academy*, Haridwar, India, pp. 113–127.
- Socolar, J. B., Gilroy, J. J., Kunin, W. E. and Edwards, D. P. 2016. How Should Beta-Diversity Inform Biodiversity Conservation? - *Trends in Ecology and Evolution* 31: 67–80.
- Valente-Neto, F., da Silva, F. H., Covich, A. P. and de Oliveira Roque, F. 2020. Streams dry and ecological uniqueness rise: environmental selection drives aquatic insect patterns in a stream network prone to intermittence. - *Hydrobiologia* 847: 617–628.
- Wang, S. and Loreau, M. 2014. Ecosystem stability in space: α , β and γ variability. - *Ecology Letters* 17: 891–901.
- Wojciechowski, J., Heino, J., Bini, L. M. and Padial, A. A. 2017. Temporal variation in phytoplankton beta diversity patterns and metacommunity structures across subtropical reservoirs. - *Freshwater Biology* 62: 751–766.
- Yang, X., Tan, J., Sun, K. H. and Jiang, L. 2020. Experimental demonstration of the importance of keystone communities for maintaining metacommunity biodiversity and ecosystem functioning. - *Oecologia* 193: 437–447.
- Zhao, Q., De Laender, F. and Van Den Brink, P. J. 2020. Community composition modifies direct and indirect effects of pesticides in freshwater food webs. - *Science of The Total Environment* 739: 139531.

Material Suplementar

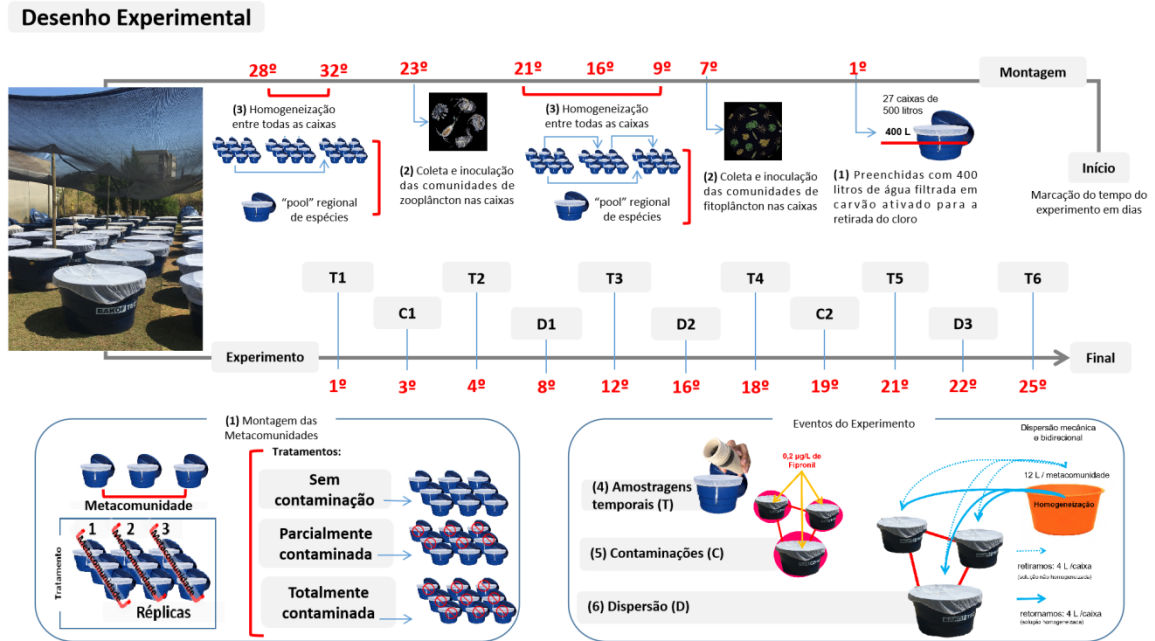


Figura S1. Visão geral da montagem e das etapas do experimento para entender a reorganização das comunidades e metacomunidades. Nós simulamos distúrbios ambientais em metacomunidades usando o pesticida agrícola fipronil abrangendo 7 estágios: (1) Montagem dos mesocosmos com caixas de polipropileno preenchidas com 400 litros de água e organizadas em metacomunidades, formadas por conjuntos de três caixas; uma caixa representava uma comunidade e três caixas representavam uma metacomunidade. (2) Inoculação das comunidades de fitoplâncton e de zooplâncton. (3) Homogeneizações das composições das comunidades para garantir que todas as caixas compartilhassem o máximo de similaridade em composição taxonômica. (4) Amostragem temporal das comunidades divididas em seis eventos ao longo do experimento (T1-T6), feitas através da filtragem de 30 litros de água em cada uma das caixas, com rede de 0,20 µm. (5) Contaminação das comunidades de fitoplâncton e de zooplâncton por fipronil, aplicada nas concentrações ideais de 0,2 µg/L de fipronil em cada caixa, nos tratamentos de metacomunidades totalmente e parcialmente contaminadas comparados com o controle representado por metacomunidades sem contaminação. (6) Dispersão entre as três comunidades de cada metacomunidade simulada através da retirada de 4 litros de água de cada caixa, que foram homogeneizados e retornados para as caixas. Este procedimento foi repetido em todas as metacomunidades.

Tabela S1. Estatísticas resumidas dos modelos lineares generalizados (GLM) com distribuições Gaussianas. As variáveis resposta diversidade gama (gama), diversidade beta espaço-temporal (beta) e métricas de mudança na composição de espécies (mudança) foram modeladas em função dos tratamentos, do tempo e de uma interação entre tempo e tratamento. Testamos modelos separados para Cladocera e Copepoda.

| <i>Variável resposta</i> | <i>Variável explanatória</i> | <i>Graus de liberdade</i> | <i>F</i> | <i>Valor P</i> | | |
|----------------------------|------------------------------|---------------------------|--------------|----------------|--------|--------|
| Cladocera | | | | | | |
| Diversidade gama | Tempo | 5,00 | 22,50 | <0,001 | | |
| | Contaminação | 2,00 | 8,97 | 0,01 | | |
| | Tempo: Contaminação | 10,00 | 29,30 | 0,001 | | |
| Diversidade beta | Bray-Curtis | Tempo | 7,36 | 5,00 | 0,20 | |
| | | Contaminação | 1,79 | 2,00 | 0,40 | |
| | Sorensen | Tempo | 33,20 | 5,00 | <0,001 | |
| | | Contaminação | 1,38 | 2,00 | 0,50 | |
| | Métricas de Mudança | Riqueza | Tempo | 4,00 | 36,10 | <0,001 |
| | | | Contaminação | 2,00 | 0,01 | >0,90 |
| Rank-abundância | | Tempo | 4,00 | 12,60 | 0,014 | |
| | | Contaminação | 2,00 | 2,38 | 0,30 | |
| Equitabilidade | | Tempo | 4,00 | 41,30 | <0,001 | |
| | | Contaminação | 2,00 | 0,85 | 0,70 | |
| Copepoda | | | | | | |
| Diversidade gama | Tempo | 5,00 | 21,60 | <0,001 | | |
| | Contaminação | 2,00 | 9,91 | 0,007 | | |
| Diversidade beta | Bray-Curtis | Tempo | 76,30 | 5,00 | <0,001 | |
| | | Contaminação | 32,90 | 2,00 | <0,001 | |
| | | Tempo: Contaminação | 23,10 | 10,00 | 0,01 | |
| | Sorensen | Tempo | 28,20 | 5,00 | <0,001 | |
| | | Contaminação | 20,20 | 2,00 | <0,001 | |
| | | Tempo: Contaminação | 22,40 | 10,00 | 0,01 | |
| Métricas de Mudança | Riqueza | Tempo | 4,00 | 4,79 | 0,30 | |
| | | Tratamentos | 2,00 | 1,41 | 0,50 | |
| | | Tempo: Contaminação | 8,00 | 16,50 | 0,03 | |
| | Rank-abundância | Tempo | 4,00 | 5,16 | 0,30 | |
| | | Contaminação | 2,00 | 8,12 | 0,01 | |
| | Equitabilidade | Tempo | 4,00 | 4,08 | 0,40 | |
| Tempo: Contaminação | | 8,00 | 14,10 | 0,07 | | |

Tabela S2. Estatísticas resumidas de comparações par-a-par específicas feitas a posteriori (teste de Tukey) dos modelos lineares generalizados (GLM) com distribuições Gaussianas. Quando a interação entre tempo e tratamento foi associada a um $p < 0.05$, nós comparamos os tratamentos entre si no tempo inicial (T1) e final (T6). Quando a interação entre tempo e tratamento foi associada a um $p > 0.05$ e o tratamento foi associado a um $p < 0.05$, nós comparamos somente os tratamentos entre si, independente do tempo. Quando somente o tempo foi associado com $p < 0.05$, nós não realizamos comparações entre tempos. As comparações entre as métricas de mudança na composição foram feitas entre a mudança do primeiro (T1) para o segundo tempo (T2) e o penúltimo (T5) e último (T6) tempo.

| <i>Variável resposta</i> | <i>Comparação</i> | <i>Estimativa</i> | <i>Erro padrão</i> | <i>F</i> | <i>Valor P</i> |
|----------------------------|--|-------------------|--------------------|----------|----------------|
| Cladocera | | | | | |
| | <i>entre os Tratamentos no Tempo 1</i> | | | | |
| | Sem contaminação: Totalmente contaminada | 0,30 | 0,23 | 1,33 | 0,20 |
| | Sem contaminação: Parcialmente contaminada | 0,16 | 0,23 | 0,72 | 0,50 |
| | Totalmente contaminada: Parcialmente contaminada | -0,14 | 0,23 | -0,62 | 0,50 |
| Diversidade gama | <i>entre os Tratamentos no Tempo 6</i> | | | | |
| | Sem contaminação: Totalmente contaminada | 0,50 | 0,23 | 2,20 | 0,03 |
| | Sem contaminação: Parcialmente contaminada | 0,80 | 0,23 | 3,53 | 0,001 |
| | Totalmente contaminada: Parcialmente contaminada | 0,30 | 0,23 | 1,33 | 0,20 |
| Copepoda | | | | | |
| Diversidade gama | Sem contaminação: Totalmente contaminada | 0,55 | 0,19 | 2,81 | 0,01 |
| | Sem contaminação: Parcialmente contaminada | 0,04 | 0,19 | 0,18 | >0,90 |
| | Totalmente contaminada: Parcialmente contaminada | -0,51 | 0,19 | -2,63 | 0,030 |
| Diversidade beta | | | | | |
| | <i>entre os Tratamentos no Tempo 1</i> | | | | |
| | Sem contaminação: Totalmente contaminada | -0,07 | 0,10 | -0,71 | 0,50 |
| | Sem contaminação: Parcialmente contaminada | -0,13 | 0,10 | -1,33 | 0,20 |
| | Totalmente contaminada: Parcialmente contaminada | -0,06 | 0,10 | -0,63 | 0,50 |
| Bray-Curtis | <i>entre os Tratamentos no Tempo 6</i> | | | | |
| | Sem contaminação: Totalmente contaminada | -0,01 | 0,10 | -0,08 | >0,90 |
| | Sem contaminação: Parcialmente contaminada | -0,27 | 0,10 | -2,76 | 0,009 |
| | Totalmente contaminada: Parcialmente contaminada | -0,26 | 0,10 | -2,68 | 0,01 |
| | <i>entre os Tratamentos no Tempo 1</i> | | | | |
| | Sem contaminação: Totalmente contaminada | -0,05 | 0,12 | -0,46 | 0,60 |
| | Sem contaminação: Parcialmente contaminada | 0,07 | 0,12 | 0,59 | 0,60 |
| | Totalmente contaminada: Parcialmente contaminada | 0,12 | 0,12 | 1,05 | 0,30 |
| Sorensen | <i>entre os Tratamentos no Tempo 6</i> | | | | |
| | Sem contaminação: Totalmente contaminada | -0,12 | 0,12 | -1,02 | 0,30 |
| | Sem contaminação: Parcialmente contaminada | -0,32 | 0,12 | -2,76 | 0,009 |
| | Totalmente contaminada: Parcialmente contaminada | -0,20 | 0,12 | -1,75 | 0,08 |
| Métricas de Mudança | | | | | |
| | <i>entre os Tratamentos no Tempo 1</i> | | | | |
| | Sem contaminação: Totalmente contaminada | -0,20 | 0,17 | -1,18 | 0,20 |
| | Sem contaminação: Parcialmente contaminada | -0,12 | 0,17 | -0,71 | 0,50 |
| | Totalmente contaminada: Parcialmente contaminada | 0,08 | 0,17 | 0,47 | 0,60 |
| Riqueza | <i>entre os Tratamentos no Tempo 6</i> | | | | |
| | Sem contaminação: Totalmente contaminada | 0,28 | 0,17 | 1,68 | 0,10 |
| | Sem contaminação: Parcialmente contaminada | -0,18 | 0,17 | -1,07 | 0,30 |
| | Totalmente contaminada: Parcialmente contaminada | -0,46 | 0,17 | -2,75 | 0,01 |
| Rank-abundância | Sem contaminação: Totalmente contaminada | -0,05 | 0,03 | -1,97 | 0,13 |
| | Sem contaminação: Parcialmente contaminada | 0,02 | 0,03 | 0,80 | 0,70 |
| | Totalmente contaminada: Parcialmente contaminada | 0,07 | 0,03 | 2,77 | 0,02 |

Tabela S3. Estatísticas resumidas de comparações par-a-par específicas feitas a posteriori dos modelos lineares (LM). As variáveis resposta diversidade beta temporal local (A), sincronia espacial da mudança da composição (B) e diversidade beta temporal regional (C) foram modeladas em função dos tratamentos.

| <i>Variável resposta</i> | <i>Comparação</i> | <i>Estimativa</i> | <i>Erro padrão</i> | <i>F</i> | <i>Valor P</i> |
|--|---|-------------------|--------------------|----------|----------------|
| A - Diversidade beta temporal local | Parcialmente contaminada - Sem contaminação | 0,07 | 0,03 | 2,37 | 0,01 |
| | Totalmente contaminada - Sem contaminação | 0,11 | 0,03 | 3,50 | <0,001 |
| | Totalmente contaminada - Parcialmente contaminada | 0,03 | 0,03 | 1,13 | 0,25 |
| B - Sincronia espacial da mudança da composição | Parcialmente contaminada - Sem contaminação | 0,04 | 0,04 | 0,94 | 0,34 |
| | Totalmente contaminada - Sem contaminação | 0,15 | 0,04 | 3,13 | 0,001 |
| | Totalmente contaminada - Parcialmente contaminada | 0,10 | 0,04 | 2,19 | 0,02 |
| C - Diversidade beta temporal regional | Parcialmente contaminada - Sem contaminação | 0,06 | 0,02 | 2,25 | <0,001 |
| | Totalmente contaminada - Sem contaminação | 0,12 | 0,02 | 4,51 | <0,001 |
| | Totalmente contaminada - Parcialmente contaminada | 0,06 | 0,02 | 2,26 | <0,001 |

Tabela S4. Estatísticas resumidas de comparações par-a-par específicas feitas a posteriori dos modelos lineares (LM) para as mudanças na composição de espécies da metacomunidade. As comparações foram feitas entre os tempos 1 e 3 para todos os grupos de zooplâncton e separadamente apenas com o grupo de Copepoda. As variáveis resposta diversidade beta temporal local, sincronia espacial da mudança da composição e diversidade beta temporal regional foram modeladas em função dos tratamentos.

| Tempo 1 vs. | Comparação | Estimativa | Erro padrão | F | Valor P |
|------------------------|---|------------|-------------|-------|---------|
| Todos os grupos | | | | | |
| Tempo 3 | Parcialmente contaminada - Sem contaminação | -0,21 | 0,05 | -3,64 | <0,001 |
| Tempo 3 | Totalmente contaminada - Parcialmente contaminada | -0,08 | 0,05 | -1,41 | 0,15 |
| Tempo 3 | Totalmente contaminada - Sem contaminação | -0,29 | 0,05 | -5,06 | <0,001 |
| Copepoda | | | | | |
| Tempo 3 | Parcialmente contaminada - Sem contaminação | -0,19 | 0,06 | -3,23 | 0,001 |
| Tempo 3 | Totalmente contaminada - Parcialmente contaminada | -0,20 | 0,06 | -3,37 | <0,001 |
| Tempo 3 | Totalmente contaminada - Sem contaminação | -0,40 | 0,06 | -6,61 | <0,001 |

Tabela S5. Métricas de mudança na composição de espécies nas metacomunidades entre o tempo inicial (T1) e final (T6): mudanças na riqueza, na equitabilidade, no rank-abundância, ganhos e perdas de espécies de Cladocera e Copepoda, em resposta aos tratamentos Totalmente contaminada, Parcialmente contaminada e Sem contaminação. Os valores representam as diferenças na composição de espécies nas metacomunidades do quanto mudou do primeiro (T1) para o segundo tempo (T2), e do penúltimo (T5) para o último (T6) tempo.

| Grupo | Tempo | Tratamento_Meta | Riqueza | Equitabilidade e | Rank-abundancia | Ganho | Perda |
|-----------|---------|--------------------------|---------|------------------|-----------------|-------|-------|
| Cladocera | T1 - T2 | Sem contaminação | -0,18 | 0,03 | 0,04 | 0,07 | 0,24 |
| | | Parcialmente contaminada | -0,19 | 0,08 | 0,09 | 0,11 | 0,30 |
| | | Totalmente contaminada | -0,11 | -0,004 | 0,12 | 0,18 | 0,29 |
| | T5 - T6 | Sem contaminação | -0,19 | 0,19 | 0,17 | 0,03 | 0,22 |
| | | Parcialmente contaminada | -0,15 | 0,11 | 0,13 | 0,12 | 0,27 |
| | | Totalmente contaminada | -0,18 | 0,18 | 0,11 | 0 | 0,18 |
| Copepoda | T1 - T2 | Sem contaminação | -0,12 | 0,017 | 0,20 | 0,04 | 0,16 |
| | | Parcialmente contaminada | 0 | 0,007 | 0,09 | 0,08 | 0,08 |
| | | Totalmente contaminada | 0,08 | 0,03 | 0,17 | 0,19 | 0,11 |
| | T5 - T6 | Sem contaminação | -0,17 | 0,20 | 0,14 | 0,05 | 0,22 |
| | | Parcialmente contaminada | 0,008 | -0,06 | 0,10 | 0,16 | 0,15 |
| | | Totalmente contaminada | -0,45 | NA | 0,21 | 0,05 | 0,50 |

3. Capítulo 2

A intensidade de dispersão regula a dinâmica de metacomunidades em gradientes espaciais de distúrbio?

Este capítulo encontra-se formatado segundo as normas do periódico Oikos.

3.1 Resumo

Distúrbios causados pela poluição de ambientes aquáticos têm ocorrido mais frequentemente devido à expansão e intensificação do uso da terra para atividades agrícolas. A dispersão de indivíduos entre locais pode modular as respostas das espécies em diferentes comunidades, promovendo enfraquecimento ou amplificação dos efeitos de um distúrbio. Portanto, tanto a dispersão de indivíduos como a estrutura espacial do distúrbio podem ser determinantes na estrutura e no funcionamento de uma metacomunidade. Nós avaliamos como diferentes intensidades de dispersão determinam as dinâmicas espaciais e temporais de populações, comunidades e metacomunidades em um gradiente espacial de poluição por pesticida em um experimento manipulativo. Em nossos experimentos usamos caixas d'água para representar comunidades locais, organizadas em conjunto para formar uma metacomunidade. O gradiente espacial foi representado por duas das três comunidades locais na metacomunidade contaminadas com 0,1 µg/L e 0,2 µg/L de fipronil e uma comunidade sem pesticida conectadas por dispersão. Usamos modelos hierárquicos de distribuição conjunta para avaliar a estrutura interna de metacomunidades, estimando os efeitos e as espécies mais afetadas pela combinação distúrbio e dispersão. Embora a dispersão tenha afetado a estrutura das metacomunidades aquáticas após o distúrbio, essa influência não foi suficiente para provocar uma mudança significativa nos efeitos da contaminação. O gradiente de contaminação e o tempo causaram mais variações na estrutura das metacomunidades. Encontramos que a associação entre táxons pode indicar a existência de grupos de espécies que respondem de maneira semelhante ao distúrbio. Destacamos a importância da compreensão e avaliação do papel da dispersão afetando a dinâmica de metacomunidades aquáticas de água doce, especialmente

em relação às mudanças no ambiente causadas por ações antrópicas.

Palavras-chave: experimento manipulativo, atividades antrópicas, ambientes aquáticos, agrotóxicos, intensidade de dispersão, estrutura espacial, gradiente de poluição, espécies planctônicas

3.2 Introdução

Distúrbios causados pela poluição de ambientes aquáticos têm ocorrido mais frequentemente devido à expansão e intensificação do uso da terra para atividades agrícolas (Wato e Amare, 2020, Kumar et al. 2021, Estrada-Carmona et al. 2022, Jaureguiberry et al. 2022). Nos trópicos, o uso da terra para atividades agrícolas mais do que duplicou entre 1961 e 2019, chegando a 7,21 milhões de km², equivalente 11,5% da área de terra (Oakley e Bicknell 2022). A poluição de ecossistemas aquáticos afeta a estrutura e a dinâmica de comunidades ecológicas e causa perda de biodiversidade e serviços ecossistêmicos em diferentes escalas espaciais (Durán et al. 2020). Porém, a intensidade dos efeitos da poluição e a maneira com que alteram comunidades dependem da estrutura espacial da sua ocorrência e sua dissipação na paisagem (Stampfli et al. 2011, Liess et al. 2019, Grethlein et al. 2022). Por exemplo, a dispersão de indivíduos entre locais pode modular as respostas das espécies em diferentes comunidades, promovendo enfraquecimento ou amplificação dos efeitos de um distúrbio (Schiesari et al. 2018, Vad et al. 2022, Galvez et al. 2023, Denk e Hallatschek 2023). No entanto, nossa compreensão sobre o papel da dispersão como um mecanismo que promove resiliência ou propagação dos efeitos de distúrbios ainda é limitada. Ao compreender como a dispersão modula os efeitos da contaminação podemos prever como metacomunidades serão afetadas pela poluição aquática em meio ao aumento de atividades antrópicas.

A estrutura espacial de uma contaminação ambiental pode determinar a sensibilidade de diferentes níveis de organização biológica a um poluente (Becker e Liess 2017). A contaminação do ambiente aquático por poluentes químicos pode seguir um padrão de distribuição espacial e de dispersão das substâncias que pode variar entre escalas espaciais. Essa contaminação pode ser pontual resultando em

altas concentrações de poluentes em um local específico (Wato e Amare 2020, Kumar et al. 2021), afetando algumas comunidades locais sem alterar a composição de espécies regionalmente. Se a contaminação for proveniente de muitas fontes, é possível que os poluentes se distribuam de maneira difusa dispersando amplamente no ambiente aquático (Wato e Amare 2020, Kumar et al. 2021), e conseqüentemente afetando a composição de espécies regional. Essas relações nos levam a compreender que a estrutura espacial e o tipo de distúrbio combinados entre si podem ser determinantes na estrutura e no funcionamento de metacomunidades (Büchi et al. 2009).

A sensibilidade à exposição a diferentes níveis de concentração de pesticidas pode ter efeitos moduladores na estrutura das populações (Grethlein et al. 2022) e das comunidades (Stampfli et al. 2011). A exposição a pesticidas pode ter efeitos diferentes na taxa de sobrevivência dos indivíduos, dependendo do nível de concentração de substâncias tóxicas no ambiente (Liess et al. 2019, Becker et al. 2020). Por exemplo, condições de estresse causadas por baixos níveis de contaminação poderiam atuar como filtros ambientais, reduzindo a densidade das populações e diminuindo a competição entre as espécies (Liess et al. 2019). Em outros casos, a resistência das espécies pode ser maior em concentrações elevadas de pesticidas (Becker et al. 2020). Contudo, mesmo em condições de concentrações subletais, pesticidas demonstram alta toxicidade para diferentes organismos aquáticos (Arslan e Gunal, 2023).

A dispersão é um dos principais mecanismos que modificam a dinâmica das populações e comunidades locais, influenciando a estrutura das metacomunidades. Baixas taxas de dispersão tendem a causar isolamento espacial (Mouquet e Loreau 2003). A dispersão moderada possibilita a colonização de novos habitats pelas

espécies, o aumento da diversidade e a recolonização de ambientes após distúrbios (Mouquet e Loreau 2003). Uma dispersão mais elevada permite que a imigração aumente o tamanho de populações em locais onde as condições locais são menos favoráveis (Thompson et al. 2020). Já a emigração diante de uma dispersão elevada reduz o tamanho de populações em locais onde as condições são mais favoráveis, promovendo assim a homogeneização espacial das metacomunidades (Mouquet e Loreau 2003). Diante de um distúrbio, uma dispersão elevada pode diminuir o risco de extinções em cascata após a remoção de uma espécie local, mas pode aumentar os riscos de extinção regional da metapopulação (Koelle e Vandermeer 2005, Eklöf et al. 2012). Isso devido à dispersão elevada potencialmente aumentar o risco de espécies invasoras ou exóticas se estabelecerem em novos habitats levando à substituição de espécies nativas (Eklöf et al. 2012). Por outro lado, a redução da dispersão após um distúrbio pode evitar a sincronização das populações de várias espécies, devido à sua influência simultânea nos padrões de dispersão de outras espécies (Koelle e Vandermeer 2005). Analisar a dispersão como reguladora dos efeitos negativos de um distúrbio (Martins et al. 2018, Vad et al. 2022) pode ser um fator crucial para compreender a resiliência e a dinâmica ecológica do ecossistema afetado.

Embora muitas espécies sejam sensíveis aos impactos da contaminação em ambientes naturais (Kwok et al. 2015, McGinty et al. 2021, Harris et al. 2014, Evans et al. 2020), as respostas dos organismos aos pesticidas podem variar entre as espécies (Hanazato 2001, Bonecker et al. 2013). Algumas espécies (Hanazato 2001) e comunidades (Blanck 2002) podem ser mais tolerantes do que outras aos efeitos de pesticidas. Isso ocorre devido a diferentes estratégias de sobrevivência e adaptação (Radzikowski 2013), como a produção de ovos de resistência (Fryer 1996, Brendonck

e Meester 2003). Os efeitos da sensibilidade das espécies aos pesticidas podem alterar a estrutura de populações (Kasai et al. 2016, Hashimoto et al. 2020) e comunidades (Rohr e Crumrine 2005, Hayasaka 2014, Kasai et al. 2016, Miller et al. 2020).

Métodos tradicionais de análise de metacomunidades focam nos padrões de diversidade, mas geralmente não consideram as interações entre as espécies. Esses métodos exploram padrões de diversidade local (alfa), a heterogeneidade entre comunidades locais (beta) e a diversidade total em uma escala regional (gama), sem considerar as interações entre as espécies. Abordagens recentes usam modelos de distribuição conjunta para avaliar a estrutura interna de metacomunidades, determinada pela variação entre as espécies e entre os locais (Leibold et al. 2022). Modelos de distribuição conjunta de espécies modelam simultaneamente a distribuição de várias espécies estimando como o espaço e o ambiente, as interações bióticas e a dependência ecológica entre as espécies determinam as metacomunidades (Ovaskainen et al. 2017, Tikhonov et al. 2019). Isso possibilita a modelagem da abundância ou ocorrência das espécies em locais afetados por distúrbios, estimando os efeitos e as espécies mais afetadas (Leibold et al. 2022, Kacergyte et al. 2023, Silva et al. 2023). Integrar a dispersão entre as espécies a esses modelos colabora para prever as consequências de distúrbios frequentes em níveis de organização em espécies e comunidades. Assim, essas abordagens aumentariam nossa compreensão de como ocorre a recuperação de ecossistemas após a redução da contaminação ou a persistência dos efeitos adversos dos pesticidas no ambiente.

Nós testamos como diferentes intensidades de dispersão determinam as dinâmicas espaciais e temporais de populações, comunidades e metacomunidades em um gradiente espacial de poluição por pesticida. Utilizamos um experimento

manipulativo e modelos de distribuição conjunta de espécies para estimar associações entre espécies e das espécies com as taxas de dispersão. Nossa hipótese principal é que a intensidade da dispersão em paisagens com gradientes de contaminação por pesticidas determina a capacidade da metacomunidade de retornar para um estágio anterior ao distúrbio. Para testar a nossa hipótese, realizamos um experimento manipulativo em mesocosmos com metacomunidades de zooplâncton, organismos com alta sensibilidade à contaminação por pesticidas (Hayasaka 2014, Kasai et al. 2016, Miller et al. 2020). Especificamente, (O1) investigamos se a intensidade de dispersão é determinante para mudar a estrutura das comunidades locais em uma estrutura espacial de contaminação por fipronil. Além disso, (O2) investigamos se a intensidade de dispersão influencia a coocorrência e as interações das espécies nas metacomunidades. Por fim, (O3) testamos se as associações das espécies com a intensidade de dispersão, a estrutura espacial e a associação entre espécies nas metacomunidades diferem entre si em modelos de incidência e de abundância das espécies.

3.3 Material e métodos

3.3.1 Delineamento experimental

Nós realizamos o experimento na Universidade Estadual Paulista (UNESP), no Instituto de Biociências, Campus de Rio Claro, São Paulo, entre março e junho de 2022. Simulamos as comunidades locais utilizando 45 caixas de polipropileno de 500 litros, posicionadas em uma área experimental ao ar livre. Conjuntos de três caixas foram arranjadas espacialmente para representar metacomunidades ($n = 15$).

Antes de preenchermos as 45 caixas com água, nós preenchemos três tanques com 25.000 litros de água contendo comunidades de fitoplâncton e zooplâncton

coletadas na Estação de Captação DAEE de Rio Claro. Após 11 dias de aclimação nos três grandes tanques, nós preenchemos as 45 caixas com 400 litros de água, em proporção similar de cada um dos três tanques para aumentar as chances que todas as caixas compartilhassem o máximo de similaridade em composição taxonômica. Colocamos tela de proteção em cada caixa para evitar a entrada de outros agentes dispersores e prevenir a dispersão entre as caixas.

Dez dias após o preenchimento das caixas nós começamos a aplicar o tratamento de dispersão. Simulamos a dispersão retirando o volume de água de cada caixa da metacomunidade, de acordo com a intensidade de dispersão de cada tratamento, acondicionados no mesmo recipiente, homogeneizamos e retornamos a mesma quantidade para as caixas. Nós manipulamos cinco intensidades de dispersão, em três réplicas: 1, 2, 4, 8 e 16 litros do volume total da caixa d'água. Ou seja, cada uma destas intensidades de dispersão foi aplicada a três metacomunidades. Nós realizamos mais quatro eventos de dispersão entre caixas no 11^o, 19^o, 26^o e 33^o dias após transferência das comunidades para as caixas.

Para simular um gradiente de contaminação, cada caixa na metacomunidade recebeu uma concentração diferente de fipronil: sem pesticida, 0,1 µg/L e 0,2 µg/L de fipronil. O gradiente de contaminação foi repetido em todas as 15 metacomunidades no 39^o dia após transferência das comunidades para as caixas. As concentrações de fipronil iguais a 0,1 e 0,2 µg/L foram definidas em experimento anterior (capítulo 1) de modo que geraram alterações intermediárias, mas não letais nas comunidades. Consideramos condições não letais quando o efeito da contaminação por fipronil foi suficiente para promover redução intermediária, mas não extrema na abundância de zooplâncton na metacomunidade. Após a contaminação, nós realizamos mais três

eventos de dispersão entre as caixas no 43^o, 48^o e 55^o dia após transferência das comunidades para as caixas.

3.3.2 Amostragem

A primeira amostragem de zooplâncton (T1) ocorreu no 39^o dia após o preenchimento das caixas. Esta amostragem representou a composição taxonômica das comunidades somente considerando o efeito das diferentes intensidades de dispersão, pois foi feita antes do evento de contaminação por fipronil. Um dia após o evento de contaminação, nós realizamos a segunda amostragem (T2) e 14 dias depois, nós realizamos a última amostragem (T3). A última amostragem deve representar os efeitos da dispersão e contaminação na composição taxonômica das comunidades e metacomunidades. O período manipulativo das comunidades teve duração total de 60 dias, sendo 38 dias de aclimatação e estabilização das metacomunidades nos mesocosmos, e 22 dias de experimento manipulativo.

3.3.3 Identificação e quantificação do zooplâncton

Todo material coletado foi acondicionado em recipientes previamente identificados e preservados em solução de formol a 4%. Nós realizamos a identificação e a quantificação das comunidades de zooplâncton com o apoio de especialistas e guias de identificação (Sendacz e Kubo 1982, Elmoor-Loureiro 1997, Neves 2011) em lupa, com uma placa quadriculada de acrílico, e em microscópio estereoscópico, com uma câmara de sedgewick rafter. Coramos as amostras com o corante rosa de bengala para melhorar a identificação das estruturas e a quantificação dos indivíduos. Concentramos cada amostra corada em 20 ml e identificamos e quantificamos todos os indivíduos encontrados de copépodos, copepoditos e

cladóceros na lupa e náuplios no microscópio. Ao final da quantificação, nós registramos todo o volume quantificado para estipular a densidade de indivíduos por ml. Após a quantificação o material foi concentrado e acondicionado em solução de formol 4%.

3.3.4 Análises dos dados

Nós analisamos como a estrutura interna das metacomunidades responde à variação nos níveis de dispersão em um gradiente de distúrbio. Para isso, usamos uma abordagem hierárquica (HMSC) (Ovaskainen 2017) para modelar a distribuição das espécies, suas relações com os níveis de dispersão e os gradientes de contaminação e estimar grupos de espécies com maior associação entre si. Para responder se a dispersão determinou a estrutura das metacomunidades, usamos a intensidade de dispersão e o gradiente de contaminação por fipronil como variáveis preditoras. Em seguida, estimamos a relação entre as variáveis preditoras e a presença e abundância das espécies para identificar se a presença ou a abundância de determinada espécie está associada aos níveis de dispersão em um gradiente de contaminação.

Além disso, para quantificar os fatores de estruturação da metacomunidade particionamos a variação explicada entre as variáveis preditoras dispersão, contaminação, metacomunidade e tempo. Avaliamos como as metacomunidades responderam aos níveis de dispersão estimando a probabilidade de associação positiva ou negativa ao nível de dispersão e contaminação. Consideramos como associação positiva ou negativa as respostas das espécies cujas probabilidades posteriores indicavam que a correlação não era igual a zero, com um coeficiente beta superior a 0,95 (Ovaskainen e Abrego, 2020).

Já para estimar as associações entre espécies, o modelo HMSC considera somente os dados de presença ou abundância de todas as espécies na metacomunidade. Usamos esse modelo para identificar se os níveis de dispersão influenciam as espécies a coocorrerem juntas ou se há padrões de segregação entre si dependendo da intensidade da dispersão. Nesse caso, o modelo avalia as interações entre as espécies através das cadeias de Markov Monte Carlo (MCMC), identificando se a presença ou abundância de uma espécie está relacionada à presença ou abundância de outras espécies. Se as espécies são mais propensas a ocorrerem juntas, as associações podem ser positivas, indicando uma tendência de coocorrência, ou negativas, indicando segregação.

Avaliamos a robustez dos modelos HMSC e a confiabilidade das estimativas através de cadeias de Markov de Monte Carlo (MCMC). As cadeias de Markov produzem uma sequência de amostras aleatórias a partir da distribuição observada, em cada iteração da amostra anterior é usada como ponto de partida para a próxima amostra. Utilizamos as cadeias MCMC para simular e avaliar diferentes combinações de parâmetros do modelo, para encontrar a melhor combinação que descreve os dados observados. Além disso, com as cadeias de Markov avaliamos a incerteza associada às estimativas do modelo, por meio da amostragem da distribuição posterior dos parâmetros.

Avaliamos o modelo HMSC com os seguintes parâmetros: $nChains = 2$, $thin = 10$, $samples = 1000$ e $transient = 500$. O parâmetro $nChains$ define o número de cadeias de Markov que são utilizadas para simular a distribuição posterior. O $thin$ é a quantidade de amostras que são mantidas a cada passo da simulação. O $samples$ é o número total de amostras que são mantidas para estimar a distribuição posterior. O $transient$ é o número de amostras iniciais que são descartadas na simulação para

permitir a estabilização da cadeia de Markov.

Para testar se as associações das espécies diferem entre si, nós utilizamos dois tipos de distribuições de modelos para relacionar a matriz de resposta das espécies com a matriz dos níveis de dispersão e do gradiente de contaminação – um modelo de incidência e outro de abundância. Ajustamos cada um dos modelos com uma distribuição probit para incidência e uma distribuição lognormal de Poisson para os dados de abundância.

Para avaliar as mudanças na composição e dinâmica das metacomunidades, construímos dois modelos que incluíram fatores fixos e aleatórios, além das interações entre eles. No primeiro modelo exploramos as variáveis dispersão, contaminação e tempo como fixos e identidade da metacomunidade como aleatório. Já no segundo modelo incluímos a interação entre dispersão e o tempo, assim como a interação entre a contaminação e o tempo, como fatores fixos, mantendo a identidade da metacomunidade como fator aleatório. Comparamos os modelos com a inclusão e a exclusão do tempo como variável preditora para entender o papel do tempo como determinante da mudança nas metacomunidades.

Nós usamos o coeficiente de discriminação (Tjur's R^2) como uma medida de quão bem o modelo conseguiu distinguir entre espécies presentes e ausentes em cada metacomunidade. Se Tjur's R^2 for maior que 0,10 concluímos que uma proporção significativa da variabilidade dos dados pode ser descrita pelo modelo. Adicionalmente, avaliamos os modelos com os valores no Critério de Informação Amplamente Aplicável (WAIC). Os valores mais baixos WAIC maximizam o seu poder de previsão e reduzem a complexidade. Todos os modelos foram ajustados no R 4.1.1, utilizando o pacote "hmsc" v3.0 (Tikhonov et al. 2020).

3.5 Resultados

Encontramos que a estrutura das metacomunidades respondeu à variação nos níveis de dispersão em um gradiente de distúrbio. Os modelos indicaram que a intensidade de dispersão e a da contaminação influenciaram mais a variação da abundância do que da ocorrência das espécies nas metacomunidades (Tabela 1). Nossos resultados indicaram que os modelos de abundância descreveram melhor as variações das espécies quando o fator tempo foi considerado no modelo. Nos modelos de abundância, o valor de WAIC do modelo sem tempo foi maior (Poisson = 9563,935) que o modelo com tempo (Poisson = 6332,294), o que significa que o modelo com tempo teve um bom ajuste para explicar a relação entre a dispersão e a variação das metacomunidades. Já nos modelos de ocorrência, o modelo sem tempo apresentou um valor mais baixo de WAIC (probit = 49,34) do que com tempo (probit = 49,81).

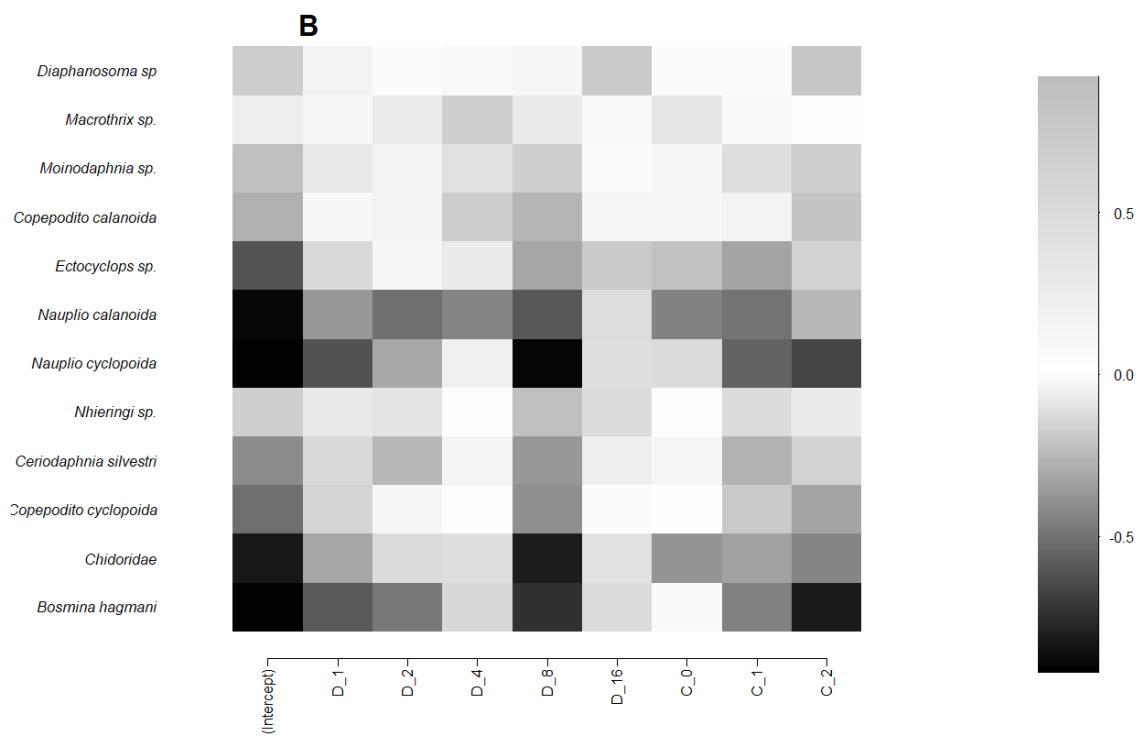
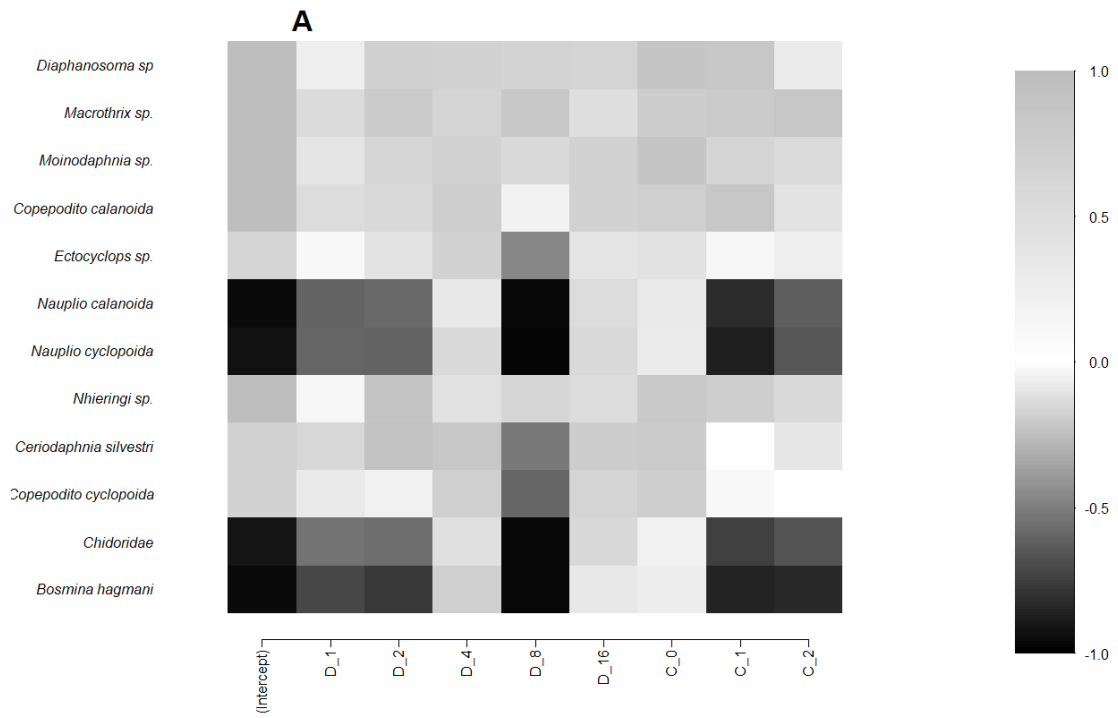
Tabela 1. Valores dos coeficientes de discriminação (Tjur's R^2) modelados para cada espécie e utilizados para avaliar o desempenho dos Modelos Hierárquico de Comunidades de Espécies (HMSC). Construímos um modelo para abundância das espécies (Lognormal Poisson) e incidência (probit), sem e com interação com o tempo. As espécies com valores em negrito foram bem previstas nos modelos.

| Táxons | Sem tempo | | Com tempo | |
|-------------------------------|-------------------|-------------|-------------------|-------------|
| | Lognormal Poisson | probit | Lognormal Poisson | probit |
| <i>Diaphanosoma</i> sp. | 0,01 | 0,04 | 0,02 | 0,02 |
| <i>Macrothrix</i> sp. | 0,01 | 0,02 | 0,01 | 0,03 |
| <i>Moinodaphnia</i> sp. | 0,05 | 0,01 | 0,09 | 0,08 |
| Copepodito calanoida | 0,53 | 0,03 | 0,5 | 0,05 |
| <i>Ectocyclops</i> sp. | 0,19 | 0,09 | 0,2 | 0,13 |
| Nauplio calanoida | 0,07 | 0,06 | 0,13 | 0,09 |
| Nauplio cyclopoida | 0,1 | 0,06 | 0,12 | 0,11 |
| <i>Nhieringi</i> sp. | 0,03 | 0,03 | 0,05 | 0,05 |
| <i>Ceriodaphnia silvestri</i> | 0,1 | 0,04 | 0,12 | 0,08 |
| Copepodito cyclopoida | 0,05 | 0,02 | 0,11 | 0,05 |
| Chidoridae | 0,3 | 0,08 | 0,31 | 0,1 |
| <i>Bosmina hagmani</i> | 0,13 | 0,12 | 0,23 | 0,12 |
| <i>Média</i> | 0,13 | 0,05 | 0,15 | 0,08 |

A convergência MCMC dos modelos HMSC foi satisfatória para os parâmetros β , nos modelos sem tempo (Poisson: média = 1,04, mediana = 1,01; probit: média = 1,20, mediana = 1,05) e com tempo (Poisson: média = 1,06, mediana = 1,02; probit: média = 1,08, mediana = 1,02), sugerindo que os parâmetros foram bem estimados e que não apresentaram autocorrelação significativa. O coeficiente de discriminação teve um melhor desempenho para os modelos de abundância do que para os modelos de ocorrência. O coeficiente de discriminação (Tjur's R^2) para o modelo com tempo para abundância das espécies teve um desempenho bom para oito espécies (Tabela 1). Já

o modelo probit não teve um desempenho bom, descrevendo apenas táxons Copepodito calanoida e Chidoridae. Portanto, os modelos de abundância descreveram melhor as mudanças na metacomunidades, mas a inclusão do tempo forneceu uma visão mais completa e detalhada das mudanças ao longo do período estudado (Tabela 1).

A estrutura das metacomunidades não mudou uniformemente dependendo da intensidade de dispersão no gradiente de contaminação por fipronil (modelo 1: $R^2 = 0,37$; modelo 2: $R^2 = 0,35$) (Figura 1). Os valores de coeficiente β indicaram que alguns táxons foram mais propensos a coocorrerem em algumas intensidades de dispersão e de contaminação (Figura 1; Tabela 1). A abundância de quatro táxons não foi determinada pelos níveis de dispersão e de contaminação ao longo de todo o período do experimento (Figura 1a), como *Diaphanosoma* que apresentou abundância positiva associada a todos os níveis de dispersão e de contaminação ($\beta > 0,8$) (modelo 1 - Poisson - $R^2 = 0,20$; Tjur's $R^2 = 0,01$; $\beta_{\text{médio}} = 0,81$; probit - $R^2 = 0,03$; Tjur's $R^2 = 0,03$; $\beta_{\text{médio}} = 0,45$; Figura 1a; modelo 2 - Poisson - $R^2 = 0,26$; Tjur's $R^2 = 0,03$; $\beta_{\text{médio}} = 0,64$; probit - $R^2 = 0,05$; Tjur's $R^2 = 0,04$; $\beta_{\text{médio}} = 0,48$; Figura 1c).



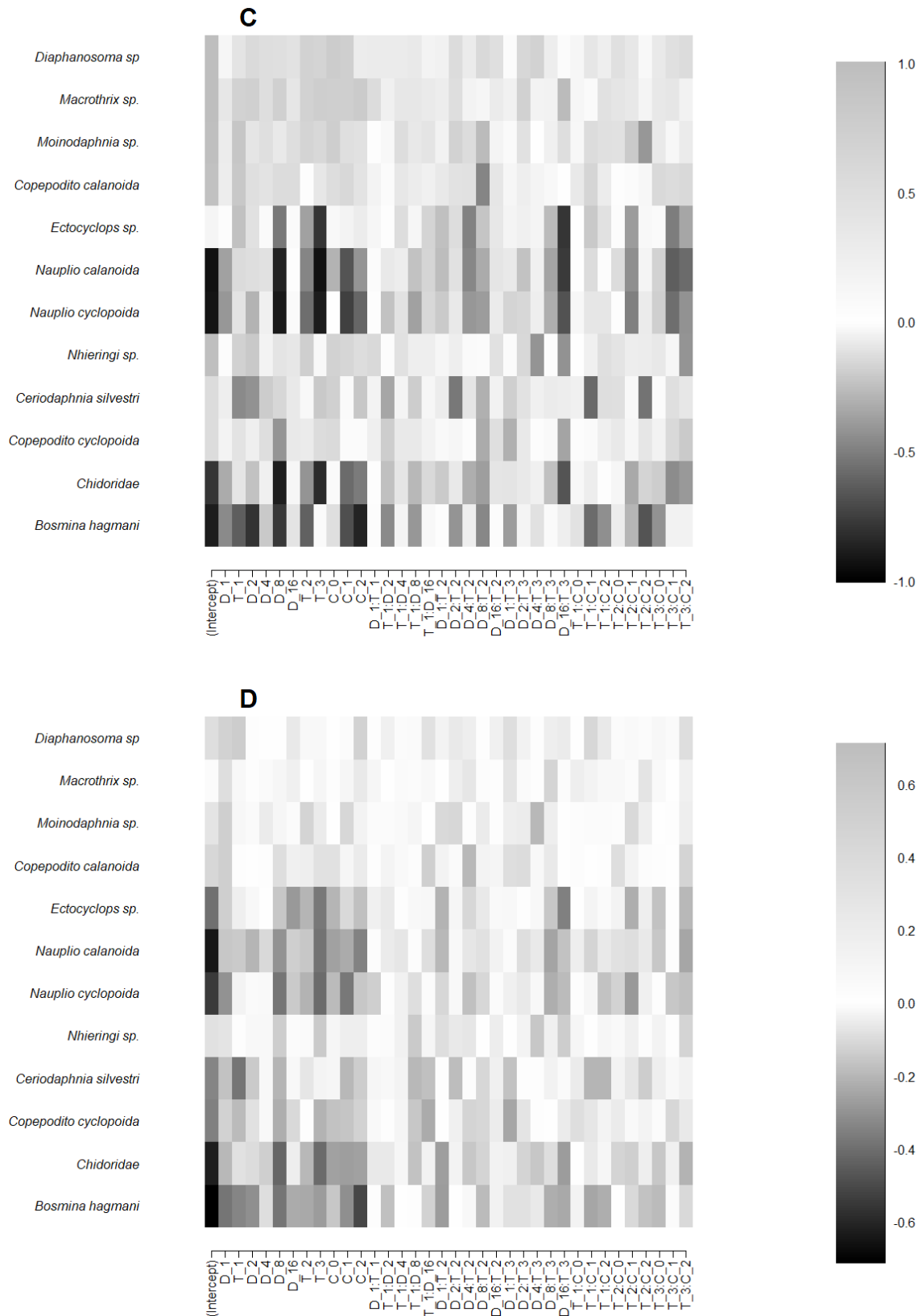
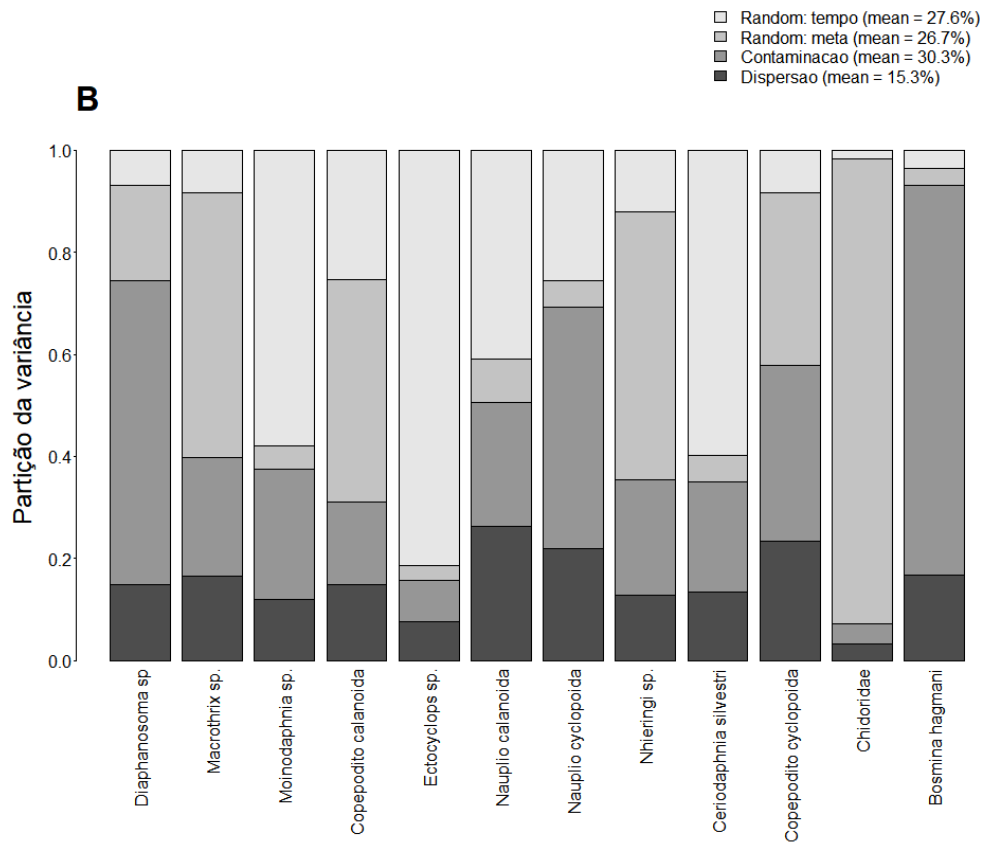
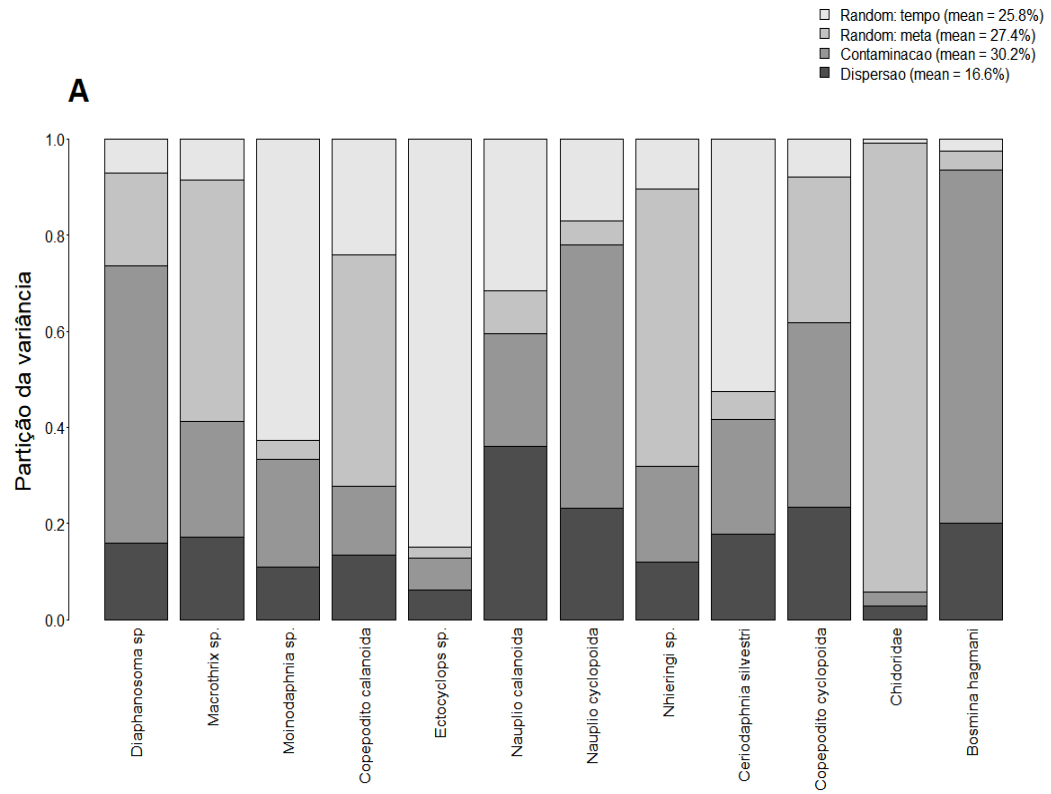


Figura 1. Estimativas de associações dos táxons com os níveis de dispersão, concentração de fipronil no modelo sem o tempo do modelo de abundância (Poisson log-normal; a) e modelo de presença e ausência (probit; b) e considerando o tempo no modelo de abundância (Poisson log-normal; c) e modelo

de presença e ausência (probit; d). Os modelos foram estimados utilizando a Modelagem Hierárquica de Comunidades de Espécies (HMSC). As associações dos táxons são indicadas pelas cores e com o suporte ($>0,80$) de probabilidade posterior para os parâmetros β . A cor cinza indica um coeficiente positivo, enquanto o preto indica um coeficiente negativo. As variáveis testadas foram dispersão (D), o tempo (T) e a contaminação (C). Os valores listados representam os diferentes níveis de dispersão ao longo da escala de 1 a 16 litros, o intervalo de tempo, de 1 a 3, e o gradiente espacial de contaminação por fipronil, sem contaminação (0), contaminação intermediárias (0,1 $\mu\text{g/L}$) e altas (0,2 $\mu\text{g/L}$).

Outros quatro táxons coocorrem aleatoriamente (Figura 1a), como *Ectocyclops* que apresentou abundância positiva associada apenas a um nível de dispersão ($\beta < 0,8$) (modelo 1: Poisson - $R^2 = 0,41$; Tjur's $R^2 = 0,20$; $\beta_{\text{médio}} = 0,62$; probit - $R^2 = 0,09$; Tjur's $R^2 = 0,10$; $\beta_{\text{médio}} = 0,37$; Figura 1a; modelo 2: $R^2 = 0,38$; Tjur's $R^2 = 0,20$; $\beta_{\text{médio}} = 0,51$; probit - $R^2 = 0,20$; Tjur's $R^2 = 0,11$; $\beta_{\text{médio}} = 0,46$; Figura 1c). Já quatro táxons não coocorrem dependendo do nível de dispersão, do tempo e da contaminação (Figura 1), como Naúplio cyclopoida que apresentou abundância negativa associada em níveis mais altos de dispersão e de contaminação ($\beta < 0,8$) (modelo 1: Poisson - $R^2 = 0,15$; Tjur's $R^2 = 0,11$; $\beta_{\text{médio}} = 0,32$; probit - $R^2 = \text{NA}$; Tjur's $R^2 = 0,08$; $\beta_{\text{médio}} = 0,32$; Figura 1a; modelo 2: $R^2 = 0,12$; Tjur's $R^2 = 0,12$; $\beta_{\text{médio}} = 0,40$; probit - $R^2 = 0,02$; Tjur's $R^2 = 0,10$; $\beta_{\text{médio}} = 0,42$; Figura 1c). Os modelos de incidência não foram suficientes para mostrar essa relação de associação das espécies com intensidade de dispersão e a contaminação (Figura 1b).

O tempo foi a variável que mais explicou a variação das metacomunidades (modelo 1 - Poisson = 25,8%; probit = 27,6%; modelo 2 - Poisson = 46,5%; probit = 47,2%; Figura 2). Em todos os modelos, a contaminação e a identidade da metacomunidade explicaram mais variação do que a dispersão (modelo 1 - Poisson = 16,6%; probit = 15,3%; modelo 2 - Poisson = 9,8%; probit = 8,9%; Figura 2).



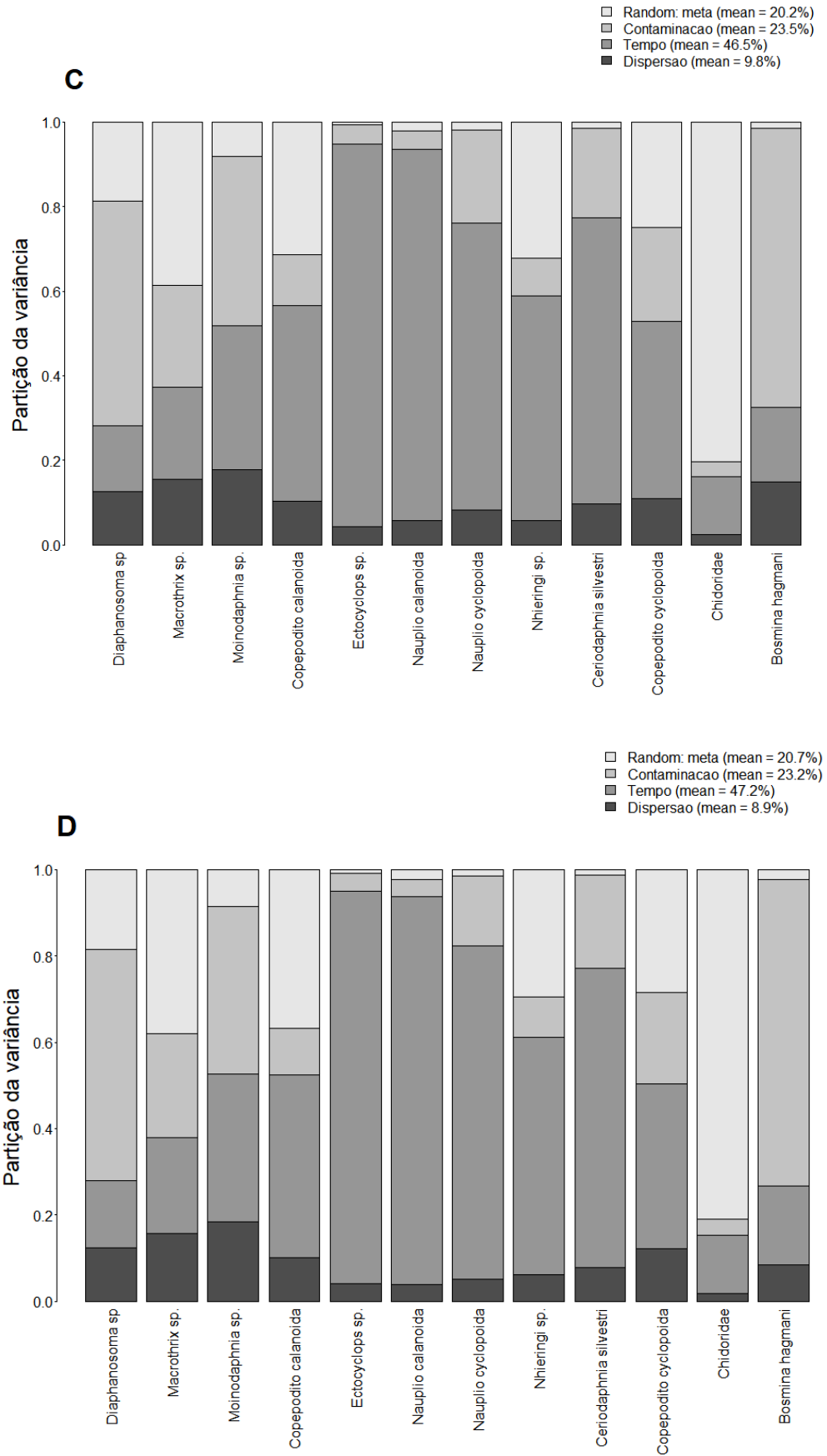


Figura 2. Partição da variação das metacomunidades explicadas pelos níveis de dispersão e

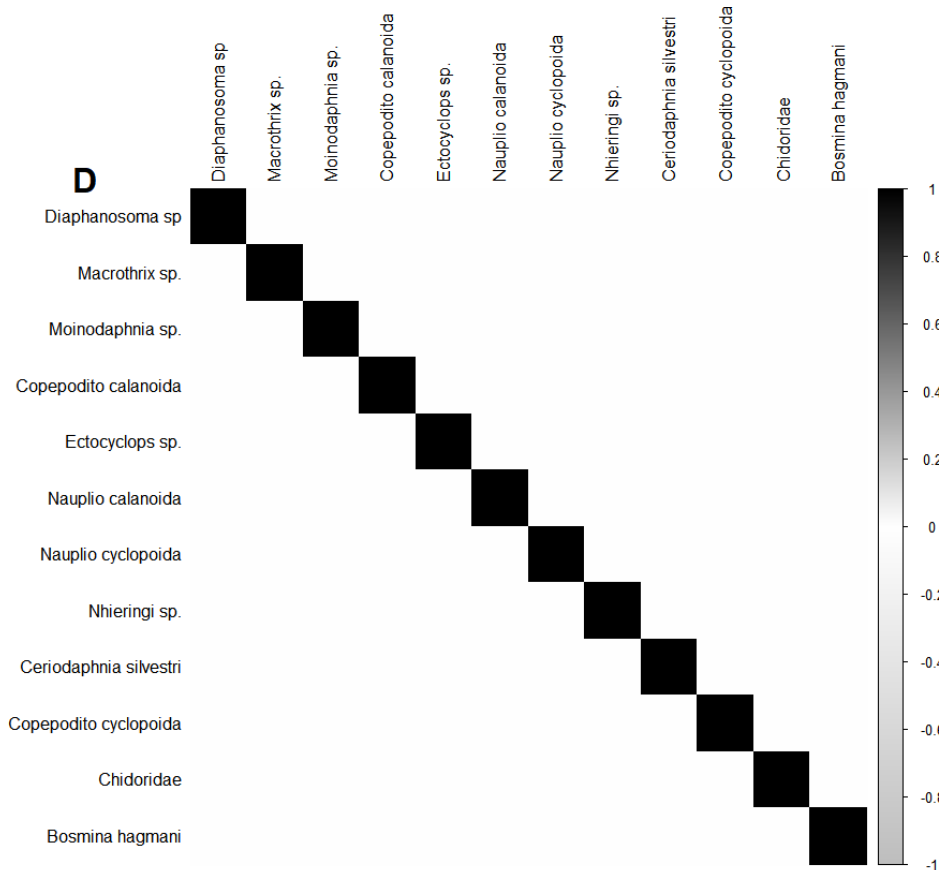


Figura 3. Estimativas de associação entre táxons. O primeiro modelo foi construído sem considerar o tempo para avaliar a variação da abundância (Poisson log-normal; A) e da presença e ausência das espécies (probit; B). Já o segundo modelo avaliou a variação da abundância (Poisson log-normal; C) e da presença e ausência das espécies (probit; D) considerando o efeito do tempo. A matriz de associação identifica os pares de táxons que apresentam associações positivas (preto) ou negativas (cinza), mostradas apenas se a associação tiver um ou outro sinal com pelo menos 80% de probabilidade posterior (os casos restantes são mostrados com a cor branca). As associações positivas indicam que os táxons co-ocorreram mais frequentemente ou com abundâncias mais correlacionadas positivamente do que seria previsto pelas variáveis preditoras (dispersão, concentração de fipronil e tempo). Associações negativas indicam que os táxons co-ocorrem menos frequentemente ou com abundâncias mais correlacionadas negativamente do que o previsto pelas variáveis preditoras.

3.6 Discussão

A estrutura das metacomunidades aquáticas respondeu à variação nos níveis de dispersão em um gradiente de distúrbio por pesticida. Porém, contrariamente às nossas expectativas, a intensidade da dispersão não fez com que as metacomunidades retornassem para um estágio anterior ao distúrbio. As respostas das metacomunidades foram resultado de relações variadas de espécies com a dispersão e a contaminação. Encontramos que as espécies apresentam diferentes associações entre si, sugerindo a existência de semelhanças ecológicas entre as espécies que coocorrem positiva e negativamente. A dispersão e a contaminação por fipronil afetaram a abundância das espécies nas metacomunidades, mas não necessariamente sua ocorrência. Nossos resultados indicam que os pesticidas podem moldar a estrutura interna de metacomunidades aquáticas através de mudanças nas associações entre espécies e as suas preferências ambientais após um distúrbio ambiental e que a dispersão que simulamos não foi suficiente para reverter os efeitos do fipronil.

O gradiente de contaminação de fipronil promoveu maior variação na abundância do que na ocorrência das espécies na metacomunidade, com algumas espécies permanecendo relativamente estáveis ao longo do tempo após a contaminação com o pesticida. A contaminação das comunidades locais pode ter produzido diferentes condições ambientais dentro da metacomunidade, que induziram variações na coocorrência das espécies, nas abundâncias e possivelmente nas interações dentro das comunidades. Comunidades locais com diferentes condições ambientais podem oferecer diferentes oportunidades para as espécies persistirem e coexistirem dentro da metacomunidade (Leibold e Chase 2018). Diferentes condições ambientais influenciam a diversidade, a coexistência de espécies e as características

das espécies, como taxa de reprodução (Büchi et al. 2009). As diferentes respostas das espécies à estrutura espacial do distúrbio podem afetar de maneiras diferentes algumas populações nas comunidades locais, resultando numa recuperação mais lenta de algumas populações (Wilson et al. 2023). Os nossos modelos de incidência não detectaram coocorrência entre espécies, mas os de abundância sugerem que o gradiente de contaminação influenciou a estrutura das comunidades, moldando a abundância das espécies nas metacomunidades.

Embora todas as metacomunidades estivessem sujeitas a mudanças, determinados táxons foram mais sensíveis do que outros. Náuplios de calanoida e cyclopoda apresentaram associação negativa com os níveis de contaminação, indicando que esses táxons podem ter sido eliminados das comunidades em razão a contaminação. *Ectocyclops* foi um táxon que variou nas associações entre táxons e condições ambientais, o que pode indicar um grupo de espécies com respostas que variam por motivos que não testamos. Copepoda compreende um grupo de organismos com diferentes estratégias de vida (Gutierrez et al. 2010), que podem ser mais sensíveis aos efeitos de impactos antrópicos que causam contaminação de ambientes naturais (Kwok et al. 2015, McGinty et al. 2021). Contudo, mesmo entre os táxons que apresentam maior sensibilidade, podem ocorrer respostas diferentes, pois os Cyclopoida são conhecidos por serem mais tolerantes a pesticidas do que os copépodes Calanoida (Castilho-Noll et al. 2012). As mudanças na abundância das espécies podem estar relacionadas à sensibilidade das espécies a pesticidas, o que afeta suas interações com outras espécies, preferências ambientais e altera a dominância das espécies nas comunidades contaminadas (Stampfli et al. 2011, Martins et al. 2018, Rakotoarinia et al. 2022, Grethlein et al. 2022).

A associação entre táxons indicada pelos modelos HMSC sugere a existência

de grupos de táxons que respondem de forma semelhante ao distúrbio, à intensidade de dispersão e à estrutura espacial de contaminação. Por exemplo, alguns cladóceros coocorreram positivamente entre si em todos os níveis de dispersão e de contaminação. Cladóceros podem ser mais resistentes à mudança na abundância quando expostos a pesticidas (Lim et al. 1984, Brans et al. 2021). A estratégia de sobrevivência de produção ovos de resistência usada por muitas espécies pode contribuir para resistirem a momentos de estresse, mantendo suas populações viáveis no futuro (Fryer 1996, Brendonck e Meester 2003). As coocorrências positiva e negativa entre as espécies podem indicar grupos de espécies que coocorrem independente do gradiente de contaminação.

Ao contrário do que nós esperávamos, o papel da dispersão foi menor como determinante das mudanças nas metacomunidades em comparação com os efeitos do tempo e da contaminação. Outros mecanismos ou fatores experimentais que não foram avaliados pode ter afetado a estrutura das metacomunidades, potencialmente modificando o impacto da dispersão e contribuindo para a maior relevância do tempo como determinante da estrutura das metacomunidades. Apesar de nosso experimento ter sido baseado em trabalhos experimentais anteriores, poderia ser sugerido que as concentrações utilizadas não tenham sido suficientes para criar um gradiente de distúrbio capaz de provocar variações na abundância das espécies. Nesse caso, a dispersão não teria tido um efeito sobre as comunidades, uma vez que os ambientes seriam similares entre si. Contudo, as concentrações de fipronil foram suficientes para alterar as metacomunidades, o que foi evidenciado pelo fato de que a contaminação explicou boa parte da variação observada, em comparação com a dispersão. Então, é possível que o gradiente de dispersão não tenha sido adequado para induzir variações nas respostas das espécies, embora os gradientes utilizados neste estudo

tenham sido previamente simulados em outros contextos experimentais (indicar exemplos de estudos que corroborem a afirmação).

Nosso trabalho simulou condições de dispersão em uma situação de contaminação ambiental para captar as principais mudanças em metacomunidades expostas a pesticidas ao longo do tempo. A dispersão demonstrou ter um papel importante na estruturação das metacomunidades, afetando as associações entre espécies e possivelmente influenciando a coocorrência das mesmas. No entanto, essa influência não foi suficiente para reverter os efeitos da contaminação. O gradiente de contaminação parece ter influenciado mais as comunidades do que a dispersão, gerando variações nas associações e nas abundâncias das espécies, mudando a estrutura das metacomunidades. O tempo também foi fator determinante na variação das metacomunidades, e a sua inclusão nos modelos permitiu uma compreensão maior das associações entre espécies e das variações na abundância dentro das metacomunidades. As associações entre as espécies podem sugerir a existência de grupos de espécies que fornecem informações concordantes sobre mudanças ambientais e a capacidade de recuperação de metacomunidades após um distúrbio. Nosso estudo destaca a importância de considerar múltiplos fatores, incluindo a coocorrência e as interações entre as espécies e suas preferências ambientais para entender a dinâmica de metacomunidades aquáticas de água doce. Esses resultados podem contribuir para um entendimento mais amplo da ecologia das metacomunidades e dos efeitos das mudanças ambientais.

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

Financiamento 001; Fundação de Amparo à Pesquisa do estado de São Paulo (FAPESP), processo #2021/00619-7 e do processo 309496/2021-7, CNPq.

Referências

- Arslan, P. and Günal, A. Ç. 2023. Does Fipronil Affect on Aquatic Organisms? Physiological, Biochemical, and Histopathological Alterations of Non-Target Freshwater Mussel Species. - *Water* 15: 334.
- Becker, J. M. et al. 2020. Drivers of pesticide resistance in freshwater amphipods. - *Science of The Total Environment* 735: 139264.
- Bejarano, A. C. et al. 2005. Influence of natural dissolved organic matter (DOM) on acute and chronic toxicity of the pesticides chlorothalonil, chlorpyrifos and fipronil on the meiobenthic estuarine copepod *Amphiascus tenuiremis*. - *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 321: 43–57.
- Blanck, H. 2002. A Critical Review of Procedures and Approaches Used for Assessing Pollution-Induced Community Tolerance (PICT) in Biotic Communities. - *Human and Ecological Risk Assessment: An International Journal* 8: 1003–1034.
- Bonecker, C. C. et al. 2013. Temporal changes in zooplankton species diversity in response to environmental changes in an alluvial valley. - *Limnologica* 43: 114–121.
- Brans, K. I. et al. 2021. Genetic differentiation in pesticide resistance between urban and rural populations of a nontarget freshwater keystone interactor, *Daphnia magna*. - *Evolutionary Applications* 14: 2541–2552.

- Brendonck, L. and De Meester, L. 2003. Egg banks in freshwater zooplankton: evolutionary and ecological archives in the sediment. - *Hydrobiologia* 491: 65–84.
- Büchi, L. et al. 2009. The influence of environmental spatial structure on the life-history traits and diversity of species in a metacommunity. - *Ecological Modelling* 220: 2857–2864.
- da Silva, J. P. et al. 2023. Joint species distribution models unveil co-occurrences between freshwater mussels and their fish hosts. - *Journal of Biogeography* 50: 730–742.
- Castilho-Noll, M. S. M. Casotti, C. G. & Moreira, S. 2012. Copepods (Crustacea, Maxillopoda) from shallow reservoirs. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 24, 149-159.
- Denk, J. and Hallatschek, O. 2023. Tipping points emerge from weak mutualism in metacommunities.
- Durán, A. P. et al. 2020. A practical approach to measuring the biodiversity impacts of land conversion (R Freckleton, Ed.). - *Methods Ecol Evol* 11: 910–921.
- Eklöf, A. et al. 2012. Climate change in metacommunities: dispersal gives double-sided effects on persistence. - *Phil. Trans. R. Soc. B* 367: 2945–2954.
- Elmoor-Loureiro, L. M. A. 1997. Manual de Identificação de Cladóceros Límnicos do Brasil.
- Estrada-Carmona, N. et al. 2022. Complex agricultural landscapes host more biodiversity than simple ones: A global meta-analysis. - *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 119: e2203385119.

- Evans, L. E. et al. 2020. Temperature-mediated changes in zooplankton body size: large scale temporal and spatial analysis. - *Ecography* 43: 581–590.
- Fryer, G. 1996. Diapause, a potent force in the evolution of freshwater crustaceans.: 14.
- Gálvez, Á. et al. 2023. Inconsistent response of taxonomic groups to space and environment in mediterranean and tropical pond metacommunities. - *Ecology in press*.
- Grethlein, M. et al. 2022. Small-scale population structuring results in differential susceptibility to pesticide exposure. - *Environ Sci Eur* 34: 113.
- Hanazato, T. 2001. Pesticide effects on freshwater zooplankton: an ecological perspective. - *Environmental Pollution*: 10.
- Harris, V. et al. 2014. Multidecadal Atlantic climate variability and its impact on marine pelagic communities. - *Journal of Marine Systems* 133: 55–69.
- Hashimoto, K. et al. 2020. Long-term monitoring reveals among-year consistency in the ecological impacts of insecticides on animal communities in paddies. - *Ecological Indicators* 113: 106227.
- Hayasaka, D. 2014. Study of the impacts of systemic insecticides and their environmental fate in aquatic communities of paddy mesocosms. - *Journal of Pesticide Science* 39: 172–173.
- Jaureguiberry, P. et al. 2022. The direct drivers of recent global anthropogenic biodiversity loss. - *Sci. Adv.* 8: eabm9982.

- Lim, R. P. et al. 1984. Ecological studies of Cladocera in the ricefields of Tanjung Karang, Malaysia, subject to pesticide treatment. in press.
- Kačergytė, I. et al. 2023. Community associations of birds with amphibians and fish in wetlands created for biodiversity. - *Biological Conservation* 282: 110031.
- Kasai, A. et al. 2016. Fipronil application on rice paddy fields reduces densities of common skimmer and scarlet skimmer. - *Scientific Reports* 6: 1–10.
- Koelle, K. and Vandermeer, J. 2004. Dispersal-induced desynchronization: from metapopulations to metacommunities: Dispersal-induced desynchronization. - *Ecology Letters* 8: 167–175.
- Kwok, K. W. H. et al. 2015. Copepods as References Species in Estuarine and Marine Waters. - Elsevier Inc.
- Kumar, N. et al. 2021. Agricultural activities causing water pollution and its mitigation - a review. in press.
- Leibold, M. A. et al. 2022. The internal structure of metacommunities. - *Oikos* 2022: oik.08618.
- Liess, M. et al. 2021. Pesticides are the dominant stressors for vulnerable insects in lowland streams. - *Water Research* 201: 117262.
- Martins, C. et al. 2018. Specialisation events of fungal metacommunities exposed to a persistent organic pollutant are suggestive of augmented pathogenic potential. - *Microbiome* 6: 208.

- McGinty, N. et al. 2021. Anthropogenic climate change impacts on copepod trait biogeography. - *Global Change Biology* 27: 1431–1442.
- Miller, J. L. et al. 2020. Common insecticide disrupts aquatic communities: A mesocosm-to-field ecological risk assessment of fipronil and its degradates in U.S. streams. - *Science Advances* 6: 1–13.
- Mouquet, N. and Loreau, M. 2003. Community Patterns in Source-Sink Metacommunities. - *American Naturalist* 162: 544–557.
- Neves, G. P. 2011. Copépodes planctônicos (Crustacea, Calanoida e Cyclopoida) em reservatórios e trechos lóticos da bacia do Rio da Prata (Brasil, Paraguai, Argentina e Uruguai): taxonomia, distribuição geográfica e alguns atributos ecológicos.
- Oakley, J. L. and Bicknell, J. E. 2022. The impacts of tropical agriculture on biodiversity: A meta-analysis. *Oikos* 59(12): 3072-3082.
- Ovaskainen, O. et al. 2017. How to make more out of community data? A conceptual framework and its implementation as models and software (J Chave, Ed.). - *Ecol Lett* 20: 561–576.
- Ovaskainen, O. et al. 2019. Long-term shifts in water quality show scale-dependent bioindicator responses across Russia – Insights from 40 year-long bioindicator monitoring program. - *Ecological Indicators* 98: 476–482.
- Rakotoarinia, M. R. et al. 2022. Effects of land use and weather on the presence and abundance of mosquito-borne disease vectors in a urban and agricultural

landscape in Eastern Ontario, Canada (Al Hasaballah, Ed.). - PLoS ONE 17: e0262376.

Radzikowski, J. 2013. Resistance of dormant stages of planktonic invertebrates to adverse environmental conditions. - Journal of Plankton Research 35: 707–723.

Rohr, J. R. and Crumrine, P. W. 2005. Effects of an herbicide and insecticide on pond community structure and processes. - Ecological Applications 15: 1135–1147.

Schroers, R. et al. 2004. B-cell chronic lymphocytic leukemia with aberrant CD8 expression: Genetic and immunophenotypic analysis of prognostic factors. - Leukemia and Lymphoma 45: 1677–1681.

Sendacz, S. and Kubo, E. 1982. Copepoda (Calanoida e Cyclopoida) de Reservatórios do Estado de São Paulo. - B. Inst. Pesca, São Paulo unico: 51–89.

Stampfli, N. C. et al. 2011. Environmental context determines community sensitivity of freshwater zooplankton to a pesticide. - Aquatic Toxicology 104: 116–124.

Thompson, P. L. and Gonzalez, A. 2017. Dispersal governs the reorganization of ecological networks under environmental change. - Nature Ecology and Evolution in press.

Tikhonov, G. et al. 2017. Using joint species distribution models for evaluating how species-to-species associations depend on the environmental context. - Methods in Ecology and Evolution 8: 443–452.

- Tikhonov, G. Opedal, Ø. H. Abrego, N. Lehtikoinen, A. de Jonge, M. M. Oksanen, J. & Ovaskainen, O. 2020. Joint species distribution modelling with the R-package Hmsc. *Methods in ecology and evolution*, 11:3, 442-447.
- Tilman, D. et al. 2002. Agricultural sustainability and intensive production practices. - *Nature* 418: 671–677.
- Vad, C. F. et al. 2022. Dispersal provides trophic-level dependent insurance against a heatwave in freshwater ecosystems.
- Vörösmarty, C. J. et al. 2010. Global threats to human water security and river biodiversity. - *Nature* 467: 555–561.
- Wato, T. W. and Amare, M. 2020. The Agricultural Water Pollution and Its Minimization Strategies – A Review. - *JRDM* in press.

Material Suplementar

Coletas

Na estação de Captação de água DAAE coletamos a água para preencher as caixas (aprox. 25,200 litros de água). As comunidades locais de zooplâncton e fitoplâncton iniciais vieram junto na água coletada no processo de captação da água da estação, que ficaram armazenadas em três tanques na área experimental. Além das coletas realizadas com a captação de água, adicionamos coletas manuais das comunidades de fitoplâncton e de zooplâncton para aumentar o pool regional de espécies. Escolhemos quatro reservatórios que apresentam uma alta densidade populacional e diversidade de fitoplâncton e zooplâncton, que permitiram a montagem de um pool regional de espécies para o experimento. As comunidades de fitoplâncton adicionadas foram coletadas no reservatório Fazzari no município de São Carlos, com auxílio de redes de 68 μm de abertura de malha, realizando 30 arrastes em superfície (5 metros) para formar um pool de espécies. Já as comunidades de zooplâncton coletamos nos reservatórios da estação de Captação de água DAAE e nas lagoas da pedreira da fazenda São Bento e da fazenda Santa Gertrude, no município de Rio Claro, e no reservatório do Fazzari. As coletas de zooplâncton foram realizadas com 60 arrastes em superfície (5 metros) utilizando redes de 68 μm de abertura de malha. O volume concentrado de água coletado foi redistribuído igualmente entre os tanques que armazenavam a água coletada no reservatório. Nós inoculamos as comunidades nos tanques no mesmo dia em que realizamos a coleta. Transferimos as comunidades para as caixas preenchendo cada caixa com 400 litros de água dos tanques. As amostragens foram feitas através da filtração de quatro litros de água em cada uma das caixas. Utilizamos um sifão de aquário com uma mangueira flexível para coletar

zooplâncton, acoplamos uma rede de 68 μm na saída da mangueira. Passamos a mangueira flexível coletando água em diversas profundidades dentro da caixa.

4. Considerações finais

Nesta tese investigamos os fatores que moldam comunidades e metacomunidades em ambientes aquáticos frente a distúrbios ambientais. Em cada capítulo exploramos aspectos distintos da reorganização de metacomunidades após a contaminação por agrotóxicos por meio de experimentos manipulativos, em mesocosmos aquáticos. No primeiro capítulo mantivemos a dispersão fixa e manipulamos a intensidade do distúrbio ao criar metacomunidades inteira e parcialmente contaminadas por fipronil. Já no segundo, manipulamos os níveis de intensidade de dispersão e mantivemos fixo a estrutura espacial da contaminação. Esperávamos observar que os distúrbios ambientais simulados com o pesticida fipronil reorganizariam as comunidades de maneira diferente dependendo da escala espacial e temporal da contaminação e da dispersão entre as comunidades locais.

No primeiro capítulo, encontramos que a contaminação por fipronil causou variação na abundância e incidência das espécies, resultando em mudanças na estrutura e diversidade das metacomunidades de zooplâncton. Os efeitos da contaminação por fipronil foram maiores nos copépodos em comparação com os cladóceros. Encontramos que a estrutura espacial da contaminação afetou a sincronia espacial entre as comunidades locais, limitando a composição das comunidades a um conjunto de espécies mais tolerantes à poluição. As metacomunidades inteiramente perturbadas apresentam respostas diferentes das metacomunidades parcialmente perturbadas por um distúrbio de poluição. Essa evidência sugere que as comunidades-chave, que não foram contaminadas pelo pesticida, foram importantes na manutenção da diversidade e composição das metacomunidades, compensando parcialmente os efeitos negativos da contaminação.

Já no segundo capítulo, encontramos que a estrutura das metacomunidades aquáticas foi influenciada pela dispersão e contaminação por pesticidas, mas sem evidências fortes de um retorno ao estado anterior ao distúrbio influenciado pela dispersão. O gradiente de contaminação e o tempo foram fatores determinantes das variações nas associações e abundâncias das espécies, alterando a estrutura da metacomunidade. A contaminação por fipronil levou a variações na abundância das espécies, enquanto a ocorrência permaneceu relativamente estável. De maneira geral, alguns táxons foram mais sensíveis aos efeitos do pesticida do que outras, como náuplios de calanoida e cyclopoda. As respostas das metacomunidades a contaminação por fipronil foram dependentes das relações entre espécies, sugerindo que as espécies que coocorrem positiva e negativamente apresentam semelhanças ecológicas entre si. Encontramos que a associação entre táxons pode indicar a existência de grupos de espécies que respondem de maneira semelhante ao distúrbio, independentemente da intensidade da dispersão ou da estrutura espacial de contaminação.

Em resumo, estes estudos proporcionaram uma compreensão de como a estrutura de metacomunidades aquáticas responde a distúrbios ambientais, especificamente à contaminação por pesticidas. Nossos principais resultados destacaram como a estrutura espacial das metacomunidades e a dispersão atuaram na dinâmica das comunidades afetadas por um pesticida, e como a contaminação afetou a abundância das espécies dentro das metacomunidades. Estudos futuros podem incorporar diferentes metodologias de experimentação em mesocosmos, permitindo uma compreensão mais abrangente das interações entre as espécies e suas respostas a distúrbios em ecossistemas aquáticos. Por exemplo, investigações futuras podem explorar melhor o entendimento do papel da dispersão afetando a dinâmica de metacomunidades aquáticas de água doce. Além disso, abordagens experimentais em mesocosmos podem contribuir para entender os

processos ecológicos que moldam as metacomunidades. Por fim, destacamos a importância da compreensão e avaliação de mudanças na estrutura das comunidades local e regionalmente, especialmente em relação às mudanças no ambiente causadas por ações antrópicas.