

**ROGÉRIO ANTONIO KRUEK**

**ANÁLISE DA VARIAÇÃO ESPAÇO-TEMPORAL EM DIFERENTES  
ESCALAS SOBRE A DISTRIBUIÇÃO ECOLÓGICA DAS COMUNIDADES  
DE MACROALGAS DE DUAS BACIAS DE DRENAGEM DA REGIÃO  
CENTRO-SUL DO ESTADO DO PARANÁ**

Tese apresentada ao Instituto de  
Biotecnologia do Campus de Rio Claro,  
Universidade Estadual Paulista Júlio de  
Mesquita Filho, como parte dos  
requisitos para obtenção do título  
de Doutor em Ciências Biológicas  
(Biologia Vegetal).

Orientador: Ciro César Zanini Branco  
Co-Orientador: Orlando Necchi Júnior

RIO CLARO  
2010

**ROGÉRIO ANTONIO KRUPEK**

**ANÁLISE DA VARIAÇÃO ESPAÇO-TEMPORAL EM DIFERENTES ESCALAS  
SOBRE A DISTRIBUIÇÃO ECOLÓGICA DAS COMUNIDADES DE MACROALGAS  
DE DUAS BACIAS DE DRENAGEM DA REGIÃO CENTRO-SUL DO ESTADO DO  
PARANÁ**

Tese apresentada ao Instituto de  
Biotecnologia do Campus de Rio Claro,  
Universidade Estadual Paulista Júlio de  
Mesquita Filho, como parte dos  
requisitos para obtenção do título  
de Doutor em Ciências Biológicas  
(Biologia Vegetal).

Comissão Examinadora

Dr. Ciro César Zanini Branco

Dr. Antonio Fernando Monteiro Camargo

Dra. Denise de Campos Bicudo

Dra. Andrea Tucci

Dra. Carla Ferragut

Rio Claro, 04 de junho de 2010

À Fernanda (Fezinha) e Maria Isabela (Belinha), mulheres da minha vida que permitem meu mundo ser, colorido e belo.

À meu pai Antônio (*in memoriam*), quem sempre esteve e vai estar ao meu lado.

## AGRADECIMENTOS

Este trabalho foi um período compensatório de uma época de estudos e experiências profissionais e de vida. O mesmo só foi possível com o auxílio de inúmeras pessoas a quem, aqui, fica impossível nominar, entretanto, gostaria de expressar meu desejo e gratidão a algumas que foram fundamentais no desenvolvimento do presente trabalho.

Primeiramente, agradeço a DEUS por ter me permitido, ao longo de todo este período de trabalho, estar sempre no gozo de minha saúde física e mental. Agradeço ainda, por manter ao meu redor pessoas tão especiais que fizeram deste período da minha vida uma pequena parte a ser lembrada com carinho e saudades.

Agradeço à Ciro César Zanini Branco, na pessoa de meu orientador e amigo, pelo auxílio ao longo de todo o desenvolvimento do trabalho, pela compreensão nas dificuldades enfrentadas ao longo de todo o período e principalmente pelas palavras sempre precisas e oportunas, as quais contribuíram para o meu crescimento profissional.

À Orlando Necchi Júnior, meu co-orientador, quem proporcionou a oportunidade do meu egresso no programa de pós graduação, pela ajuda na identificação de material e pela sua sempre pronta disposição em auxiliar.

À Cleto Kaveski Peres, amigo e companheiro em todos os momentos. Pelo auxílio nos demorados e cansativos trabalhos de campo e pela alegria e palavras sempre apropriadas em todos os momentos desta longa caminhada.

À Pitágoras da Conceição Bispo, professor e amigo pela paciência e pela grande e valiosa ajuda no desenvolvimento de toda a parte estatística do trabalho, além das boas discussões e brincadeiras.

Aos colegas do Laboratório de Biologia Aquática (LABIA), pelos momentos de alegria e descontração que muito me ajudaram ao longo deste período.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento e Pesquisa (CNPq) pela bolsa de estudo durante o curso.

À minha mãe Leoni quem sempre incentivou-me a estudar e seguir o caminho que escolhi, apesar de não nos vermos diariamente sei que está sempre pensando e rezando por mim.

À meu pai Antônio, que partiu de nosso meio neste período, deixando uma enorme lacuna e saudade em meu coração, por sempre me ensinar, mesmo nos seus momentos mais difíceis, a ser uma pessoa correta e feliz.

À minha querida esposa Fernanda (Fezinha), que em todos os momentos esteve sempre ao meu lado e que teve que suportar os momentos de ausência e dificuldade, sempre me auxiliando. Obrigado, te amo muito.

À minha filha Maria Isabela (Belinha), que apesar de não compreender a importância deste trabalho, foi sempre responsável pelos momentos mais felizes e agradáveis durante todo este período.

## RESUMO

O presente trabalho teve como objetivo principal analisar a influência da heterogeneidade espaço-temporal, em diferentes escalas, sobre a distribuição de comunidades de macroalgas em uma área localizada na região centro-sul do estado do Paraná. Para ambos os estudos (espacial e temporal) seguiram-se os mesmos procedimentos amostrais. As escalas espaciais avaliadas foram: bacia de drenagem (Rio das Pedras e Rio Marrecas), mesohábitat (remanso e corredeira) e microhábitat (unidades amostrais com área de 0,05 m<sup>2</sup>), além dos níveis de sombreamento (aberto e sombreado). As amostragens foram realizadas em locais que apresentavam visível crescimento de algas. Um número igual de unidades amostrais “sem alga” também foi aleatoriamente avaliado. Dentro de cada unidade amostral foram avaliados os parâmetros bióticos (riqueza e abundância de espécies) e as variáveis ambientais locais (irradiância, velocidade da correnteza, profundidade, riqueza e diversidade do substrato). Em adição, para cada riacho, foram tomadas medidas das seguintes variáveis ambientais regionais: temperatura da água, oxigênio dissolvido, condutividade, pH e turbidez. No estudo espacial, um total de dez riachos foram avaliados por bacia de drenagem, sendo identificados 29 táxons. As diferenças entre as escalas espaciais estiveram muito mais relacionadas com características particulares de cada grupo (divisão e tipo morfológico) do que propriamente com a composição das espécies. A única distinção observada na estrutura das comunidades esteve relacionada com os diferentes níveis de sombreamento, o que evidencia a importância do regime de luz como fator determinante na distribuição espacial destes organismos. Em adição, a velocidade da correnteza também foi importante neste aspecto, já que maior desenvolvimento algal foi observada nestes ambientes. Em síntese, as características locais exerceram maior influência do que as variáveis regionais na distribuição espacial das comunidades de macroalgas avaliadas. Para o estudo temporal, foi avaliado mensalmente um riacho em cada bacia de drenagem. O total de 16 táxons foi identificado. Apesar da composição de espécies ser menos variável, a estrutura das comunidades variou sazonalmente muito mais dentro das escalas do que espacialmente. Todas as escalas apresentaram diferenças na estrutura da comunidade, influenciadas por diferentes fatores microambientais, o que demonstra a importância da heterogeneidade temporal sobre as comunidades de macroalgas. Os parâmetros ambientais regionais foram pouco influentes na variação sazonal das comunidades. Sendo assim, podemos supor que a heterogeneidade temporal exerce influências sobre as comunidades de macroalgas, sendo estas respondidas de modo diverso nas diferentes escalas avaliadas.

**Palavras-chave:** macroalgas, heterogeneidade espaço-temporal, escala espacial

## **ABSTRACT**

This study aimed to analyze the influence of spatial and temporal heterogeneity at different scales, the distribution of macroalgal communities in an area located in the mid-southern of Parana state. For both studies (spatial and temporal) followed the same sampling procediments. The spatial scales evaluated were: drainage basin (Pedras river and Marrecas river), mesohabitat (riffles and pools) and microhabitat (sampling units an area of 0,05 m<sup>2</sup>), beyond to shading levels (open and shaded). The sampling units were positioned in places that hat visible growth of algae. A same number of sample units “without algae” also were randomly evaluated. Within each sampling unit were evaluated biotic parameters (richness and abundance of species) and the local variables (irradiance, current velocity, depth, richness and diversity of substrate). In addition, for each stream were taken of the following regional variables: water temperature, oxygen saturation, specific conductance, pH and turbidity. In the spatial study, a total of ten streams were evaluated by drainage basin, being identified 29 taxa. The differences between the spatial scales were more related to particular characteristics of each group (division and morphological type) than properly with the species composition. The only difference observed in community structure was related to the different levels of shading, which shows the importance of light as a determining factor in the spatial distribution of these organisms. In addition, the current velocity was also important in this aspect, as greater algal development was observed in these environments. In summary, the local characteristics had the greatest influence that the regional variables in the spatial distribution of macroalgal communities evaluated. For the temporal study, one stream was monthly evaluated in each drainage basin. A total of 16 taxa were identified. Although the species composition is less variable, the community structure varied seasonally more within the scales than spatially. All scales showed differences in community structure, influenced by different microenvironmental factors, which demonstrates the importance of temporal heterogeneity on macroalgal communities. The regional parameters were little influence on the seasonal variation of communities. Thus, we can assume that the temporal heterogeneity exerts influence on the macroalgal communities, which are answered differently at different scales evaluated.

**Key words:** macroalgae, spatial-temporal heterogeneity, spatial scale

## LISTA DE ILUSTRAÇÕES

### CAPÍTULO I

**Figura 1.** Localização geral da Bacia do Rio das Pedras (BRP) e da Bacia do Rio Marrecas (BRM) no município de Guarapuava, região centro-sul do estado do Paraná, sul do Brasil.

**Figura 2.** Distribuição dos pontos de amostragem nas bacias de drenagem do Rio das Pedras e Rio Marrecas (apenas a porção localizada dentro do município de Guarapuava, onde as coletas foram realizadas, é mostrada).

**Figura 3.** Designe amostral para uma bacia de drenagem, onde as demais unidades ou escalas espaciais foram selecionadas: 10 riachos, sendo 5 abertos e 5 sombreados, um segmento por riacho, sendo o mesmo subdividido em mesohabitats de remanso e corredeira e 20 unidades amostrais por mesohabitat, sendo 10 com presença de macroalgas e 10 com ausência de macroalgas (controle).

**Figura 4.** Representação gráfica do índice de distintividade taxonômica (distintividade taxonômica média,  $AvTD$  ou  $\Delta +$  e variação da distintividade taxonômica,  $VarTD$  ou  $\Lambda +$ ) para todas as escalas espaciais avaliadas: RP = Bacia do Rio das Pedras, RM = Bacia do Rio Marrecas, AB = ambiente aberto, SO = ambiente sombreado, RE = mesohabitat de remanso e CO = mesohabitat de corredeira.

**Figura 5.** Variação de riqueza (a) e abundância (b) de espécies de macroalgas na escala espacial de sombreamento ( $n = 40$ ).

**Figura 6.** Curvas de rarefação de riqueza de espécies de macroalgas nas diferentes escalas espaciais avaliadas: a. ambiente aberto; b. ambiente sombreado; c. mesohabitat de corredeira; d. mesohabitat de remanso.



**Figura 7.** Comparação entre os valores médios e desvio padrão entre as escalas espaciais de sombreamento e mesohabitat obtidos a partir das curvas de rarefação com base na riqueza de espécies obtidas na região de estudos.

**Figura 8.** Ordenação dos pontos de amostragem resultante da Análise de Correspondência Destendenciada (DCA; apesar do eixo 1 e 2 serem mostrados, nenhum deles apresentou diferenças com relação a composição da comunidade). Os símbolos referem-se à:  $\Delta$  - RDP, aberto, corredeira;  $\nabla$  - RDP, aberto, remanso;  $\blacktriangle$  - RDP, sombreado, corredeira;  $\blacktriangledown$  - RDP, sombreado, remanso;  $\diamond$  - RM, aberto, corredeira;  $\blacklozenge$  - RM, aberto, remanso;  $\blacklozenge$  - RM, sombreado, corredeira;  $\blacklozenge$  - RM, sombreado, remanso.

**Figura 9.** Dendrograma obtido pela representação de similaridade entre todos os pontos de amostragem, dentro das diferentes escalas espaciais avaliadas: a) Bacia de drenagem (P = Rio das Pedras, M = Rio Marrecas), b) Sombreamento (A = aberto, S = sombreado).

**Figura 10.** Dendrograma obtido pela representação de similaridade entre todos os pontos de amostragem, dentro dos diferentes mesohabitats: a) Bacia do Rio das Pedras (C = corredeira, R = Remanso); b) Bacia do Rio Marrecas (C = corredeira, R = remanso).

**Figura 11.** Ordenação dos pontos de amostragem resultante da Análise de Correspondência Destendenciada (DCA; apenas os eixos mais significativos (eixos 1 e 2) são mostrados) com base na composição das divisões algais encontradas em cada uma das escalas espaciais avaliadas: a. bacia de drenagem ( $\circ$  = Bacia do Rio Marrecas;  $\bullet$  = Bacia do Rio das Pedras); b. sombreamento ( $\circ$  = ambiente aberto;  $\bullet$  = ambiente sombreado); c. mesohabitat ( $\circ$  = mesohabitat de corredeira;  $\bullet$  = mesohabitat de remanso).

**Figura 12.** Ordenação dos pontos de amostragem resultante da Análise de Correspondência Destendenciada (DCA; apenas os eixos mais significativos (eixos 1 e 2) são mostrados) com base na composição dos tipos morfológicos encontrados em cada uma das escalas espaciais avaliadas: a. bacia de drenagem ( $\circ$  = Bacia do Rio Marrecas;  $\bullet$  = Bacia do Rio das Pedras); b.

sombreamento (○ = ambiente aberto; ● = ambiente sombreado); c. Mesohabitat (○ = mesohabitat de corredeira; ● = mesohabitat de remanso).

**Figura 13.** Variação de velocidade da correnteza (a) na escala espacial de mesohabitat e irradiância (b) na escala de sombreamento (n = 40).

**Figura 14.** Ordenação dos pontos de amostragem resultante da Análise de Variáveis Canônicas (AVC) com base nas variáveis microambientais. ● = Mesohabitat de corredeira com alga; ◇ = Mesohabitat de corredeira sem alga; ■ = Mesohabitat de remanso com alga; Δ = Mesohabitat de remanso sem alga.

**Figura 15.** Ordenação dos pontos de amostragens resultante da Análise de Componentes Principais (PCA) com base em todas as variáveis físico-químicas da água.

## CAPÍTULO II

**Figura 1.** Detalhe das duas bacias de drenagem onde o estudo de acompanhamento sazonal foi realizado nos pontos de amostragem indicados para Bacia do Rio das Pedras (RDP) e Bacia do Rio Marrecas (RM).

**Figura 2.** Variação sazonal de todos os parâmetros bióticos avaliados entre as escalas espaciais investigadas.

**Figura 3.** Ordenação dos pontos de amostragem (a) e espécies (b) durante todo o período sazonal para as duas bacias de drenagem resultante da Análise de Correspondência Destendenciada (DCA; somente os resultados que apresentaram diferenças para os eixos no teste *t* são mostrados).

Δ - Bacia do Rio das Pedras; ambiente aberto; ▲ - Bacia do Rio das Pedras; ambiente sombreado

∇ - Bacia do Rio Marrecas; ambiente aberto; ▼ - Bacia do Rio Marrecas; ambiente sombreado

**Figura 4.** Ordenação dos pontos de amostragem e espécies durante todo o período sazonal para a Bacia do Rio das Pedras resultante da Análise de Correspondência Destendenciada (DCA; somente os resultados que apresentaram diferenças para os eixos no teste  $t$  são mostrados).

△ - ambiente aberto; mesohabitat de remanso ▲ - ambiente sombreado; mesohabitat de remanso

▽ - ambiente aberto; mesohabitat de corredeira ▼ - ambiente sombreado; mesohabita de corredeira

**Figura 5.** Ordenação dos pontos de amostragem e espécies durante todo o período sazonal para a Bacia do Rio Marrecas resultante da Análise de Correspondência Destendenciada (DCA; somente os resultados que apresentaram diferenças para os eixos no teste  $t$  são mostrados).

△ - ambiente aberto; mesohabitat de remanso ▲ - ambiente sombreado; mesohabitat de remanso

▽ - ambiente aberto; mesohabitat de corredeira ▼ - ambiente sombreado; mesohabita de corredeira

## LISTA DE TABELAS

### CAPÍTULO I

**Tabela 1.** Lista de espécies presentes nos ambientes lóticos da Bacia do Rio das Pedras (RP) e Bacia do Rio Marrecas (RM). R = remanso; C = corredeira.

**Tabela 2.** Valores médios e desvio padrão da estrutura da comunidade (riqueza, abundância (cobertura percentual),  $H'$ , C, e J) para cada uma das escalas espaciais analisadas.

**Tabela 3.** Valores de distintividade taxonômica média ( $\Delta$ TD ou  $\Delta^+$ ) e variação da distintividade taxonômica ( $\Delta$ TD ou  $\Delta^+$ ) para cada uma das escalas espaciais analisadas.

**Tabela 4.** Resumo da ANOVA mostrando a variação na estrutura das comunidades de macroalgas nas diferentes escalas espaciais avaliadas. (MS= média do quadrado).

**Tabela 5.** Valores médios e desvio padrão das variáveis microambientais (velocidade da correnteza, profundidade, irradiância, riqueza do substrato e  $H'$  do substrato) para cada uma das escalas espaciais analisadas.

**Tabela 6.** Resumo da ANOVA mostrando a variação nas variáveis microambientais (ou locais) nas diferentes escalas espaciais avaliadas. (MS= média do quadrado).

**Tabela 7.** Resumo da Análise de Regressão Múltipla mostrando a influência de todas as variáveis microambientais medidas sobre cada variável da estrutura da comunidade nas diferentes escalas espaciais.

**Tabela 8.** Resumo da PCA mostrando os autovalores para os eixos e autovetores para todas as variáveis ambientais regionais (globais).

**Tabela 9.** Resumo da Análise de Regressão Múltipla mostrando a influência das variáveis ambientais (temperatura, saturação de oxigênio e pH) com maior influência no Eixo 1 da PCA sobre cada variável da estrutura das comunidades de macroalgas.

## **CAPÍTULO II**

**Tabela 1.** Espécies de macroalgas encontradas nos mesohabitats (remanso e corredeira) dos riachos (aberto e sombreado) da Bacia do Rio das Pedras durante o período de janeiro a dezembro de 2007.

**Tabela 2.** Espécies de macroalgas encontradas nos mesohabitats dos riachos (aberto e sombreado) da Bacia do Rio Marrecas durante o período de janeiro a dezembro de 2007.

**Tabela 3.** Valores mensais do coeficiente de Similaridade de Jaccard (Sj) para cada uma das escalas espaciais avaliadas durante o período de estudos.

**Tabela 4.** Valores médios e desvio padrão para todas as variáveis bióticas medidas nas diferentes escalas espaciais avaliadas ao longo do período amostral.

**Tabela 5.** Resumo da ANOVA mostrando a variação temporal na estrutura das comunidades de macroalgas nas diferentes escalas espaciais avaliadas.

**Tabela 6.** Resumo da ANOVA mostrando a variação temporal nas variáveis microambientais nas diferentes escalas espaciais avaliadas.

**Tabela 7.** Resumo do teste  $t$  de Student para os eixos avaliados em cada uma das escalas espaciais estudadas durante o período sazonal e porcentagem de explicação para cada um dos respectivos eixos representados na DCA da figura 3.

**Tabela 8.** Resumo da Análise de Regressão Múltipla mostrando a influência de todas as variáveis microambientais medidas sobre cada variável da estrutura da comunidade nas diferentes escalas espaciais durante todo o período sazonal.

## SUMÁRIO

	pg.
1. INTRODUÇÃO GERAL.....	01
1.1. Referências Bibliográficas.....	05
2. CAPÍTULO I.....	08
2.1. Introdução.....	09
2.2. Material e Métodos.....	12
2.2.1. Área de Estudos.....	12
2.2.2. Planejamento Amostral.....	13
2.2.3. Análises Ambientais.....	15
2.2.4. Análise Taxonômica.....	15
2.2.5. Análise dos Dados.....	16
2.2.5.1. Escalas Espaciais de Variação da Estrutura da Comunidade.....	16
2.2.5.2. Escalas Espaciais de Variação da Composição da Comunidade.....	17
2.2.5.3. Relação Entre a Estrutura da Comunidade e Variáveis Ambientais.....	18
2.3. Resultados.....	20
2.3.1. Análise global das comunidades de macroalgas.....	20
2.3.2. Escalas Espaciais de Variação da Estrutura da Comunidade.....	23
2.3.3. Escalas Espaciais de Variação da Composição da Comunidade.....	25
2.3.4. Relação Entre a Estrutura da Comunidade e Variáveis Ambientais.....	26
2.4. Discussão.....	31
2.5. Referências Bibliográficas.....	40
2.6. Figuras.....	46
3. CAPÍTULO II.....	62
3.1. Introdução.....	63
3.2. Material e Métodos.....	66
3.2.1. Caracterização dos Pontos de Amostragem.....	66
3.2.2. Análise dos Dados.....	66
3.3. Resultados.....	68
3.4. Discussão.....	79
3.5. Referências Bibliográficas.....	84
3.6. Figuras.....	89

## Introdução Geral

Considerando a diversidade de espécies como um atributo da comunidade, o conceito mais recente de biodiversidade abrange todos os níveis de organização ao integrar padrões e processos bióticos e abióticos em diferentes escalas (NOSS, 1990; JOHNSON *et al.*, 1996; MOONEY *et al.*, 1996; NAEEM & LI, 1997; PETERSON *et al.*, 1998).

Devido a seu amplo espaço e natureza multidimensional, a biodiversidade tem um potencial unificador (i) ligando a ecologia com a evolução, a genética e a biogeografia, (ii) elucidando interações entre os regimes de distúrbios e a diversificação de nicho, (iii) integrando processos funcionais como a heterogeneidade espaço-temporal, (iv) promulgando uma perspectiva hierárquica dos ecossistemas, e (v) fornecendo uma base para o gerenciamento eficaz de iniciativas para a restauração de ambientes (WARD & TOCKNER, 2001).

A perda da biodiversidade em ecossistemas tem importantes implicações, incluindo a diminuição da resistência e resiliência a distúrbios, a simplificação do sistema e a perda da integridade ecológica (VINSON & HAWKINS, 1998). Fator importante e decisivo na prevenção da perda da biodiversidade é o conhecimento dos padrões de riqueza de espécies (comumente usado como medida de biodiversidade) em diferentes escalas espaciais (VINSON & HAWKINS, 1998).

A história geológica e evolucionária, o regime climático e estabilidade, a heterogeneidade do habitat, a produtividade, o regime de distúrbios e as interações bióticas evocam algumas explicações de possíveis influências nos padrões de riqueza de espécies (RICKLEFES & SCHLUTER, 1993). De modo geral, estes fatores operam através de diversas escalas espaciais e temporais. Por exemplo, a história geológica e o regime climático afetam a riqueza de espécies em uma escala regional, enquanto que as interações bióticas influenciam a riqueza local de espécies (RICKLEFES & SCHLUTER, 1993).

A distinção entre escala regional (ou global) e local é importante. Escalas regionais (p.ex. biogeográficas), assim como a história, a geografia e a filogenética podem ter influenciado e continuam a influenciar os padrões de riqueza de espécies. Em escala local (ou relativamente pequena) processos como competição, predação e distúrbios podem regular a riqueza de espécies em ambientes específicos de uma região (DOWNES *et al.*, 1998). Entender como a riqueza de espécies se origina e se mantém é um assunto urgente para muitos ecossistemas (p. ex.

aquáticos), onde pouco se sabe sobre os processos responsáveis pela determinação da riqueza de espécies (VOELZ & McARTHUR, 2000).

Thienemann (1954), resumindo mais de 40 anos de estudo, concluiu que a variação na riqueza de macroinvertebrados de riachos está de acordo com três princípios ecológicos: 1. A riqueza biótica aumenta com o aumento na diversidade de condições em uma localidade, 2. quanto mais as condições em um local desviam do normal e dos ótimos normais da maioria das espécies, menor é o número de espécies que aí ocorrem e maior é o número de indivíduos de cada espécie e 3. quanto mais tempo se passa em um local, em uma dada circunstância, mais rica e mais estável torna-se sua comunidade biótica. Ainda, Townsend & Hildrew (1994) sugeriram que a riqueza de espécies pode exibir três diferentes tendências em riachos: i) aumento, em função do aumento na heterogeneidade do habitat; ii) decréscimo por unidade de recurso, com o aumento da estabilidade temporal; e iii) o pico máximo em níveis intermediários de distúrbios.

A heterogeneidade espacial é uma característica estrutural dos sistemas ecológicos (LI & REYNOLDS, 1994) e geralmente pode ser definida como a complexidade e variabilidade de um sistema próprio no espaço. Um sistema próprio pode ser exemplificado como um mosaico ambiental, a biomassa de plantas ou nutrientes do solo (LI & REYNOLDS, 1994). Assim, a estrutura física dos habitats tem forte influência na diversidade e composição das comunidades (DOWNES *et al.*, 2000). As respostas dos organismos à distribuição espacialmente heterogênea de seus recursos são substancialmente diferentes de suas respostas aos recursos homogeneamente distribuídos (KAWATA & AGAWA, 1999). Essas diferenças de respostas afetam processos populacionais e da comunidade, assim como a dinâmica de populações e a diversidade da comunidade (KAWATA & AGAWA, 1999).

Um dos desafios da ecologia é entender como e quando a heterogeneidade de habitats regula a estrutura e função de comunidades bióticas (CARDINALE *et al.*, 2002). Ecólogos estão conscientes que a heterogeneidade de habitat exerce forte influência na distribuição e abundância de espécies, na interação de espécies e na estrutura trófica de comunidades (MACARTHUR & MacARTHUR, 1961; LEVIN, 1976; HASSEL, 1980; ABRAMS, 1988; KAREIVA, 1990; HOLT & HASSELL, 1993). Há consenso geral de que a perda da heterogeneidade de habitat é um dos mais sérios problemas que afetam a persistência de comunidades naturais (BELL *et al.*, 1991; DOBSON *et al.*, 1997).



Em particular, a estrutura do hábitat tem sido descrita como tendo importante papel na determinação da diversidade, com habitats fisicamente mais complexos suportando uma maior riqueza de espécies do que aqueles mais simples (UNDERWOOD & CHAPMAN, 1989; BELL *et al.*, 1991). Apesar destas idéias serem populares, um número limitado de estudos tem procurado testá-las.

Em ecossistemas lóticos, estudos que enfocam a influência da heterogeneidade dos habitats têm sido desenvolvidos principalmente com comunidades de macroinvertebrados (DOWNES *et al.*, 1998; TANIGUCHI & TOKESHI, 2004; VINSON & HAWKINS, 1998; VOELZ & MacARTHUR, 2000). Alguns destes trabalhos têm considerado as comunidades de algas como um recurso da estrutura de hábitat para invertebrados aquáticos (DOWNES *et al.*, 1998; DOWNES *et al.*, 2000; KAWATA & AGAWA, 1999), ou apenas descrito variações na abundância perifítica com relação à heterogeneidade dos habitats (CARDINALE *et al.*, 2002; TANIGUCHI & TOKESHI, 2004). Por outro lado, estudos que tentam explicar a influência de aspectos relacionados à heterogeneidade de hábitat sobre comunidades de algas, particularmente macroalgas de riachos são inexistentes. Entretanto, alguns estudos que consideraram as comunidades de algas em investigações relacionadas às influências da heterogeneidade sobre macroinvertebrados aquáticos observaram que essas também são influenciadas pela diversificação da estrutura dos habitats. Neste sentido, particularmente, Downes *et al.* (1998) observaram que um aumento na complexidade do hábitat (p.ex. rugosidade do substrato) teve influência sobre a abundância de *Audouinella hermannii*, uma alga vermelha típica de ambientes lóticos.

Vários estudos (p.ex. BRANCO & NECCHI, 1996; NECCHI & PASCOALOTO, 1993; SHEATH & BURKHOLDER, 1985; STEINMAN & McINTIRE, 1987; SHEATH & HAMBROOK, 1990) têm descrito a importância de variáveis globais como precipitação pluviométrica e clima (p. ex. diferenças de luminosidade) na estruturação de comunidades de macroalgas em ambientes lóticos. Entretanto, estudos recentes (BRANCO *et al.*, 2009; KRUPPEK *et al.*, 2007) revelaram fraca relação entre a distribuição das comunidades de macroalgas com variáveis ambientais selecionadas, tanto em escala espacial quanto temporal. Nestes dois últimos trabalhos, os autores ressaltaram a importância das variações nas características ambientais próprias de cada ambiente na formação de uma comunidade de macroalgas local típica. Estes resultados sugerem que tanto a heterogeneidade espacial quanto a temporal devem exercer forte

influência na diversidade e abundância das comunidades de macroalgas lólicas. No entanto, estudos que procuram relacionar a riqueza e abundância de espécies de macroalgas com as variações das condições de habitats não foram ainda realizados.

Considerando o postulado de Brigante & Espíndola (2003), que considera a bacia hidrográfica como uma unidade natural, cujos limites são criados pelo próprio escoamento das águas sobre a superfície ao longo do tempo, devemos admitir que para estudos que se proponham a avaliar e descrever mecanismos de organização e funcionamento de qualquer compartimento dos ambientes lólicos deve, prioritariamente, estabelecer a bacia hidrográfica como a escala de trabalho apropriada.

A abordagem da bacia hidrográfica como unidade de estudo apresenta outros argumentos favoráveis. Neste sentido, Rocha *et al.* (2000) afirmam que a bacia hidrográfica é uma das melhores escalas para estudos ecológicos que visem planejamento regional, já que resulta da interação da água e de outros recursos naturais, tais como material de origem, topografia, vegetação e clima. Ainda devemos considerar que os rios são ecossistemas abertos por estarem em íntima relação com o ambiente terrestre e heterotrófico em razão das grandes entradas de matéria e energia. Assim, o ecossistema na realidade não seria somente o rio, mas toda a bacia hidrográfica (BRIGANTE & ESPÍNDOLA, 2003).

De acordo com Frissell *et al.* (1986), a bacia hidrográfica pode ser dividida em uma estrutura hierárquica (segmentos, setores, mesohábitat e microhábitat). Uma consequência importante do modelo hierárquico para o estudo ecológico de rios é que um segmento de rio é identificado pelo conjunto de características geológicas, uso e ocupação do solo e empreendimentos (FRISSELL *et al.*, 1986). Desta forma, os rios e suas respectivas bacias hidrográficas formam um mosaico, tendo a conectividade como um dos fatores chave para a compreensão dos processos físicos e ecológicos do sistema (BRIGANTE & ESPÍNDOLA, 2003).

O presente trabalho foi planejado em função das considerações apresentadas acima e da completa falta de estudos detalhados sobre o efeito da heterogeneidade espacial e temporal e suas relações com a distribuição das comunidades de macroalgas e as propriedades de habitat em diferentes bacias hidrográficas. Neste contexto, os objetivos principais do presente estudo são:

1) entender qual a importância das diferentes escalas espaciais (bacia de drenagem, riacho, mesohabitat e microhabitat) na variação espacial da estrutura (riqueza, abundância, diversidade, equidade e abundância) das comunidades de macroalgas.

2) analisar como a estrutura das comunidades de macroalgas estão relacionadas com as características físicas individuais de microhabitat (luminosidade, velocidade da correnteza, profundidade e tipo de substrato) em riachos.

3) avaliar as relações entre a estrutura das comunidades e dos fatores ambientais regionais (p. ex. temperatura, pH, condutividade), e se estas variam dependendo da escala espacial analisada.

4) avaliar a influência da variabilidade temporal sobre a relação entre a comunidade de macroalgas e as variáveis regionais e locais de habitat.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ABRAMS, P. Resource productivity-consumer species diversity: simple models of competition in spatially heterogeneous environments. **Ecology**, v.69, p.1418-1433, 1988.

BELL, S.S.; McCOY, E.D.; MUSHINSKY, H.R. **Habitat structure: the physical arrangement of objects in space**. Chapman and Hall. London, UK. 1991.

BRANCO, C.C.Z.; NECCHI, O.Jr. Distribution of stream macroalgae in the eastern Atlantic Rainforest of São Paulo State, southeastern Brazil. **Hydrobiologia**, v.333, p.139-150, 1996.

BRIGANTE, J.; ESPÍNDOLA, E.L.G. **Limnologia Fluvial: Um Estudo no Rio Mogi-Guaçu**. Ed. Rima. 2003. 255p.

CARDINALE, B.J.; PALMER, M.A.; SWAN C.M.; BROOKS, S.; POFF, N.L. The influence of substrate heterogeneity on biofilm metabolism in a stream ecosystem. **Ecology**, v.83, n.2, p.412-422, 2002.

DOBSON, A.P.; BRADSHAW, A.D.; BAKER, A.J.M. Hopes for the future: restoration ecology and conservation biology. **Science**, v.277, p.515-522, 1997.

DOWNES, B.J.; LAKE, P.S.; SCHREIBER, E.S.G.; GLAISTER, A. Habitat structure, resources and diversity: the separate effects of surface roughness and macroalgae on stream invertebrates. **Oecologia**. v.123, p.569-581, 2000.

DOWNES, B.J.; LAKE, P.S.; SCHREIBER, E.S.G.; GLAISTER, A. Habitat structure and regulation of local species diversity in a stony, upland stream. **Ecol. Monog.** v.68, n.2, p.237-257, 1998.

- FRISSELL, C.A.; LISS, W.J.; WARREN, C.E.; HURLEY, M.D. A hierarchical framework for stream habitat classification: viewing streams in watershed context. **Environ. Management**, v.10, p.199-214, 1986.
- HASSELL, M.P. Some consequences of habitat heterogeneity for population dynamics. **Oikos**, v.35, p.150-160, 1980.
- HOLT, R.D.; HASSEL, M.P. Environmental heterogeneity and the stability of host-parasitoid interactions. **Journal of Animal Ecology**, v.62, p.89-100, 1993.
- JOHNSON K.H.; VOGT, K.A.; CLARK, H.J.; SCHMITZ, O.J.; VOGT, D.J. Biodiversity and the productivity of ecosystems. **Trends in Ecol. and Evol.**, v.11, p.372-377, 1996.
- KAREIVA, P. Population dynamics in spatially complex environments: theory and data. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London**, v.330, p.175-190, 1990.
- KAWATA, M.; AGAWA, H. Perceptual scales of spatial heterogeneity of periphyton for freshwater snails. **Ecology Letters**, v.2, p.210-214, 1999.
- KRUPEK, R.A.; BRANCO, C.C.Z.; PERES, C.K. Distribuição ecológica das comunidades de macroalgas da bacia de drenagem do Rio das Pedras, região centro-sul do estado do Paraná, sul do Brasil. **Rev. Brasil. Bot.**, v.30, n.2, p.173-182, 2007.
- LEVIN, S.A. Population dynamic models in heterogeneous environments. **Annual Review of Ecol. and System**, v.7, p.287-310, 1976.
- LI, H.; REYNOLDS, J.F. A simulation experiment to quantify spatial heterogeneity in categorical maps. **Ecology**, v.75, n.8, p.2446-2455, 1994.
- MACARTHUR, R.H.; MACARTHUR, J.W. On bird species and diversity. **Ecology**, v.42, p.594-598, 1961.
- MOONEY, H.A.; CUSHMAM, J.H.; MEDINA, E.; SALA, O.E.; SCHULZ, E.D. (eds.) **Functional roles of biodiversity**. Wiley, New York, 1996.
- NAEEM, S.; LI, S. Biodiversity enhances ecosystem reliability. **Nature**, v.390, p.507-509, 1997.
- NECCHI, O. Jr.; PASCOALOTO, D. Seasonal dynamics of macroalgal communities in the Preto River basin, São Paulo, southeastern Brazil. **Arch. Hydrobiol.**, v.129, p.231-252, 1993.
- NOSS, R.F. Indicators for monitoring biodiversity: a hierarchical approach. **Conservation Biology**. v.4, p.355-364, 1990.
- PETERSON, G.; ALLEN, C.R.; HOLLING, C.S. Ecological resilience, biodiversity, and scale. **Ecosystems**, v.1, p.6-18, 1998.

RICKLEFS, R.E.; SCHLUTER, D. Species diversity: regional and historical influences. *In*: RICKLEFS, R.E.; SCHLUTER, D. (eds.). **Species Diversity in Ecological Communities**. University of Chicago Press, IL. p.350-363. 1993.

ROCHA, O.; PIRES, J.S.R.; SANTOS, J.E. **A bacia hidrográfica como unidade de estudo**. *In*. EEPÍNDOLA, E.L.G.; SILVA, J.S.V.; MARINELLI, C.E.; ABDON, M.M. (eds.) **A bacia hidrográfica do rio Monjolinho**. São Carlos. Ed. Rima. p.1-16, 2000.

SHEATH, R.G.; BURKHOLDER, J. Characteristics of softwater stream in Rhode Island. II: Composition and seasonal dynamics of macroalgae communities. **Hydrobiologia**, v.128, p.109-118, 1985.

SHEATH, R.G.; HAMBROOK, J.A. **Freshwater ecology** - *In*: COLE, K.M. & SHEATH, R.G. (eds.): **Biology of red algae**. Cambridge University Press, Cambridge, p. 423-453, 1990.

STEINMAN, A.D.; McINTIRE, C.D. Effects of irradiance on the community structure and biomass of algal assemblages in laboratory streams. **Can. J. Fish. Aquat. Sci.**, v.44, p.1640-1648, 1987.

TANIGUCHI, H.; TOKESHI, M. Effects of habitat complexity on benthic assemblages in a variable environment. **Freshw. Biol.**, v.49, p.1164-1178, 2004.

THIENEMANN, A. Ein drittes biozonotisches grundprinzip. **Arch. Hydrobiol.**, v.49, n.3, p.421-422, 1954.

TOWNSEND, C.R.; HILDREW, A.G. Species traits in relation to a habitat templet for river systems. **Freshw. Biol.**, v.31, p.265-275, 1994.

TOWNSEND, C.R.; HILDREW, A.G.; FRANCIS, J.E. Community structure in some southern English streams: the influence of physicochemical factors. **Freshw. Biol.**, v.13, p.521-544, 1983.

UNDERWOOD, A.J.; CHAPMAN, M.G. Experimental analyses of the influences of topography of the substratum on movements and density of an intertidal snail, *Littorina unifasciata*. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**. v.134, p.175-196, 1989.

VINSON, M.R.; HAWKINS, C.P. Biodiversity of streams insects: variation at local, basin, and regional scales. **Annu. Rev. Entomol.** v.43, p.271-293, 1988.

VOELZ, N.J.; McARTHUR, J.V. An exploration of factors influencing lotic insect species richness. **Biodiversity and Conservation**. v.9, p.1543-1570, 2000.

WARD, J.V.; TOCKNER, K. Biodiversity: towards a unifying theme for river ecology. **Freshw. Biol.**, v.46, p.807-819, 2001.

**CAPÍTULO I: “ANÁLISE DA VARIAÇÃO ESPACIAL, EM DIFERENTES ESCALAS, SOBRE A DISTRIBUIÇÃO ECOLÓGICA DAS COMUNIDADES DE MACROALGAS DE DUAS BACIAS DE DRENAGEM DA REGIÃO CENTRO-SUL DO ESTADO DO PARANÁ”.**

## INTRODUÇÃO

A preocupação com a saúde dos ecossistemas e o interesse no conhecimento da diversidade biológica tem gerado grande demanda de informações ecológicas (LEVIN, 1992; MEYER, 1997), sendo que a percepção das relações ecológicas depende da escala na qual as observações são feitas (COOPER *et al.*, 1998). Por exemplo, processos físicos, assim como descarga e temperatura afetam os padrões de distribuição dos organismos de formas distintas em riachos e bacias de drenagem (TOWNSEND *et al.*, 1983; LI *et al.*, 1994; WILEY *et al.*, 1997). Da mesma forma, interações bióticas, incluindo predação, competição, dispersão e história de vida podem criar fortes efeitos localizados (McAULIFFE, 1984; KOHLER & WILEY, 1997; COOPER *et al.*, 1997).

Um número de estudos limitado mas crescente, sugere que a complexidade física dos habitats (p.ex. o número de distintos habitats ou tipos de mosaicos que compõem um ecossistema) é um aspecto da heterogeneidade que exerce forte controle sobre processos ecológicos que mantêm o funcionamento dos ecossistemas (PIERCE & RUNNING, 1995; GAO *et al.*, 2000; CARDINALE *et al.*, 2002). Entretanto, a real importância da variabilidade física dos habitats (p.ex. a variação espacial de propriedades físicas dentro e entre habitats) para o funcionamento de ecossistemas permanece inexplorado (CARDINALE *et al.*, 2002).

O estudo da riqueza de espécies nos mais diversos habitats tem sido largamente motivado pela necessidade de entender os mecanismos que criam os níveis de riqueza medidos em campo (ROBSON & CHESTER, 1999). Em habitats aquáticos, os estudos têm sido principalmente centrados em torno do papel da quantidade e complexidade relativas de espaço de habitat disponível e dos efeitos de distúrbios na determinação da riqueza de espécies (BIGGS & SMITH, 2002; ROBSON & CHESTER, 1999; DOUGLAS & LAKE, 1994).

Algas bentônicas são um dos principais produtores primários em riachos e rios e oferecem grande parte da base energética que organiza a produção em níveis tróficos mais elevados (LAMBERTI, 1996). Entretanto, o conhecimento sobre os padrões de organização da diversidade de algas bentônicas nos riachos, incluindo os seus fatores controladores, são ainda insuficientes (BIGGS & SMITH, 2002).

Grandes variações espaciais na biomassa de comunidades perifíticas são freqüentemente observadas em riachos (BIGGS *et al.*, 1998). Tal padrão de distribuição em forma de mosaico pode ser determinado por grande número de fatores, assim como a localização geográfica, alta

densidade de invertebrados herbívoros, diferenças no substrato e variações na entrada de nutrientes ou outros recursos (HART *et al.*, 1991; BIGGS & LOWE, 1994; RIER & KING, 1996).

Neste contexto, Biggs *et al.* (1998) acreditam que a heterogeneidade espacial, representada pelas variações no tipo de substrato e da velocidade da correnteza, seja o principal fator que controla a distribuição da comunidade perifítica em ambientes lóticos.

Estudos que procuram compreender e explicar os padrões de distribuição das comunidades de macroalgas em ambientes lóticos têm procurado, como regra geral, relacionar tais padrões com as flutuações de algumas variáveis ambientais caracteristicamente regionais. Entre estas variáveis estão o oxigênio dissolvido (SCHUMACHER & WHITFORD, 1965; NECCHI *et al.*, 1991; NECCHI *et al.*, 1994; NECCHI *et al.*, 1995), a condutividade elétrica (BRANCO & NECCHI, 1998; BIGGS & PRICE, 1987; BIGGS, 1990; NECCHI *et al.*, 1994; NECCHI *et al.*, 1995), temperatura da água (SHEATH *et al.*, 1989) e pH (ENTWISLE, 1990; SHEATH *et al.*, 1989; SHEATH & BURKHOLDER, 1985). Outros estudos sobre a distribuição das macroalgas tem investigado a possível influência de fatores globais assim como o clima (p. ex. diferenças no regime de luz), principalmente em regiões temperadas (WHITTON, 1975; STEINMAN & McINTIRE, 1986, 1987) e a precipitação pluviométrica em regiões tropicais (NECCHI *et al.*, 1991; NECCHI & PASCOALOTO, 1993; BRANCO & NECCHI, 1998).

Atualmente, entretanto, estudos recentes (BRANCO *et al.*, 2009; KRUPEK *et al.*, 2007) têm atribuído às características próprias e particulares de cada ambiente lótico como os principais responsáveis pelos padrões de distribuição e principalmente pela formação de uma comunidade de macroalgas local típica. Estes resultados indicam claramente que a heterogeneidade espacial em pequena escala deve exercer forte influência na diversidade e abundância das comunidades de macroalgas de ambientes lóticos. Entretanto, poucos estudos sobre as relações das características específicas de microhabitat têm sido realizados. No Brasil, apenas três estudos sobre microhabitat de espécies particulares foram realizados em riachos do Estado de São Paulo (BRANCO & NECCHI, 1998; NECCHI, 1997; VIEIRA & NECCHI, 2000). Investigações com objetivos desta natureza envolvendo avaliação das relações entre as características de microhabitat e as comunidades de macroalgas lóticas como um todo são inexistentes.

Considerando a falta de estudos que investiguem a importância da heterogeneidade de habitats sobre a estrutura e dinâmica das comunidades de macroalgas lóticas em escalas locais e



regionais, este estudo foi proposto com o objetivo de esclarecer as seguintes questões: 1. considerando duas bacias de drenagem, qual a importância das características regionais na determinação da flora e distribuição das comunidades de macroalgas lólicas? 2. dentro de uma mesma bacia de drenagem, a composição e distribuição das comunidades de macroalgas lólicas estão mais fortemente relacionadas a combinações peculiares de características em escalas locais (meso e microambiental) do que aquelas da própria bacia (escala regional)?

## **MATERIAL E MÉTODOS**

### **Área de Estudos**

As bacias hidrográficas do Rio das Pedras e do Rio Marrecas estão localizadas na região centro-sul do Estado do Paraná. A bacia hidrográfica do Rio das Pedras está localizada entre as coordenadas 25°13'-25°26'S e 51°13'-51°28'W, possuindo área total de aproximadamente 330 km<sup>2</sup>. A bacia hidrográfica do Rio Marrecas localiza-se entre as coordenadas 25°54'-26°21'S e 52°54'-53°17'W e possui uma área total de 765 km<sup>2</sup> (Figura 1).

Estas bacias hidrográficas desenvolvem-se no reverso da escarpa basáltica denominada Serra da Esperança, sendo esculpida na unidade toleítica inferior da Formação Serra Geral, definida por rochas de natureza básica-intermediária (MAACK, 2002). A Bacia do Rio das Pedras localiza-se inteiramente no município de Guarapuava, sendo que seus rios e afluentes desembocam na grande bacia de drenagem do Rio Jordão. A Bacia do Rio Marrecas está localizada em grande parte no município de Guarapuava, entretanto parte dela encontra-se no município de Turvo. Seus rios e afluentes desembocam na grande bacia do Rio Ivaí. Estas duas bacias de drenagem, portanto estão localizadas muito próximas (bacias vizinhas) em uma mesma área geográfica, sofrendo assim, influências climáticas muito semelhantes. Esta configuração geográfica permite que apenas as características regionais e locais de cada bacia sejam avaliadas no presente estudo.

O clima da região é classificado como subtropical mesotérmico - úmido, sem estação seca, com verões frescos e inverno moderado. A temperatura média anual fica em torno de 16 a 17,5 °C. A pluviosidade mostra-se bem distribuída ao longo do ano, com precipitações médias anuais em torno de 1.960 mm, apresentando variações extremas consideráveis.

A vegetação da área onde se localizam estas bacias de drenagem apresenta-se constituída basicamente pela Floresta Ombrófila Mista. As áreas de matas são caracterizadas por formações arbóreas, principalmente mata primária e secundária em estágio de regeneração e as capoeiras, além das formações arbustivas, geralmente compostas por espécies pioneiras. Ainda a área apresenta cobertura de reflorestamento/florestamento, principalmente de *Pinus* sp. (espécie exótica) e erva-mate (espécie nativa).

## Planejamento Amostral

Este trabalho foi desenvolvido levando-se em consideração as seguintes escalas espaciais de amostragem, tidas como importantes no desenvolvimento de padrões de distribuição espacial em comunidades de macroalgas de ecossistemas lóticos: 1. Escala regional – Nesta escala foram consideradas as bacias de drenagem, definida como a área de um sistema de escoamento de águas superficiais, originadas de nascentes e/ou de chuva, ocupada por um rio e seus tributários e limitada pelo interflúvio que divide topograficamente esta área de outras bacias de drenagem vizinhas; 2. Escalas locais – Nestas escalas foram considerados os mesohabitats e microhabitats. Para os mesohabitats, o remanso foi considerado aquele no qual a velocidade da correnteza apresenta-se extremamente baixa ou mesmo inexistente (entre 0 e 11,8 cm/s<sup>-1</sup>) e corredeira na qual predomina um alto fluxo da água com velocidades da correnteza (superiores a 19,4 cm/s<sup>-1</sup>). Para microhabitat foi considerada uma pequena área pré-definida (um círculo de 0,05 m<sup>2</sup>) na qual todas as variáveis bióticas (riqueza e abundância de espécies) e ambientais (luminosidade, velocidade da correnteza, profundidade e tipo de substrato) foram tomadas.

Em adição, foi investigado o efeito do nível de sombreamento, de forma que trechos de riachos sombreados e abertos fossem avaliados em cada bacia de drenagem. Ambiente sombreado foi considerado como aquele que apresenta em seu entorno um visível desenvolvimento de vegetação marginal, dificultando ou mesmo impedindo que a luz atinja a superfície do riacho. E ambiente aberto aquele que se apresenta destituído de vegetação marginal em seu entorno facilitando a entrada de luz e disponibilizando maior quantidade de energia luminosa.

As amostragens das comunidades de macroalgas e das variáveis ambientais foram efetuadas durante o período de junho-julho de 2007 em 20 riachos selecionados, sendo 10 riachos localizados na Bacia do Rio das Pedras e 10 riachos localizados na Bacia do Rio Marrecas (Figura 2).

Em cada bacia de drenagem, dentre os 10 riachos selecionados, foram escolhidos cinco riachos considerados abertos (sem cobertura vegetal nas margens) e cinco riachos sombreados (com cobertura vegetal evidente) (segundo DeNICOLA *et al.*, 1992).

Para cada riacho analisado, foram então analisados dois tipos de mesohabitats: remanso e corredeira. Por sua vez, dentro de cada mesohabitat, foram realizadas as análises de microhabitat.

Cada estação de amostragem consistiu em um segmento do riacho que variou de 10 a 20 metros de comprimento, onde as investigações de campo foram conduzidas através da técnica dos quadrados (KREBS, 1989; NECCHI *et al.*, 1995) (Figura 3).

As unidades amostrais foram constituídas de círculos de 20 cm de diâmetro (área = 0,05 m<sup>2</sup>). O tamanho das unidades amostrais foi escolhido com base em testes preliminares e investigações prévias (BRANCO & NECCHI, 1998; NECCHI *et al.*, 1995; NECCHI, 1997), sendo que a forma circular foi adotada com a finalidade de diminuir o efeito de borda (KREBS, 1989).

Em cada unidade amostral foi observada a presença ou ausência de cada espécie de macroalga, e estimada, através de análise visual, sua respectiva abundância em termos de cobertura percentual. A abundância de toda a comunidade foi considerada como sendo a soma das abundâncias das espécies individuais. A riqueza de espécies para cada unidade amostral foi expressa pelo número absoluto de espécies de macroalgas encontradas. As observações da riqueza e abundância das comunidades em cada unidade amostral foram feitas com o auxílio de um observador subaquático, sendo que espécimes representativos de cada espécie foram coletados para análises laboratoriais.

As unidades amostrais (círculos) foram posicionadas em locais onde havia crescimento evidente de macroalgas, tanto para o mesohabitat de corredeira quanto de remanso. O número de unidades amostrais utilizadas para cada riacho foi, sempre que possível, de um total de 20, 10 para cada mesohabitat estudado. Um número igual de quadrados desprovido de crescimento macroalgal (designados controle) foi aleatoriamente amostrado para efeito de comparação das características de microhabitat com aqueles onde houve presença das macroalgas.

As coletas de dados foram realizadas durante o período de menor precipitação pluviométrica verificada para regiões tropicais, período em que tem sido verificado como o de maior riqueza e abundância de espécies de macroalgas nessas regiões (NECCHI & PASCOALOTO, 1993). Os locais de amostragem foram distribuídos de forma a abranger de modo relativamente uniforme as regiões de estudo. Foi levado em consideração à acessibilidade e aplicabilidade das técnicas de amostragens.

### **Análises Ambientais**

Em cada unidade amostral (círculos), as variáveis velocidade da correnteza e irradiância foram medidas o mais proximamente possível do substrato usando-se, respectivamente, um correntômetro digital, SWOFFER 2100, e um quantômetro digital, Li-Cor 189, com sensor de quantum esférico, Li-193SA (BRANCO & NECCHI, 1998; NECCHI, 1997). A profundidade também foi medida em cada unidade amostral, representando a distância entre o ponto médio do quadrado e a superfície da água. Em adição, os tipos de substratos foram discriminados de acordo com o uso específico para cada uma das espécies de macroalgas encontradas em cada unidade amostral. A identificação dos diversos tipos de substrato seguiu o sistema baseado em classes de tamanho proposto por Gordon *et al.* (1992). Para quantificar a heterogeneidade do substrato foi utilizada duas métricas: i. riqueza de tipos de substrato e ii. Diversidade do substrato, obtido a partir do índice de diversidade de Shannon-Wiener, utilizando-se o número de tipos de substratos e a proporção (cobertura percentual) de cada um deles.

Para efeito da caracterização geral dos ambientes, vários parâmetros físicos e químicos dos riachos foram mensurados. Assim, as seguintes variáveis ambientais foram investigadas em cada um dos locais de amostragem: temperatura da água, turbidez, condutividade específica, pH e oxigênio dissolvido. Todas as variáveis foram medidas em campo, a partir de uma amostra de água e com o auxílio de sonda multiparâmetro, HORIBA U-10.

### **Análise Taxonômica**

Os materiais preservados (formol 4%) em campo foram transportados até o laboratório onde foram observados com microscópio binocular Carl Zeiss – Jenamed 2. As medidas microscópicas foram realizadas com o auxílio de ocular micrometrada, sendo que para cada amostra, 10 medições, ao acaso, de cada estrutura diagnosticada foram tomadas. Este número de réplicas foi determinado com base na fórmula  $n = (s/Ex)^2$  (SOUTHWOOD, 1978), onde  $s$  = desvio padrão,  $x$  = média e  $E$  = erro padrão pré-determinado (neste caso 0,05). As macroalgas foram identificadas até o nível específico (ou infra-específico) sempre que possível. A classificação das espécies em nível de divisões seguiu o sistema utilizado por Van Den Hoek *et al.* (1995), exceto para Cynobacteria que foi classificada segundo Komárek & Anagnostidis (1986, 1989), Anagnostidis & Komárek (1988).

## Análise dos Dados

### a) Escalas espaciais de variação da estrutura da comunidade

A estrutura da comunidade foi descrita através das seguintes variáveis: i. riqueza da comunidade de macroalgas (número de táxons por amostra); ii. abundância da comunidade de macroalgas (cobertura percentual em cada unidade amostral); iii. índice de diversidade de Shannon-Wiener:  $H' = \sum (p_i) (\log p_i)$ , onde  $p_i$  = porcentagem de cobertura da espécie na unidade amostral; iv. Índice de dominância de Simpson:  $C = \sum (X_i/X_o)^2$ , onde  $X_i$  = abundância de cada espécie na unidade amostral e  $X_o$  = abundância total de espécies de macroalgas na unidade amostral; v. Equitabilidade ou Equidade:  $J = H'/H_{\max}$ , onde  $H'$  = índice de Shannon-Wiener e  $H_{\max} = \log S$ , onde  $S$  = número de espécies amostradas; vi. Índice de Similaridade de Jaccard ( $S_j$ ):  $S_j = a / a + b + c$ , onde  $a$  = número de espécies comuns no ambiente A e B,  $b$  = número de espécies exclusivas em A e  $c$  = número de espécies exclusivas em B, sendo A e B as escalas espaciais estudadas; vii. índice de distintividade taxonômica, composta pelas análises de distintividade taxonômica média (AvTD ou  $\Delta^+$ ) e variação da distintividade taxonômica (VarTD ou  $\Lambda^+$ ). Foi realizada ainda, a Análise de Espécies Indicadoras (ISA), com a finalidade de detectar possíveis espécies indicadoras das diferentes escalas espaciais investigadas.

A variação na estrutura das comunidades (riqueza, abundância,  $H'$ ,  $C$ ,  $J$ ) nas diferentes escalas espaciais foi avaliada através de Análise de Variância Fatorial (ANOVA - tipo III). Esta análise subdivide toda a variação em componentes que representam as variações em diferentes escalas espaciais (ZAR, 1999). As variáveis hierárquicas independentes utilizadas nesta ANOVA foram as escalas espaciais bacia de drenagem, sombreamento (aberto e sombreado) e mesohabitat (remanso e corredeira). Para cada uma das variáveis bióticas, foram avaliadas as diferenças em cada escala espacial individualmente e possíveis interações entre as mesmas. Para riqueza e abundância (cobertura percentual), os dados foram logaritimizados, devido a grande variação dentro das escalas espaciais avaliadas, a fim de normalizar sua distribuição e homogeneizar as variâncias.

Como as coletas com presença de populações algais nem sempre alcançaram um número de dez unidades amostrais para cada mesohabitat e sombreamento (principalmente para remanso e ambiente sombreado, onde a presença de macroalgas foi menos freqüente), os dados de riqueza foram submetidos à técnica de curva de rarefação usando o método de permutação de Monte Carlo, para evitar possíveis influências em função da diferença do esforço amostral. Para a escala

regional (bacia de drenagem) este procedimento não foi utilizado, pois o número de amostras utilizado foi igual entre as bacias do Rio das Pedras e Rio Marrecas. Os procedimentos de rarefação foram realizados usando o programa de simulação Ecosim 5 (GOTELLI & ENTSMINGER, 2000).

#### **b) Escalas espaciais de variação da composição da comunidade**

A composição das comunidades de macroalgas dos riachos amostrados foi investigada através da Análise de Correspondência Destendenciada (DCA). Esta técnica multivariada de ordenação arranja os segmentos amostrados com composição taxonômica similar, resumindo as informações em três eixos ou variáveis (LUDWIG & REYNOLDS, 1988). A DCA foi representada graficamente para detectar grupos amostrais nas diferentes escalas espaciais. Esta análise foi realizada para cada uma das escalas espaciais em separado (bacia de drenagem, sombreamento e mesohábitat), entretanto a apresentação gráfica foi feita com todas as escalas juntas. O local de amostragem Pt01 Rio das Pedras, sombreado, remanso foi excluído desta análise por não apresentar espécies de macroalga. Adicionalmente, os escores dos eixos resultantes da DCA foram usados como variáveis para detectar possíveis diferenças, através de teste *t* de Student, entre as escalas espaciais avaliadas. Estes eixos da DCA têm sido utilizados em análises univariadas para representar a composição de diferentes amostras, principalmente em comunidades de macroinvertebrados aquáticos (BOYERO, 2003; TATE & HEINY; 1995).

Além da composição de espécies, a DCA foi também utilizada para determinar possíveis associações entre os pontos de amostragem com relação às divisões algais e tipos morfológicos das espécies de macroalgas. Esta análise foi realizada buscando-se associar as diferentes escalas espaciais com outras características das comunidades de macroalgas (p.ex. características fisiológicas ou morfologia do talo) que podem melhor as características ambientais do que as espécies em particular (BRANCO *et al.*, 2009; BURLIGA *et al.*, 2004).

A composição das comunidades de macroalgas foi, ainda, submetida à Análise de Grupamento, utilizando-se o coeficiente de similaridade de Sorensen e média não ponderada (UPGMA) (DIGBY e KEMPTON, 1987), para encontrar possíveis associações entre os locais de amostragens em cada uma das escalas espaciais investigadas. Os dendrogramas gerados contêm resultados da análise conjunta dentro das escalas espaciais avaliadas (bacia de drenagem,

sombreamento e mesohabitat). Todos estes testes foram realizados com auxílio do programa estatístico PC – ORD 4.0 (MCCUNE & MEFFORD, 1999).

### **c) Relação entre a estrutura da comunidade e as variáveis ambientais**

A variação local das variáveis microambientais (profundidade, velocidade da correnteza, irradiância, riqueza e diversidade do substrato) em diferentes escalas espaciais foi examinada a partir da Análise de Variância Fatorial (ANOVA - tipo III). As variáveis hierárquicas independentes utilizadas foram as escalas espaciais (bacia de drenagem, sombreamento e mesohabitat). Foram examinadas, ainda, possíveis diferenças entre as unidades amostrais “com algas” e “sem algas” (controle), dentro dos microhabitats nos diferentes mesohabitats. Para tanto, foi utilizada a Análise de Variáveis Canônicas (AVC), com base em uma matriz de dados microambientais para as unidades amostrais (“com algas” e “sem algas”) durante o período amostrado.

A relação entre a estrutura e composição das comunidades e todas as variáveis microambientais nas diferentes escalas espaciais foi examinada através de Análise de Regressão Linear Múltipla. Inicialmente, entretanto, todas as variáveis foram submetidas a análise de correlação através do coeficiente  $r$  de Pearson, para verificar se as mesmas apresentavam covariação ou colinearidade. Foram obtidas correlações significativas entre irradiância e profundidade ( $r=-0,421$ ;  $p<0,01$ ) e entre riqueza e  $H'$  do substrato ( $r=0,716$ ;  $p<0,001$ ). A correlação negativa entre profundidade e irradiância se explica pelo fato de que quanto maior a profundidade menor a quantidade de energia luminosa chega ao leito do riacho. Já quanto ao substrato, quanto maior o número de tipos maior também é a tendência de se encontrar alta diversidade. Considerando a irradiância um fator extremamente importante no desenvolvimento de comunidades de macroalgas lólicas, esta foi selecionada juntamente com velocidade da correnteza e  $H'$  do substrato para serem utilizadas na Análise de Regressão Linear Múltipla, enquanto as variáveis que apresentaram forte colinearidade foram descartadas, quais sejam: profundidade e riqueza do substrato.

Para se verificar as possíveis influências dos parâmetros físicos e químicos da água sobre a estrutura das comunidades de macroalgas, foram realizados os testes estatísticos descritos a seguir: Inicialmente, os pontos de amostragens ( $n = 20$ ) foram ordenados com base em todas as variáveis ambientais, através da Análise dos Componentes Principais (PCA). Em seguida, os



eixos da PCA foram utilizados como variáveis para detectar possíveis diferenças entre os riachos das duas bacias de drenagem através do teste *t* de Student. Apenas o eixo 1 ( $p < 0,001$ ) foi significativo, tendo como variáveis de maior influência a temperatura (0,536), saturação de oxigênio (-0,558) e pH (0,507). Posteriormente, estas três variáveis foram utilizadas como variáveis independentes em uma Análise de Regressão Linear Múltipla para se avaliar a influência simultânea das mesmas em conjunto sobre a estrutura da comunidade de macroalgas (riqueza, abundância, H', C, J). Estas análises foram realizadas com auxílio dos programas PC – ORD 4.0 (McCUNE & MEFFORD, 1999) e Statistica 5.0 (Statsoft Incorporation).

## RESULTADOS

### a) Análise global das comunidades de macroalgas

Um total de 29 táxons (23 táxons específicos, 1 táxon genérico e 5 grupos vegetativos) de macroalgas foram identificadas nos ambientes lóticos estudados das duas bacias de drenagem (Tabela 1). Destes, 12 são pertencentes à divisão Chlorophyta, 11 à divisão Cyanobacteria, 4 à divisão Heterokontophyta e 2 à divisão Rhodophyta. Nos ambientes lóticos da Bacia do Rio das Pedras foram identificadas um total de 20 espécies e nos rios e riachos da Bacia do Rio Marrecas foram encontradas um total de 19 espécies.

Do número total de espécies, 10 (34,5% do total de espécies) ocorreram exclusivamente nos rios e riachos da Bacia do Rio das Pedras e 9 (31% do total) exclusivamente nos rios e riachos da Bacia do Rio Marrecas. Dez (34,5% do total) espécies foram comuns às duas bacias de drenagem (Tabela 1).

Com relação ao sombreamento (Tabela 1), 8 espécies (40%) foram exclusivas de ambiente aberto e 8 (40%) de ambiente sombreado, sendo que apenas 4 (20%) foram comuns aos dois tipos de cobertura vegetal marginal investigados nos riachos da Bacia do Rio das Pedras. Por sua vez, na Bacia do Rio Marrecas, 12 espécies (63,2%) foram encontradas apenas em ambientes abertos e 4 (21%) apenas em ambientes sombreados. Somente 3 espécies (15,8%) foram comuns aos dois tipos de cobertura vegetal marginal.

Na Bacia do Rio das Pedras, 10 espécies ocorreram exclusivamente em mesohabitat de corredeira, 3 exclusivamente em mesohabitat de remanso e 7 foram comuns aos dois mesohabitats (Tabela 1). Nos riachos da Bacia do Rio Marrecas, 4 espécies foram exclusivas de mesohabitat de corredeira, enquanto que 7 espécies foram exclusivas de mesohabitat de remanso e 8 foram comuns aos dois mesohabitats (Tabela 1).

Os valores de similaridade nas composições florísticas das comunidades, indicados pelo coeficiente de Jaccard (Sj) mostraram os seguintes resultados: a) bacias de drenagem: 0,41 (= 41%); b) Bacia do Rio das Pedras: i. ambiente aberto X sombreado: 0,21 (= 21%); ii. remanso X corredeira: 0,35 (= 35%); c) Bacia do Rio Marrecas: i. ambiente aberto X sombreado: 0,22 (= 22%); ii. remanso X corredeira: 0,31 (= 31%).



Tabela 1. continuação

	Bacia do Rio das Pedras					Bacia do Rio Marrecas									
	Aberto		Sombreado			Aberto		Sombreado							
	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5
<i>Oedogonium</i> sp.															
<i>Spirogyra</i> sp.	R			C											
<i>Stigeoclonium amoenum</i>				RC		C									
<i>Stigeoclonium helveticum</i>					C										
<i>Tetraspora gelatinosa</i>									RC						
<i>Tetraspora lubrica</i>										R					
<i>Zygnema</i> sp.										R					
Total Chlorophyta (12)															
	7 táxons (aberto = 5; sombreado = 1; ambos = 1)					8 táxons (aberto = 7; sombreado = 0; ambos = 1)_					(corredeira = 4; remanso = 0; ambos = 3)				
<b>HETEROKONTOPHYTA</b>															
<i>Melosira varians</i>															
<i>Ulnaria ulna</i>															
<i>Vaucheria</i> sp.															
<i>Eunotia</i> sp.															
Total Heterokontophyta (4)															
	3 táxons (aberto = 1; sombreado = 1; ambos = 1)					2 táxons (aberto = 1; sombreado = 1; ambos = 0)					Corredeira = 0; remanso = 2; ambos = 1				
<b>RHODOPHYTA</b>															
<i>Batrachospermum puiggarianum</i>															
<i>Batrachospermum helminthosum</i>															
Total Rhodophyta (2)															
	1 táxon (aberto = 0; sombreado = 1; ambos = 0)					2 táxons (aberto = 1; sombreado = 0; ambos = 1)					(corredeira = 0; remanso = 0; ambos = 2)				

### b) Escalas espaciais de variação da estrutura da comunidade

A média e desvio padrão para as variáveis que descrevem a estrutura das comunidades de macroalgas (riqueza, abundância,  $H'$ , C, e J), para cada uma das escalas espaciais avaliadas, são apresentadas na Tabela 2. Os valores da análise de distintividade taxonômica são mostrados na Tabela 3 e na Figura 4.

A distintividade taxonômica média (AvTD) foi maior, em escala de bacia de drenagem, na bacia do Rio Marrecas, enquanto que para a escala de sombreado, em local sombreado e na escala de mesohabitat em remanso (Tabela 3). Para a variação da distintividade taxonômica (VarTD), entretanto, os resultados foram exatamente contrários, com exceção da escala de bacia de drenagem (Tabela 3).

A Análise de Espécies Indicadoras (ISA) não revelou táxons indicadores de qualquer uma das escalas espaciais investigadas.

**Tabela 2.** Valores médios e desvio padrão da estrutura da comunidade (riqueza, abundância (cobertura percentual), índice de diversidade ( $H'$ ), dominância (C), e equidade (J)) para cada uma das escalas espaciais analisadas.

	riqueza	abundância	$H'$	C	J
<b>Rio das Pedras</b>					
Bacia de drenagem	3±0,66	14,1±17,2	0,30±0,09	0,52±0,14	0,66±0,18
Ambiente aberto	3,2±0,44	23,9±20,4	0,31±0,06	0,47±0,14	0,63±0,15
Ambiente sombreado	2,8±0,83	4,28±3,55	0,28±0,12	0,55±0,14	0,68±0,22
Mesohabitat de corredeira	2,3±0,67	13,3±16,6	0,19±0,12	0,70±0,19	0,48±0,30
Mesohabitat de remanso	1,1±0,56	10,6±15,9	0,02±0,05	0,86±0,31	0,08±0,19
<b>Rio Marrecas</b>					
Bacia de drenagem	3,2±1,4	13,1±13,6	0,29±0,20	0,63±0,24	0,55±0,30
Ambiente aberto	4±1,5	14,1±18,4	0,39±0,19	0,53±0,23	0,65±0,20
Ambiente sombreado	2,4±0,89	12,1±8,7	0,19±0,17	0,72±0,24	0,44±0,27
Mesohabitat de corredeira	1,6±0,84	14,3±23,4	0,09±0,14	0,85±0,23	0,23±0,87
Mesohabitat de remanso	2±1,24	8,2±12,2	0,13±0,14	0,76±0,24	0,38±0,43

**Tabela 3.** Valores de distintividade taxonômica média (AvTD ou  $\Delta+$ ) e variação da distintividade taxonômica (VarTD ou  $\Lambda+$ ) para cada uma das escalas espaciais analisadas. RDP = Rio das Pedras; RM = Rio Marrecas; AB = segmento aberto; SO = segmento sombreado; RE = mesohabitat de remanso; CO = mesohabitat de corredeira.

	RDP	RM	AB	SO	RE	CO
AvTD ou $\Delta+$	87,06	87,33	85,96	86,67	89,39	85,87
VarTD ou $\Lambda+$	442,4	479,5	452,1	400,9	415,1	435,3

Variações dentro das escalas espaciais avaliadas foram encontradas para as diferentes variáveis da estrutura da comunidade (Tabela 4), apesar de poucas destas variações terem sido efetivamente explicadas pelas escalas avaliadas. Diferenças significativas foram encontradas apenas para riqueza e abundância (cobertura percentual) de espécies, de forma que ambas variaram significativamente somente na escala de sombreamento (Tabela 4 e Figura 5). Os ambientes abertos apresentaram maior riqueza e abundância que os ambientes sombreados (Tabela 2).

**Tabela 4.** Resumo da ANOVA considerando os atributos de estrutura das comunidades de macroalgas nas diferentes escalas espaciais avaliadas.

<b>Escala espacial</b>	<b>F</b>	<b>p</b>
<b>Riqueza de espécies</b>		
Bacia de drenagem	0,163	0,688
Aberto/Sombreado	5,680	<b>0,023</b>
Remanso/Corredeira	2,612	0,115
<b>Abundância</b>		
Bacia de drenagem	0,264	0,898
Aberto/Sombreado	9,695	<b>0,029</b>
Remanso/Corredeira	0,255	0,663
<b>H'</b>		
Bacia de drenagem	0,020	0,887
Aberto/Sombreado	1,158	0,289
Remanso/Corredeira	2,543	0,120
<b>Dominância (C)</b>		
Bacia de drenagem	0,104	0,749
Aberto/Sombreado	0,095	0,758
Remanso/Corredeira	0,192	0,663
<b>Equidade (J)</b>		
Bacia de drenagem	0,006	0,937
Aberto/Sombreado	0,341	0,563
Remanso/Corredeira	1,725	0,198

Quando a riqueza foi padronizada através do método de rarefação, retirando o efeito do esforço amostral, a riqueza novamente diferiu na escala de sombreamento, confirmando os resultados da ANOVA (Figura 6 e 7).

### **c) Escalas espaciais de variação da composição da comunidade**

Nenhum dos três eixos da DCA sumarizou a composição taxonômica das comunidades de macroalgas. Apenas o primeiro e segundo eixo são representados graficamente (Figura 8). A explicabilidade dos eixos apresentou-se baixa, sendo que nenhum deles explicou a variação na composição da comunidade em qualquer escala espacial avaliada. O primeiro eixo explicou apenas 2% da variância, o segundo 4,1% e o terceiro 19,2% da variância. Os resultados do teste *t* confirmaram estas observações, não revelando qualquer diferença entre os eixos nas escalas espaciais: 1º eixo ( $t=0,296$ ,  $p=0,768$ ), 2º eixo ( $t=0,683$ ,  $p=0,498$ ) e 3º eixo ( $t=-0,825$ ,  $p=0,414$ ) para bacia de drenagem; 1º eixo ( $t=1,499$ ,  $p=0,151$ ), 2º eixo ( $t=1,034$ ,  $p=0,314$ ) e 3º eixo ( $t=-0,465$ ,  $p=0,646$ ) para sombreamento; 1º eixo ( $t=-1,049$ ,  $p=0,308$ ), 2º eixo ( $t=0,207$ ,  $p=0,837$ ) e 3º eixo ( $t=0,041$ ,  $p=0,967$ ) para mesohábitat.

Da mesma forma, o dendrograma resultante da Análise de Agrupamento não revelou padrão em qualquer uma das escalas espaciais, confirmando a ausência de diferenças evidentes entre as escalas avaliadas com base na composição de espécies (Figuras 9 e 10).

Por outro lado, com base na composição das comunidades baseada nas divisões algais observadas mostrou alta explicabilidade para os dois primeiros eixos: 67,7% e 16,7% respectivamente nas escalas de bacia de drenagem e sombreamento; 50,4% e 35,8% na escala de mesohabitat. Para cada uma das escalas espaciais avaliadas foi observado uma ordenação particular (Figura 11). Assim, para a escala de bacia de drenagem, Rhodophyta foi exclusivamente encontrada em riachos da Bacia do Rio Marrecas, enquanto Heterokontophyta, Cyanobacteria e Chlorophyta foram comuns em ambas às bacias de drenagem (Figura 11a). Na escala de sombreamento, Chlorophyta foi mais representativa em ambientes abertos, enquanto Cyanobacteria e Rhodopyta foram mais comumente encontradas em ambientes sombreados (Figura 11b). Na escala de mesohabitat, apenas as espécies de Heterokonthophyta apresentaram preferência exclusiva pelo mesohabitat de remanso, enquanto as demais divisões ocorreram de modo similar em remanso e corredeira (Figura 11c).

A distribuição dos pontos com relação aos tipos morfológicos mostrou uma explicabilidade de 22,8% para o eixo 1 e 41,5% para o eixo 2 nas escalas de bacia de drenagem e sombreamento; na escala de mesohabitat a explicabilidade foi de 50,3% para o 1º eixo e 20,2% para o 2º eixo. Para os tipos morfológicos, entretanto, a separação entre as escalas espaciais foi menos evidente que aquela observada para as divisões (Figura 12). Entre as bacias de drenagem observa-se apenas uma maior proporção de macroalgas que formam emaranhados de filamentos ocorrendo na Bacia do Rio das Pedras (Figura 12a). Para sombreamento, o tipo incrustante parece ocorrer mais em locais sombreados e o tipo filamento livre em ambiente aberto (Figura 12b). Entre os mesohabitats, algas que apresentam filamentos livres foram comuns em mesohabitats de remanso enquanto aquelas incrustantes e que apresentam talo filamentoso ou colônia gelatinosa foram mais comumente observadas em mesohabitat de corredeira (Figura 12c).

#### d) Relação entre a estrutura da comunidade e as variáveis ambientais

As variáveis microambientais variaram amplamente dentro das escalas espaciais amostradas (Tabela 5), entretanto apresentaram poucas diferenças significativas entre si (Tabela 6). Somente velocidade da correnteza mostrou variação significativa na escala de mesohabitat ( $X=0,03\pm 0,03 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$  para remanso e  $X=0,44\pm 0,15 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$  para corredeira) (Tabela 6 e Figura 13a) e irradiância na escala de sombreamento ( $X=618,7\pm 481,2 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  para ambiente aberto e  $X=73,9\pm 50,3 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  para sombreado) (Tabela 6 e Figura 13b).

**Tabela 5.** Valores médios e desvio padrão das variáveis microambientais (velocidade da correnteza, profundidade, irradiância, riqueza do substrato e  $H'$  do substrato) para cada uma das escalas espaciais analisadas.

	V.C. ( $\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$ )	Prof. (cm)	Irrad. $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$	R.S.	$H'.S.$
<b>Rio das Pedras</b>					
Bacia de drenagem	0,220 $\pm 0,19$	8,83 $\pm 2,61$	382,1 $\pm 393,4$	1,92 $\pm 0,66$	0,27 $\pm 0,19$
Ambiente aberto	0,216 $\pm 0,22$	8,49 $\pm 2,65$	642,2 $\pm 384,2$	1,63 $\pm 0,62$	0,22 $\pm 0,21$
Ambiente sombreado	0,227 $\pm 0,17$	9,21 $\pm 2,67$	93,0 $\pm 59,8$	2,24 $\pm 0,58$	0,34 $\pm 0,17$
Mesohabitat de corredeira	0,382 $\pm 0,12$	8,04 $\pm 1,94$	367,2 $\pm 407,8$	1,75 $\pm 0,55$	0,21 $\pm 0,18$



**Tabela 5.** continuação.

	V.C. (m.s <sup>-1</sup> )	Prof. (cm)	Irrad. μmol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup>	R.S.	H'.S.
Mesohabitat de remanso	0,041 ± 0,03	9,71 ± 3,07	398,5 ± 400,7	2,11 ± 0,76	0,34 ± 0,20
<b>Rio Marrecas</b>					
Bacia de drenagem	0,260 ± 0,26	7,20 ± 2,52	326,0 ± 487,8	1,66 ± 0,54	0,26 ± 0,16
Ambiente aberto	0,268 ± 0,27	6,44 ± 2,25	595,2 ± 583,1	1,57 ± 0,68	0,25 ± 0,18
Ambiente sombreado	0,251 ± 0,27	7,97 ± 2,65	56,7 ± 34,3	1,75 ± 0,36	0,27 ± 0,16
Mesohabitat de corredeira	0,497 ± 0,15	7,69 ± 2,96	281,6 ± 364,6	1,48 ± 0,68	0,22 ± 0,19
Mesohabitat de remanso	0,023 ± 0,017	6,72 ± 2,02	370,4 ± 604,1	1,84 ± 0,28	0,30 ± 0,13

**Tabela 6.** Resumo da ANOVA mostrando a variação nas características microambientais nas diferentes escalas espaciais avaliadas.

Escala espacial	F	p
<b>Velocidade da correnteza</b>		
Bacia de drenagem	1,409	0,254
Aberto/Sombreado	0,196	0,829
Remanso/Corredeira	137,7	<b>0,000</b>
<b>Profundidade</b>		
Bacia de drenagem	1,765	0,161
Aberto/Sombreado	0,608	0,588
Remanso/Corredeira	0,206	0,694
<b>Irradiância</b>		
Bacia de drenagem	0,124	0,972
Aberto/Sombreado	83,129	<b>0,000</b>
Remanso/Corredeira	0,0135	0,918
<b>Riqueza do Substrato</b>		
Bacia de drenagem	1,275	0,300
Aberto/Sombreado	2,119	0,235
Remanso/Corredeira	1,669	0,325
<b>H' do Substrato</b>		
Bacia de drenagem	0,373	0,825
Aberto/Sombreado	3,832	0,117
Remanso/Corredeira	2,348	0,265

Diferenças nas variáveis microambientais entre unidades amostrais com presença de macroalgas e ausência (“controle”) dentro dos mesohabitats de remanso e corredeira foram escassas, apesar da grande variação observada para todas as variáveis. A Análise de Variáveis Canônicas (AVC, Figura 14) apresentou valores altamente significativos ( $F = 10,13$ ,  $p < 0,001$ ). Esta análise mostrou que entre os mesohabitats de remanso e corredeira houve diferenças significativas tanto para unidades amostrais com algas quanto para os controles (Figura 14). A variável que mais contribuiu para tal diferenciação foi velocidade da correnteza ( $p = 0,000$ , correspondente ao eixo 1). Quando considerados apenas unidades amostrais com presença ou ausência de algas, observamos diferenças significativas apenas no mesohabitat de corredeira (Figura 14). A variável que mais contribuiu para tal diferenciação foi profundidade (0,003, correspondente ao eixo 2). Os eixos 1 e 2 responderam, em conjunto, por 92% da proporção cumulativa.

A Análise de Regressão Múltipla mostrou que as diferentes variáveis que descrevem a estrutura da comunidade foram influenciadas pelas variáveis microambientais nas diferentes escalas espaciais examinadas (Tabela 7). Na escala espacial de mesohabitat de corredeira, houve forte relação das variáveis microambientais com todas as variáveis bióticas, entretanto nas demais escalas as relações foram menos marcantes e esparsas (Tabela 7). Apenas abundância de espécies foi relacionada às variáveis em escala de bacia de drenagem e riqueza de espécies nas escalas de bacia de drenagem e mesohabitat de remanso (Tabela 7). Nas escalas relacionadas ao sombreamento (ambiente aberto e sombreado) as variáveis bióticas não apresentaram nenhuma relação com as variáveis microambientais (Tabela 7).

**Tabela 7.** Resumo da Análise de Regressão Múltipla mostrando a influência de todas as variáveis microambientais medidas sobre cada variável da estrutura da comunidade nas diferentes escalas espaciais.

Variável	R <sup>2</sup>	F	p	Variáveis com maior influência
<b>Riqueza</b>				
Bacia de drenagem	0,38	7,38	<b>0,000</b>	Irradiância (0,669)
Ambiente aberto	0,31	2,46	0,100	
Ambiente sombreado	0,30	2,18	0,132	
Mesohabitat de remanso	0,39	3,52	<b>0,039</b>	Irradiância (0,780)

Tabela 7. continuação.

Variável	R <sup>2</sup>	F	p	Variáveis com maior influência
Mesohabitat de corredeira	0,60	8,01	<b>0,001</b>	V. Correnteza (-0,510) Irradiância (0,476)
<b>Abundância</b>				
Bacia de drenagem	0,28	4,55	<b>0,008</b>	Irradiância (0,422)
Ambiente aberto	0,32	2,59	0,088	
Ambiente sombreado	0,06	0,36	0,780	
Mesohabitat de remanso	0,13	0,82	0,497	
Mesohabitat de corredeira	0,62	8,85	<b>0,001</b>	Irradiância (0,805)
<b>H'</b>				
Bacia de drenagem	0,15	2,14	0,111	
Ambiente aberto	0,05	0,28	0,834	
Ambiente sombreado	0,37	3,01	0,062	
Mesohabitat de remanso	0,24	1,68	0,209	
Mesohabitat de corredeira	0,58	7,40	<b>0,002</b>	V. Correnteza (-0,610)
<b>Dominância (C)</b>				
Bacia de drenagem	0,19	2,77	0,056	
Ambiente aberto	0,09	0,536	0,664	
Ambiente sombreado	0,36	2,91	0,068	
Mesohabitat de remanso	0,12	0,74	0,539	
Mesohabitat de corredeira	0,60	8,19	<b>0,001</b>	V. Correnteza (0,597)
<b>Equidade (J)</b>				
Bacia de drenagem	0,17	2,41	0,082	
Ambiente aberto	0,07	0,456	0,716	
Ambiente sombreado	0,37	2,96	0,065	
Mesohabitat de remanso	0,19	1,31	0,303	
Mesohabitat de corredeira	0,65	10,05	<b>0,000</b>	V. Correnteza (-0,620)

A Análise de Componentes Principais (Figura 15) mostrou uma nítida separação de características ambientais entre as duas bacias de drenagem estudadas com relação ao primeiro eixo. Este foi responsável por 46,2% da variação total explicada (Tabela 8). Esta distinção entre a Bacia do Rio das Pedras e a Bacia do Rio Marrecas foi confirmada pelo teste

$t$  ( $t = -5,143$ ;  $p < 0,001$ ). Os demais eixos não mostraram diferenças (autovalores menores que 2,0) com relação à ordenação dos pontos de amostragem das duas bacias (Figura 15 e Tabela 8). As variáveis ambientais responsáveis por esta distinção foram temperatura, saturação de oxigênio e pH.

Apesar destas três variáveis influenciarem na ordenação dos pontos de amostragem entre as duas bacias, as mesmas não mostraram nenhuma relação sobre a estrutura das comunidades de macroalgas, avaliada pela Análise de Regressão Múltipla (Tabela 9).

**Tabela 8.** Resumo da PCA mostrando os autovalores para os eixos e autovetores para todas as variáveis ambientais regionais.

<b>Eixo</b>	<b>Autovalores</b>	<b>% de Variância</b>	<b>% de Variância acumulada</b>
1	2,312	46,2	46,2
2	1,335	26,7	72,9
3	0,747	14,9	87,8
<b>Autovetores</b>			
<b>Variáveis</b>	<b>Eixo 1</b>	<b>Eixo 2</b>	<b>Eixo 3</b>
Temperatura	<b>0,536</b>	-0,108	<b>-0,528</b>
Sat. de Oxigênio	<b>-0,558</b>	0,167	-0,302
Condutividade	-0,235	<b>-0,688</b>	0,491
pH	<b>0,507</b>	-0,366	0,093
Turbidez	0,296	<b>0,593</b>	<b>0,615</b>

**Tabela 9.** Resumo da Análise de Regressão Múltipla mostrando a influência das variáveis ambientais (temperatura, saturação de oxigênio e pH) com maior influência no Eixo 1 da PCA sobre cada variável da estrutura das comunidades de macroalgas.

<b>Variável</b>	<b>R<sup>2</sup></b>	<b>F</b>	<b>p</b>
Riqueza	0,08	0,48	0,697
Abundância	0,12	0,73	0,548
H'	0,10	0,61	0,617
Dominância (C)	0,13	0,80	0,510
Equidade (J)	0,14	0,87	0,473

## DISCUSSÃO

As características globais das comunidades de macroalgas encontradas nas duas bacias de drenagem estudadas são aquelas tipicamente descritas para este grupo de algas ocorrentes em ambientes lóticos (p.ex. BORGES & NECCHI, 2006; BRANCO *et al.* 2009; BRANCO & NECCHI, 1996; KRUPPEK *et al.*, 2007) quais sejam: i. número de espécies extremamente baixo quando comparado com outros grupos de algas (p.ex. perifíton ou fitoplâncton); ii. espécies de ocorrência comum (cosmopolitas) e previamente reportada na grande maioria dos trabalhos realizados em outras regiões brasileiras e mundiais; iii. grande número de espécies (55,2% neste estudo) restritas a um único riacho e poucas espécies com ampla distribuição (neste estudo apenas 6,9% das espécies estiveram presentes em mais de três riachos); iv. valores de abundância (porcentagem de cobertura) extremamente baixos; e v. espécies ocupando uma pequena porção dos recursos oferecidos pelo ambiente (distribuição em mosaico). Segundo Krupek *et al.* (2007) e Branco *et al.* (2009), tais características seriam devidas principalmente pelas variações nas características locais de cada segmento do ambiente lótico avaliado. Entretanto, os autores não descartam possíveis influências de fatores regionais sobre as comunidades de macroalgas.

Ambientes lóticos apresentam uma rápida e ampla flutuação nas condições ambientais, o que faz com que poucas espécies sejam hábeis a tolerá-las (BORGES & NECCHI, 2006; SHEATH *et al.*, 1986, 1989; BRANCO & NECCHI, 1996, 1998). A atuação de grandes eventos (ou eventos em macroescala) e a repetição de pequenos distúrbios podem levar a uma contínua imaturidade das comunidades de macroalgas ocorrentes neste tipo de ambiente e, conseqüentemente, a uma baixa biomassa global (RESH *et al.*, 1988; BIGGS & CLOSE, 1989). Considerando que a região de estudos apresenta altos índices anuais de pluviosidade, sendo estes bem distribuídos ao longo do ano (KRUPPEK *et al.*, 2007), é razoável creditar à precipitação certa influência nas características observadas para as comunidades de macroalgas investigadas. Para Biggs e Gerbeaux (1993) características em macroescala, assim como clima, geologia e uso do solo seriam responsáveis por efeitos sobre o funcionamento de ecossistemas lóticos em grandes áreas (p.ex. bacia de drenagem), e características assim como regime de nutrientes, condição hidráulica e forma do leito, consideradas como sendo em microescala afetariam regiões pequenas (p.ex. riachos ou segmentos de riachos). Os mesmos autores ressaltam que muitos estudos foram desenvolvidos a partir da análise de um único segmento por rio, sustentados na teoria de que diferenças ambientais e na comunidade

perifítica seriam maiores entre rios do que dentro de um mesmo rio. Entretanto, resultados contrários a esta predição foram obtidos (BIGGS & GERBEAUX, 1993), levando os autores a concluir que características locais dos ambientes lóticos são muito importantes tanto quantitativamente quanto para a composição das comunidades. No presente estudo, observamos influências principalmente das variáveis microambientais (irradiância e velocidade da correnteza) influenciadas pelas condições locais de cada ambiente.

Do número total de espécies encontradas, 65,5% ocorreram exclusivamente em apenas uma das bacias de drenagem, o que demonstra haver certa distinção entre os dois ambientes com relação à composição das espécies. Entretanto, algumas poucas espécies, assim como *Phormidium retzii*, *Tolypothrix distorta* var. *penicillata* e *Batrachospermum helminthosum* foram comuns as duas bacias estando presentes em vários riachos. Associado a isto, a ocorrência de poucas espécies em cada segmento, além do reduzido número total de espécies, podem ter contribuído para a aproximação das duas regiões, minimizando as diferenças na composição específica de cada uma das bacias de drenagem (ver DCA). Os mesmos fatores podem ser aplicados para explicar a ausência de distinção quanto à composição de espécies presentes nos diferentes tipos de sombreamento e mesohábitat. Para a condição de sombreamento, 80% das espécies foram exclusivas de um tipo específico de sombreamento (aberto ou sombreado) na Bacia do Rio das Pedras e 84,5% na Bacia do Rio Marrecas. Uma característica bastante importante e já observada em outros estudos (KRUPEK *et al.*, 2007) é o aumento da representatividade em ambientes com menor disponibilidade de luz, por força da presença de cobertura marginal, de espécies que possuem pigmentos do grupo das ficobilinas em seu aparato fotossintético. Isso teoricamente lhes renderia uma vantagem sobre os demais grupos, podendo aproveitar melhor o espectro de luz filtrada presente no ambiente. Neste estudo, 66,6% das espécies que ocorreram exclusivamente em ambiente sombreado são representantes da divisão Cyanobacteria. Por outro lado, em ambientes abertos 69,2% das espécies ocorrentes pertencem à divisão Chlorophyta. Isso posto, é possível admitir que as algas verdes se sobressaíram em relação aos demais grupos em regiões com alta disponibilidade de luz, predominando em número de espécies e também em abundância. Entretanto, com a menor quantidade e qualidade de energia luminosa, espécies de outros grupos (Cyanobacteria e Rhodophyta principalmente), capazes de melhor aproveitar os comprimentos de onda disponíveis na luz filtrada, ocupam tais ambientes, embora com menor riqueza e abundância de espécies que aqueles observados em ambientes abertos (BRANCO *et*

*al.*, 2009; BRANCO & NECCHI, 1996; PERES *et al.* 2008; SHEATH & BURKHOLDER, 1985). Daí as diferenças na estrutura das comunidades serem tão marcantes com relação às condições de sombreamento.

Considerando mesohabitat de remanso e corredeira, 65% das espécies foram exclusivas a um deles nos riachos da Bacia do Rio das Pedras e 57,9% na Bacia do Rio Marrecas (ver DCA). Da mesma forma como ocorre para a escala espacial de sombreamento com relação a diferenças no aparato fotossintético, para mesohabitat, as características morfológicas de cada espécie podem ser determinantes na ocupação de determinado mesohabitat dentro do segmento. Nota-se que, na Bacia do Rio das Pedras, das espécies encontradas exclusivamente em mesohabitat de remanso, 66% apresentam filamentos livres como tipo morfológico. Este é caracterizado por não possuir estruturas especializadas de fixação, sendo pouco resistente ao fluxo da água mais elevado. Normalmente, a maioria das algas verdes filamentosas não se encontram diretamente aderidas ao substrato, mas freqüentemente formam massas presas a vegetação submersa (JOHN, 2003). Wehr & Sheath (2003) afirmam que a velocidade da correnteza afeta o desenvolvimento de diferentes espécies, sendo que aquelas que apresentam filamentos livres longos tendem a perder biomassa quando o fluxo de água é mais elevado. Por outro lado, das espécies ocorrentes exclusivamente em corredeira, os tipos morfológicos mais comuns foram emaranhados (30%), incrustante (20%) e colônia gelatinosa (20%). Estes sendo considerados como tipicamente bem adaptados a ambientes com velocidade da correnteza mais elevada, característica de mesohabitat de corredeira. Na Bacia do Rio Marrecas, a mesma situação foi observada, com 57% de filamentos livres como tipo morfológico das espécies com ocorrência exclusiva de remanso e 50% de tufos e 25% de incrustantes como tipo morfológico das espécies ocorrentes exclusivamente em corredeira.

Os valores de similaridade obtidos reforçam o exposto acima, pois em nenhuma das escalas espaciais avaliadas a similaridade na composição de espécies alcançou valor superior a 41%. Desta forma, como demonstrado neste estudo, fica claro a distinção, com relação à composição de espécies em todas as escalas espaciais avaliadas (principalmente para sombreamento e mesohabitat) quando consideramos as divisões algais e tipos morfológicos (ver DCA). As características das comunidades de macroalgas de riachos assim como expostas acima, principalmente com relação à ocorrência de baixo número global de táxons e de poucas espécies por segmento de riacho, devem ser levadas em consideração quando

avaliamos aspectos de sua estrutura baseando-se exclusivamente na composição de espécies. Segundo Grime (1979), a análise de comunidades baseadas na composição de espécies não expressa, em termos funcionais, a relação entre comunidades bióticas e variáveis ambientais, pois cada espécie tem combinações de características próprias que determinam sua história de vida (BURLIGA *et al.*, 2004). Desta forma, a utilização para comunidades algais de tipos funcionais (grupos de organismos que apresentam características similares e assim respondem de forma similar às mudanças ambientais) podem descrever de modo mais simples e fácil a complexidade dos ecossistemas (BURLIGA *et al.*, 2004; PILLAR, 1999; PILLAR & SOSINSKI, 2003).

As variáveis que descrevem a estrutura da comunidade de macroalgas mostraram poucas diferenças entre as escalas espaciais estudadas. De um modo geral, não se observa distinção evidente entre as escalas espaciais de bacia de drenagem e mesohabitat para nenhum dos parâmetros bióticos. A principal diferença observada foi variação relativamente alta na comunidade de macroalgas na escala de sombreamento. Mesmo assim, esta foi apenas obtida para as variáveis riqueza e abundância de espécies.

Estes resultados evidenciam a importância da luminosidade como fator determinante na distribuição espacial de comunidades de macroalgas em ambientes lóticos. Tanto riqueza quanto abundância foram mais elevados em riachos abertos que em sombreados. Isto mostra que o sombreamento é um fator limitante ao desenvolvimento de macroalgas lóticas e talvez seja entre as escalas espaciais avaliadas aquela que melhor explique as diferenças estruturais na distribuição espacial destes organismos. Inúmeros trabalhos têm mostrado que a presença, tanto em diversidade quanto abundância de macroalgas, é mais elevada em ambientes com maior disponibilidade de luz (BRANCO & NECCHI, 1996; KRUPK *et al.*, 2007; BRANCO *et al.*, 2008; NECCHI *et al.*, 2000; SHERWOOD & KIDO, 2002).

A ausência de variação significativa na estrutura das comunidades de macroalgas dentro das demais escalas espaciais indicam a importância da luminosidade como fator chave na distribuição de comunidades de algas lóticas. Diferentes segmentos, de riachos distintos em bacias de drenagem podem apresentar certa diferença com relação à composição de espécies, assim como discutido acima, entretanto, com relação aos aspectos que descrevem a estrutura das comunidades, estas apresentam grandes similaridades entre seus valores médios, a não ser que características muito particulares do sistema lótico (p.ex. quantidade elevada de nutrientes) interfiram neste processo. Embora dentro do mesmo segmento de riacho se



esperaria que ocorresse certa divergência entre as variáveis bióticas com relação aos mesohabitats, isto não foi observado no presente estudo, e os valores dos parâmetros avaliados foram muito próximos. Os resultados obtidos mostram pequenas diferenças entre os mesohabitats, sendo os mesmos divergentes entre as duas bacias de drenagem avaliadas. Na Bacia do Rio das Pedras, a maior riqueza foi observada na corredeira e na Bacia do Rio Marrecas no remanso. Abundância, por sua vez, foi maior em mesohabitat de corredeira nas duas bacias. Isso mostra que, embora os valores sejam similares, devido às características do grupo estudado, diferentes espécies podem ocupar diferentes nichos, permitindo um desenvolvimento quantitativo levemente maior em regiões de corredeira, sugerindo que as macroalgas de riachos ocorrem em águas com maior velocidade, sendo o mesohabitat de remanso aproveitado por certas espécies quando da falta de recursos disponíveis nestas regiões do ambiente.

A principal e a mais notável diferença entre os mesohabitats em um segmento de riacho, sem dúvida, é a velocidade da correnteza. Esta está intimamente associada a dois outros fatores extremamente importantes na distribuição de organismos bentônicos, influenciando de maneira substancial o tipo de substrato e o regime de nutrientes (CATTANEO *et al.*, 1997). Desta forma, a preferência por parte de macroalgas de riachos por mesohabitats de corredeira se explicaria também pela maior disponibilidade de substratos maiores (maior área de superfície) e mais estáveis (BORGES & NECCHI, 2006; POWER & STEWART, 1987) e a maior renovação de nutrientes disponibilizados pela água corrente (CATTANEO *et al.*, 1997).

Para a comunidade perifítica, a presença de substratos maiores e mais estáveis favorece um maior desenvolvimento (UEHLINGER, 1991). Entretanto, algumas vezes, alta biomassa tem sido observada em pequenos substratos como areia (TETT *et al.*, 1978; IVERSEN *et al.*, 1991), nesses casos o efeito trófico é o responsável pelo aumento da abundância, amenizando o efeito do tamanho do substrato (BIGGS, 1996). Schiwighamer (1981) encontrou correlação positiva entre o tamanho do substrato com a distribuição de comunidades de algas marinhas bentônicas, entretanto, Bourassa & Morrin (1995) não confirmaram esta hipótese para comunidades de algas e macroinvertebrados de águas correntes, mostrando que o tamanho da distribuição estaria mais relacionado com um gradiente trófico.

Variáveis ambientais regionais apresentam diferenças entre ambientes lóticos quando consideradas escalas de distribuição em maiores proporções. No presente estudo ficou evidente a diferença entre as duas bacias de drenagem com relação aos parâmetros abióticos avaliados. Apesar da proximidade geográfica das regiões, ainda assim foram observadas características distintas, que podem ser reflexos de inúmeros fatores como ocupação do solo, geomorfologia ou regime pluviométrico. Entretanto, embora haja diferença ambiental regional entre as duas bacias de drenagem, influências diretas sobre a distribuição espacial das comunidades de macroalgas não foram detectadas. Vários trabalhos prévios mostraram falta de correspondência entre o padrão de distribuição espacial das comunidades de macroalgas e as características ambientais em uma mesma região (p.ex. BRANCO *et al.*, 2009; KRUPPEK *et al.*, 2007) ou em regiões distintas (p. ex. BORGES & NECCHI, 2006). Entretanto, vários outros estudos anteriores relacionaram a distribuição espacial de macroalgas com variáveis ambientais regionais (p.ex. BIGGS, 1990; BRANCO & NECCHI, 1996; ENTWISLE, 1990; NECCHI *et al.*, 2000, 1995; SHEATH *et al.*, 1986). Ainda assim, segmentos diferentes de uma mesma região podem apresentar diferentes padrões de distribuição para as comunidades de macroalgas, sendo neste caso influenciado por fatores locais, próprios de cada segmento (BORGES & NECCHI, 2006; KRUPPEK *et al.*, 2007). Sendo assim, pode-se supor que características regionais (p.ex. pH, condutividade, temperatura) exercem influências sobre a distribuição de macroalgas, entretanto, estas por si só não são capazes de dirigir ou determinar efetivamente o padrão de distribuição espacial.

A ausência de diferenças microambientais ou em microescala nas diferentes escalas espaciais de distribuição e ainda a aparente similaridade de condições em áreas com desenvolvimento de macroalgas e áreas sem seu desenvolvimento, leva-nos a questionar sobre qual a característica ou características tão particulares fazem com que uma espécie ou um grupo de espécies se desenvolva em uma determinada região e não em outra região muito próxima e com condições tão similares.

Para Borges & Necchi (2006), a competição por espaço e, dessa forma, a disponibilidade de uma maior variedade de substrato explicaria a distribuição espacial de macroalgas em ambientes lóticos. Assim, uma alta variedade de tipos de substrato e, conseqüentemente, de diferentes nichos, favoreceriam a colonização por um maior número de espécies. Entretanto, nossos resultados demonstram que cada segmento apresenta uma ampla variação de condições, inclusive de substrato, com vários microhabitats com condições

específicas prontamente estabelecidas para o desenvolvimento de diferentes espécies de macroalgas. Apesar de tal constatação, este fato não foi observado, sendo que cada segmento foi ocupado por apenas uma ou poucas espécies e sempre com baixos valores de abundância.

Downes *et al.* (1998) acreditam que a riqueza e densidade de espécies podem ser reguladas em nível de substrato, como uma rocha individualmente localizada em um riacho, e que esta regulação pode estar relacionada com a estrutura deste habitat. Desta forma, a abundância de distintos elementos físicos, assim como fissuras, seriam responsáveis pelo aumento na complexidade do hábitat (DOWNES *et al.*, 1998; McCOY & BELL, 1991). A oferta destes diferentes recursos do habitat exerceriam influencias sobre a diversidade e abundância da biota presente.

Este postulado é valido para pequenos microorganismos, assim como algas microscópicas do perifiton, para quem as bordas e fissuras presentes em um substrato podem representar “montanhas e vales” durante o desenvolvimento da comunidade (MURDOCK & DODDS, 2007). Entretanto, para macroalgas bentônicas, caso do presente estudo, tal percepção em microescala pode passar despercebida (KAWATA e AGAWA, 1999), sendo neste caso não tão importante no desenvolvimento destas comunidades, a não ser se considerarmos processos iniciais de colonização.

Considerando as condições microambientais, os fatores que mais influenciaram a distribuição espacial de macroalgas foram irradiância e velocidade da correnteza. Irradiância teve maior influência nas escalas de bacia de drenagem e mesohabitat de remanso para riqueza de espécies e na escala de bacia de drenagem para abundância de espécies. No meohabitat de corredeira foram verificadas relações para todas as variáveis relacionadas à estrutura da comunidade. A relação negativa entre velocidade da correnteza e riqueza de espécies,  $H'$  e equidade, e positiva com dominância indica que, neste estudo, apesar da velocidade ser extremamente importante no desenvolvimento de comunidades de macroalgas, esta exerceu influencia negativa sobre a estrutura das comunidades quando muito elevada. A influência positiva da irradiância sobre riqueza e abundância de espécies mostrou que o desenvolvimento tanto em número quanto em quantidade de espécies de macroalgas em corredeiras está ainda condicionado à quantidade de luz. Fato interessante no presente estudo foi a ausência de relação entre irradiância e as variáveis bióticas na escala de sombreamento. Esta pode ser explicada, provavelmente, pela presença tanto em ambiente aberto quanto em ambiente sombreado de comunidades compostas por representantes fisiologicamente

similares quanto à utilização da energia luminosa (ver DCA). Dessa forma, locais abertos propiciaram um maior desenvolvimento de algas verdes com similar riqueza e abundância e locais sombreados com o predomínio de algas azuis tornando assim muito similares a estrutura destas comunidades.

Em síntese, estes resultados indicam que diferentes fatores exercem influências sobre a distribuição espacial de macroalgas em diferentes escalas espaciais. Considerando as características deste grupo de organismos, normalmente poucas relações com variáveis ambientais podem ser detectadas, porém alguns pontos parecem ser fundamentais ao seu desenvolvimento e podem ser utilizadas na caracterização de comunidades de macroalgas de ambientes lóticos:

1°. Análises da composição global de comunidades a partir das espécies observadas não é um bom indicador, já que muitas espécies ocorrem em poucos pontos de amostragem (a maioria em apenas um riacho) e poucas são bem distribuídas. Assim, a avaliação a partir de características mais gerais como o nível hierárquico de divisão ou tipos morfológicos, ou ainda, a presença ou não de ficobilinas no aparato fotossintético parecem ser mais coerentes, já que tais agrupamentos apresentam características gerais em comum que respondem melhor às variações nas condições ambientais em cada escala de observação.

2°. A estrutura da comunidade de macroalgas não difere significativamente entre escalas espaciais, com exceção ao sombreamento. A baixa riqueza e abundância de espécies em cada segmento aproxima as regiões assim como as duas bacias de drenagem distintas e mesohabitats de remanso e corredeira. O sombreamento por outro lado, parece ser o único fator que realmente exerce influência direta na estruturação de comunidades de macroalgas. É visível, e amplamente reportado na literatura, a importância da radiação solar no desenvolvimento destes organismos. Ambientes lóticos sem vegetação marginal mostram maior riqueza e abundância de espécies do que ambientes sombreados. Desta forma, a irradiância pode ser considerada o principal fator responsável pela separação de escalas espaciais de análise e conseqüentemente pela estruturação de comunidades de macroalgas de ambientes lóticos.

3°. Considerando-se um mesmo segmento de riacho, regiões que apresentam maior velocidade da correnteza são mais propícias ao desenvolvimento de macroalgas. Tipicamente macroalgas de riachos são observadas em regiões de corredeira. Nestes locais, o fluxo de água mantém maior oxigenação e reposição de nutrientes, fundamentais ao desenvolvimento destes

organismos. Entretanto, quando o fluxo é demasiado elevado, este pode exercer efeito abrasivo sobre as comunidades, de forma que, considerando-se as características morfológicas (p.ex. tipo morfológico) de algumas espécies menos resistentes à velocidade da correnteza, são deslocados para locais de menor correnteza. Daí a ausência de diferenças estruturais na comunidade entre os mesohabitats.

4°. As características microambientais, que parecem exercer importantes influências sobre comunidades de macroalgas, ao menos em pequena escala (dentro de um mesmo segmento de riacho), mostram que a relação entre estes organismos e a quantidade de luz e a velocidade da correnteza são fatores direcionadores da distribuição espacial de comunidades de macroalgas.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BIGGS, B.J.F.; SMITH, R.A. Taxonomic richness of stream benthic algae: Effects of flood disturbance and nutrients. **Limnol. Oceanogr.**, v.47, n.4, p.1175-1186, 2002.
- BIGGS, B.J.F.; DEREK, G.G.; VLADIMIR, I.N. Subsidy and stress responses of stream periphyton to gradients in water velocity as a function of community growth form. **J. Phycol.** v.34, p.598-607, 1998.
- BIGGS, B.J.F.; LOWE, R.L. Responses of two trophic levels to patch enrichment along a New Zealand stream continuum. **N. Z. J. Mar. Freshwater Res.**, v.28, p.119-134, 1994.
- BIGGS, B.J.F. Hydraulic habitat of plants in streams. Regulated Rivers: **Reserch & Manag.**, v.12, p.131-144, 1996.
- BIGGS, B.F.J.; GERBEAUX, P. Periphyton development in relation to macro-scale (geology) and micro-scale (velocity) limiters in two gravel-bed rivers, New Zealand. **New Zealand J. Marine and Freshw. Reser.**, v.27, p.39-53, 1993.
- BIGGS, B.J.F. Periphyton communities and their enviroments in New Zealand rivers. **New Zeal. J. Mar. Freshw. Res.**, v.24, p.367-386, 1990.
- BIGGS, B.J.F.; CLOSE, M.E. Periphyton biomass dynamics in gravel bed rivers: the relative effects of flows and nutrients. **Freshw. Biol.**, v.22, p.209-231, 1989.
- BIGGS, B.J.F.; PRICE, G.M.A. A survey of filamentous algal proliferations in New Zealand rivers. **New Zeal. J. Mar. Freshw. Res.**, v.24, p.367-386, 1987.
- BORGES, F.R.; NECCHI, O.Jr. Patterns of spatial distribution in macroalgal communities from tropical lotic ecosystems. **Rev. Brasil. Bot.**, v.29, p.669-680, 2006.
- BOURASSA, N.; MORIN, A. Relationships between size structure of invertebrate assemblages and trophic and substrate composition in streams. **J. N. Am. Benthol. Soc.**, v.14, p.393-403, 1995.
- BOYERO, L. Multiscale patterns of spatial variation in stream macroinvertebrate communities. **Ecological Reserch.**, v.18, p.365-379, 2003.
- BRANCO, C.C.Z.; KRUIPEK, R.A.; PERES, C.K. Ecological distribution of stream macroalgal communities from mid-western region of Paraná State. **Braz. Arch. of Biol. and Technology**, v.52, n.2, p.379-386, 2009.
- BRANCO, C.C.Z.; NECCHI, O.Jr. Distribution of stream macroalgae in the eastern atlantic rainforest of São Paulo State, southeastern Brazil. **Hydrobiol.**, v.333, p.139-150, 1996.

- BRANCO, C.C.Z.; NECCHI, O.Jr. Microhabitat and morphometric variation of two Chaetophoracean (Chaetophorales, Chlorophyta) species in tropical streams of southeastern Brazil. **Phycol. Res.**, v.46, p.169-174, 1998.
- BURLIGA, A.L.M.; SCHWARZBOLD, A.; LOBO, E.A.; PILLAR, V.D. Functional types in epilithon algae communities of the Maquiné river, Rio Grande do Sul, Brazil. **Acta Limnol. Bras.**, v.16, n.4, p.369-380, 2004.
- CARDINALE, B.J.; PALMER, M.A.; SWAN C.M.; BROOKS, S.; POFF, N.L. The influence of substrate heterogeneity on biofilm metabolism in a stream ecosystem. **Ecology**, v.83, n.2, p.412-422, 2002.
- CATTANEO, A.; KERIMIAN, T.; ROBERGE, M.; MARTY, J. Periphyton distribution and abundance on substrata of different size along a gradient of stream trophy. **Hydrobiol.**, v.354, p.101-110, 1997.
- COOPER, S.D.; DIEHL, S.; KRATZ, K.; SARNELLE, O. Implications of scale for patterns and processes in stream ecology. **Aust. J. of Ecology**, v.23, p.27-40, 1998.
- COOPER, S.D.; BARMUTA, L.; SARNELLE, O.; KRATZ, K.; DIEHL, S. Quantifying spatial heterogeneity in streams. **J. N. Am. Benthol. Soc.**, v.16, p.174-188, 1997.
- DeNICOLA, D.M.; HOGGLAND, K.D.; ROEMER, S.C. Influence of canopy cover on spectral irradiance and periphyton assemblages in a prairie stream. **J. N. Am. Benthol. Soc.** v.11, p.391-404, 1992.
- DOUGLAS M.; LAKE P.S. Species richness of stream stones: an investigation of the mechanisms generating the species-area relationship. **Oikos**, v.69, p.387-396, 1994.
- DOWNES, B.J.; LAKE, P.S.; SCHREIBER, S.G.; GLAISTER, A. Habitat structure and regulation of local species diversity in a stony, upland stream. **Ecological Monographs**, v.68, n.2, p.237-257, 1998.
- ENTWISLE, T.J. Macroalgae in the upper Yarra and Watts River catchments: Distribution and Phenology. **Aust. J. Mar. Freshw. Res.**, v.41, p.505-522, 1990.
- GAO, Q.; YU, M.; YANG, X. A simulation analysis of the relationship between regional primary production and vegetation structure under climatic change scenarios. **Ecological Modelling**, v.131, p.33-45, 2000.
- GORDON, N.D.; McMAHON, T.A.; FINLAYLSON, B.L. **Stream hydrology, an introduction for ecologists**. John Wiley & Sons, Chichester, 1992. 526 p.
- GRIME, J.P. **Plant strategies and vegetation process**. John Willey & Sons. Chichester, 1979, 222p.
- HART, D.D.; KOHLER, S.L. CARLTON, R.G. Harvesting of benthic algae by territorial grazers: the potential for prudent predation. **Oikos**, v.60, p.329-335, 1991.

IVERSEN, T.M.; THORUP, J.; KJEDSEN, K.; THYSSEN, N. Spring bloom development of microbenthic algae and associated invertebrates in two reaches of a small lowland stream with contrasting sediment stability. **Freshwat. Biol.**, v.26, p.189-198, 1991.

JOHN, D.M. **Filamentous and plantlike green algae** in WEHR, J.D.; SHEATH, R.G. **Freshwater algae of North America – ecology and classification**. Academic Press. 2003, 918 p.

KAWATA, M.; AGAWA, H. Perceptual scales of spatial heterogeneity of periphyton for freshwater snails. **Ecology Letters**, v.2, p.210-214, 1999.

KOHLER, S.L.; WILEY, M.J. Pathogen outbreaks reveal large-scale effects of competition in stream communities. **Ecology**, v.78, p.2164-2176, 1997.

KRALJ, K.; PLENKOVIC-MORAJ, A.; GLIGORA, M.; PRIMC-HABDIJA, B.; SIPOS, L. Structure of periphytic community on artificial substrata: influence of depth, slide orientation and colonization time in karstic Lake Visovacko, Croatia. **Hydrobiol.** v.560, p.249-258, 2006.

KREBS, C.J. **Ecological methodology**. New York, Harper & Row. 1989, 654 p.

KRUPEK, R.A.; BRANCO, C.C.Z.; PERES, C.K. Distribuição ecológica das comunidades de macroalgas da bacia de drenagem do Rio das Pedras, região centro-sul do estado do Paraná, sul do Brasil. **Rev. Brasil. Bot.**, v.30, n.2, p.173-182, 2007.

LAMBERT, G. A. **The role of periphyton in benthic food webs**, p.533-572. In R. J. STEVENSON, M. L. BOTHWELL and R. L. LOWE (eds.). **Algal ecology: Freshwater benthic ecosystems**, 1996.

LEE, R. E. **Phycology**, 2nd ed. Cambridge Univ., 1989, 654 p.

LEVIN, S.A. The problem of pattern and scale in ecology. **Ecology**, v.73, p.1943-1967, 1992.

LI, H.W.; LAMBERT, G.A.; PEARSONS, T.N.; TAIT, C.K.; LI, J.L. Cumulative effects of riparian disturbances along high desert trout streams of the John Day Basin, Oregon. **Transactions of the American Fisheries Society**, v.123, p.627-640, 1994.

LUDWIG, J.A.; REYNOLDS, J.F. **Statistical Ecology: a primer on methods and computing**. New York, John Wiley and Sons. 1988, 337p.

McAULIFE, J.R. Competition for space, disturbance, and the structure of a benthic stream community. **Ecology**, v.65, 894-908, 1984.

McCOY, E.D.; BELL, S.S. **Habitat structure: the evolution and diversification of a complex topic**. in BELL, S.S.; McCOY, E.D. & MUSHINSKY, H.R. **Habitat structure: the physical arrangement of objects in space**. Chapman and Hall, London, UK., 1991, p.03-27.



- MEYER, J.L. Stream health: incorporating the human dimension to advance stream ecology. **J. N. Am. Benthol. Soc.**, v.16, p.439-447, 1997.
- MURDOCK, J.N.; DODDS, W.K. Linking benthic algal biomass to stream substratum topography. **J. Phycol.**, v.43, p.449-460, 2007.
- NECCHI, O. Jr.; BRANCO, C.C.Z.; BRANCO, L.H.Z. Distribution of stream macroalgae in São Paulo State, southeastern Brazil. **Algol. Stud.**, v.97, p.43-57, 2000.
- NECCHI, O. Jr.; PASCOALOTO, D. Seasonal dynamics of macroalgal communities in the Preto River basin, São Paulo, southeastern Brazil. **Arch. Hydrobiol.**, v.129, p.231-252, 1993.
- NECCHI, O.Jr. Microhabitat and plant structure of *Batrachospermum* (Batrachospermales, Rhodophyta) populations in four streams of São Paulo State, southeastern Brazil. **Phycol. Res.**, v.45, p.39-45, 1997.
- NECCHI, O.Jr.; DIP, M.R.; GÓES, R.M. Macroalgae of a stream in southeastern Brazil: composition, seasonal variation and relation to physical and chemical variables. **Hydrobiol.**, v.213, p.241-250, 1991.
- NECCHI, O.Jr.; BRANCO, C.C.Z., SIMÕES, R.C.G.; BRANCO, L.H.Z. Distribution of stream macroalgae in northwest region of São Paulo State, southeastern Brazil. **Hydrobiol.**, v.299, p.219-230, 1995.
- NECCHI, O.Jr., PASCOALOTO, D.; BRANCO, L.H.Z. Distribution of macroalgae in a tropical river basin from southeastern Brazil. **Arch. Hydrobiol.**, v.129, p.459-471, 1994.
- PIERCE, L.L.; RUNNING, S.W. The effects of aggregating subgrid land surface variation on large-scale estimates of net primary production. **Landscape Ecology**, v.10, p.239-253, 1995.
- PILLAR, V.D. On the identification of optimal plant functional types. **J. Veg. Sci.**, v.10, p.631-640, 1999.
- PILLAR, V.D.; SOSINSKI, Jr. E.E. An improved method for searching plant functional types by numerical analysis. **J. Veg. Sci.**, v.14, p.323-332, 2003.
- POWER, M.E.; STEWART, A.J. Disturbance and recovery of an algal assemblage following in a Oklahoman stream. **Am. Midl. Nat.**, v.117, p.333-345, 1987.
- RESH, V.H.; BROWN, A.V.; COVICH, A.P.; GURTY, M.E.; LI, H.W.; MINSHALL, G.W.; REICE, S.R.; SHELDON, A.L.; WALLACE, J.B.; WISSMAR, R.C. The role of disturbance in stream ecology. **J. N. Am. Benthol. Soc.**, v.7, p.433-455, 1988.
- RIER, S. T.; KING, D. K. Effects of inorganic sedimentation and riparian clearing on benthic community metabolism in an agriculturally-disturbed stream. **Hydrobiol.**, v.339, p.111-121, 1996.

- ROBSON, B.J.; BARMUTA, L.A. The effect of two scales of habitat architecture of benthic grazing in a river. **Freshw. Biol.**, v.39, p.207-220, 1998.
- ROBSON, B.J.; CHESTER, E.T. Spatial patterns of invertebrate species richness in a river: the relationship between riffles and microhabitats. **Aust. J. of Ecology**, v.24, p.599-607, 1999.
- SCHUMACHER, G.J.; WHITFORD, L.A. Respiration and P<sup>32</sup> uptake in various species of freshwater algae as affected by a current. **J. Phycol.**, v.1, p.78-80, 1965.
- SCHIWINGHAMER, P. Characteristics size distributions of integral benthic communities. **Can. J. Fish. Aquat. Sci.**, v.38, p.1255-1263, 1981.
- SHEATH, R.G.; BURKHOLDER, J. Characteristics of softwater stream in Rhode Island. II: Composition and seasonal dynamics of macroalgae communities. **Hydrobiol.**, v.128, p.109-118, 1985.
- SHEATH, R.G.; MORINSON, M.O.; KORCH, J.E.; KACZMAREZYK, D.; COLE, K.M. Distribution of stream macroalgae in south-central Alaska. **Hydrobiol.**, v.135, p.259-269, 1986.
- SHEATH, R.G.; HAMILTON, P.B.; HAMBROOK, J.A.; COLE, K.M. Stream macroalgae of eastern boreal forest region of North America. **Can. J. Bot.**, v.67, p.3553-3562, 1989.
- SHERWOOD, A.R.; KIDO, M.H. Watershed-Scale comparisons of algal biodiversity in high-quality proximate Hawaiian stream ecosystems. **Pacific Science**, v.56, p.431-440, 2002.
- SOTHWOOD, T.R.E. **Ecological methods, with particular reference to the study of insect populations**. Chapman & Hall, New York, 1978, 524p.
- STEINMAN, A.D.; McINTIRE, C.D.; GREGORY, S.V.L. LAMBERTI, G.A. Effects of irradiance and grazing on lotic algal assemblages. **J. Phycol.**, v.25, p.478-485, 1989.
- STEINMAN, A.D.; McINTIRE, C.D. Effects of irradiance on the community structure and biomass of algal assemblages in laboratory streams. **Can. J. Fish. Aquat. Sci.**, v.44, p.1640-1648, 1987.
- TATE, C.M.; HEINY, J.S. The ordination of benthic invertebrate communities in the South Platte River Basin in relation to environmental factors. **Freshw. Biol.**, v.33, p.439-454, 1995.
- TETT, P.; CALLEGOS, C.; KELLY, M.G.; Hornberger, G.M.; COSBY, B.J. Relationships among substrate, flow, and benthic microalgal pigment density in the Mechums river, Virginia. **Limnol. Oceanogr.**, v.23, p.219-237, 1978.
- TOWNSEND, C.R.; HILDREW, A.G.; FRANCIS, J.E. Community structure in some southern English streams: the influence of physicochemical factors. **Freshw. Biol.**, v.13, p.521-544, 1983.

UEHLINGER, U. Spatial and temporal variability of the periphyton biomass in a prealpine river (Necker, Switzerland). **Arch. Hydrobiol.**, v.123, p.219-237, 1991.

VAN DE HOEK, C.; MANN, D.G.; JAHNS, H.M. **Algae. An introduction to phycology.** Cambridge University Press, 1995, 623 p.

VIEIRA, J.J.; NECCHI, O.Jr. Microhabitat and plant structure of Characeae (Chlorophyta) populations in streams from São Paulo State, southeastern Brazil. **Criptogamie Algol.**, v.23, n.1, p.51-63, 2002.

WEHR, J.D.; SHEATH, R.G. **Freshwater algae of North America – ecology and classification.** Academic Press. 2003, 918 p.

WILEY, M.J.; KOHLER, S.L.; SEELBACH, P.W. Reconciling landscape and local views of aquatic communities: lessons from Michigan trout streams. **Freshw. Biol.**, v.37, p.133-148, 1997.

WHITTON, B.A. **Algae. In:** WHITTON, B.A. (ed.). **River ecology.** Blackwell Scientific Publ., Oxford., 1975, 725 p.

ZAR, J. H. **Biostatistical analysis.** New Jersey: Prentice-Hall, 1999, 663p.

**FIGURAS**

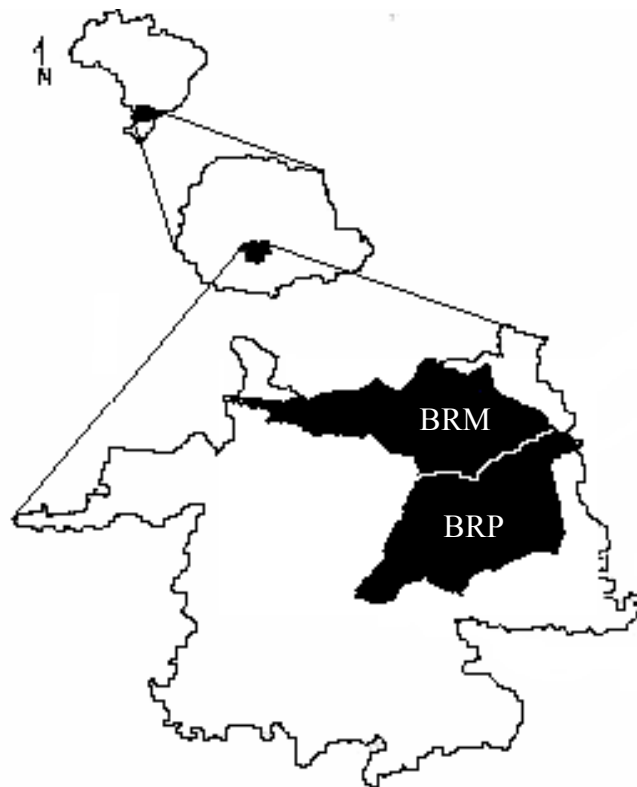


Figura 1. Esquema da localização geral da Bacia do Rio das Pedras (BRP) e da Bacia do Rio Marrecas (BRM) no município de Guarapuava, região centro-sul do estado do Paraná, sul do Brasil.

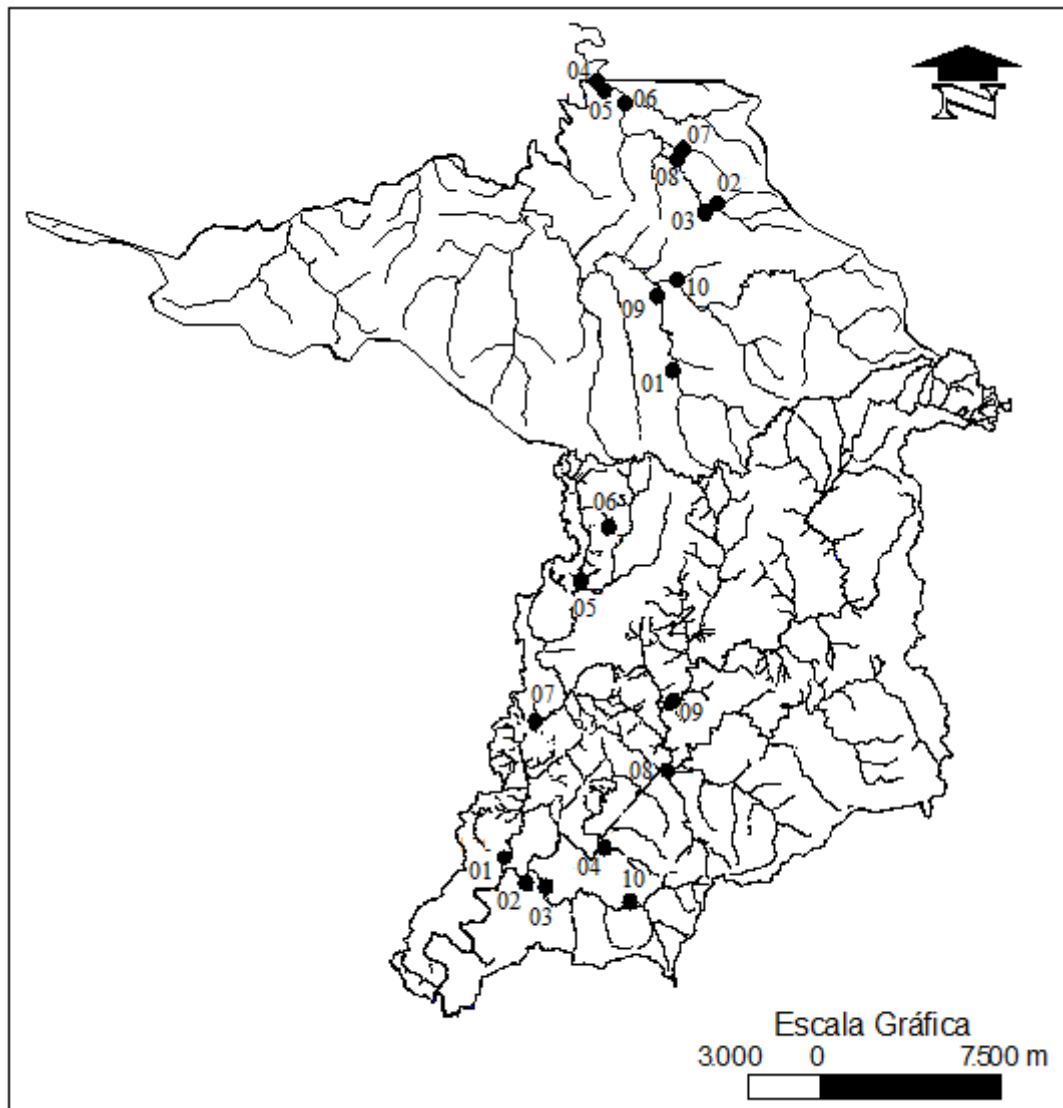


Figura 2. Distribuição dos pontos de amostragem nas bacias de drenagem do Rio das Pedras e Rio Marrecas (apenas a porção localizada dentro do município de Guarapuava, onde as coletas foram realizadas, é mostrada).

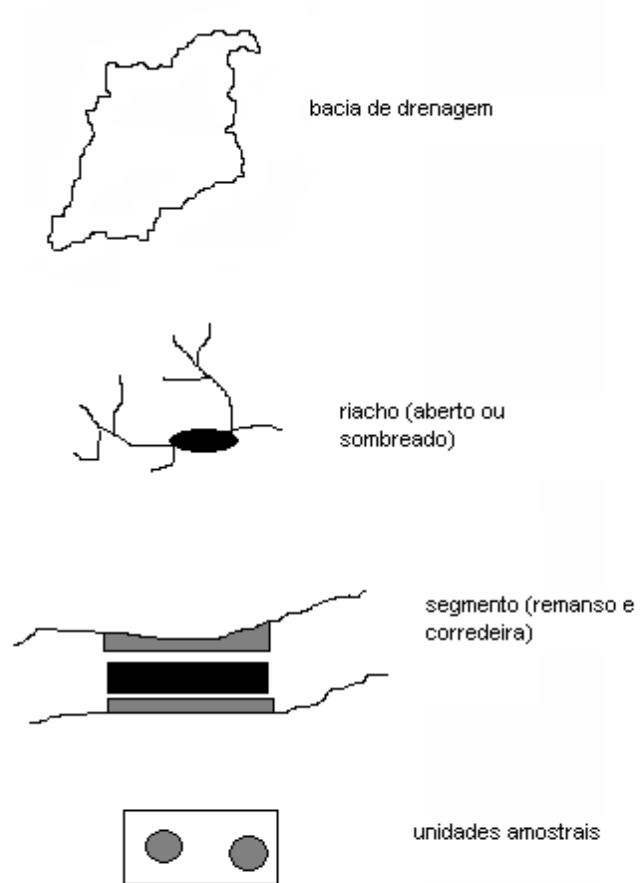


Figura 3. Desenho amostral para uma bacia de drenagem, onde as demais unidades ou escalas espaciais foram selecionadas: 10 riachos, sendo 5 abertos e 5 sombreados, um segmento por riacho, sendo o mesmo subdividido em mesohabitats de remanso e corredeira e 20 unidades amostrais por mesohabitat, sendo 10 com presença de macroalgas e 10 com ausência de macroalgas (controle).

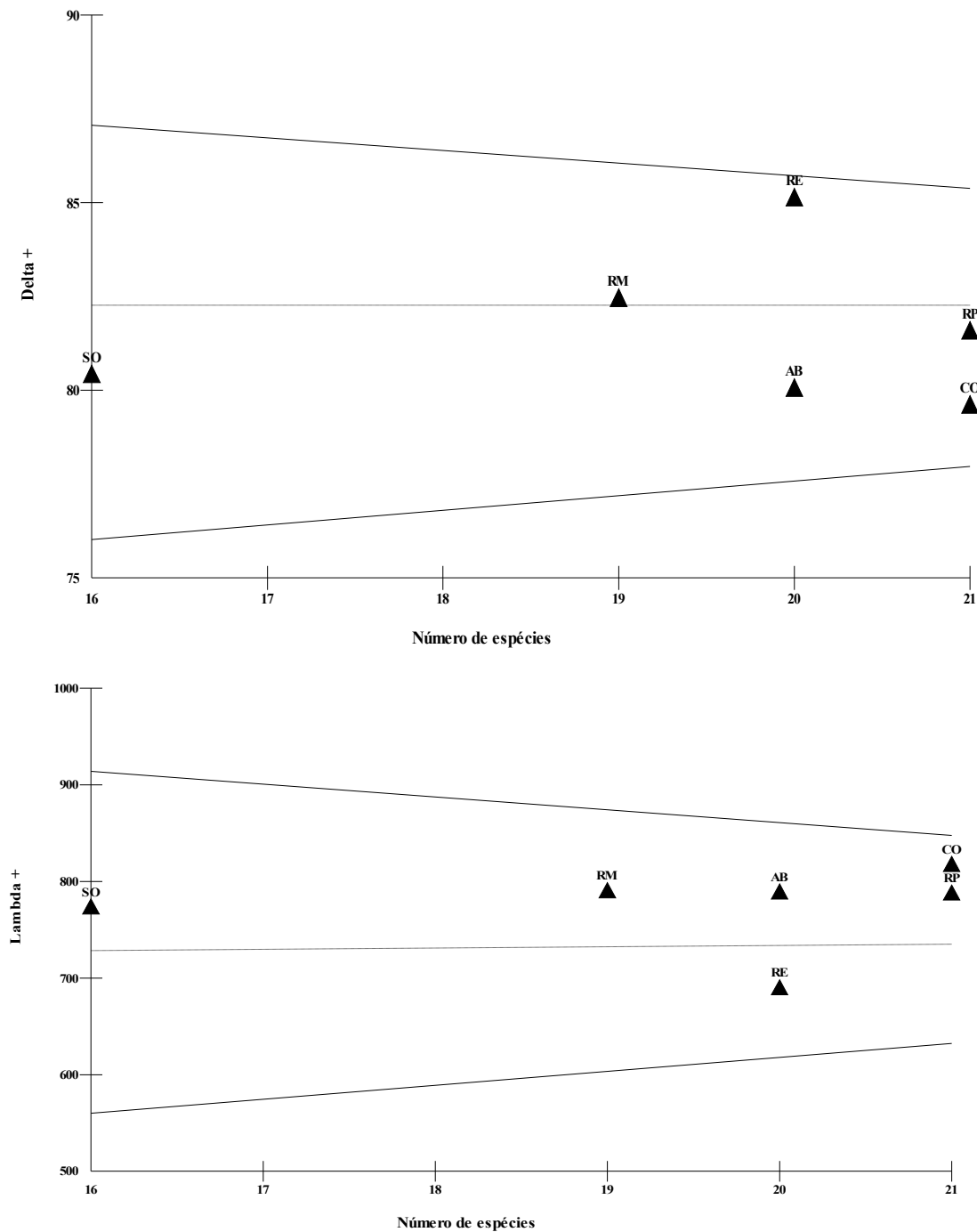


Figura 4. Representação gráfica do índice de distintividade taxonômica (distintividade taxonômica média, AvTD ou Delta + e variação da distintividade taxonômica, VarTD ou Lambda +) para todas as escalas espaciais avaliadas: RP = Bacia do Rio das Pedras, RM = Bacia do Rio Marrecas, AB = ambiente aberto, SO = ambiente sombreado, RE = mesohabitat de remanso e CO = mesohabitat de corredeira.



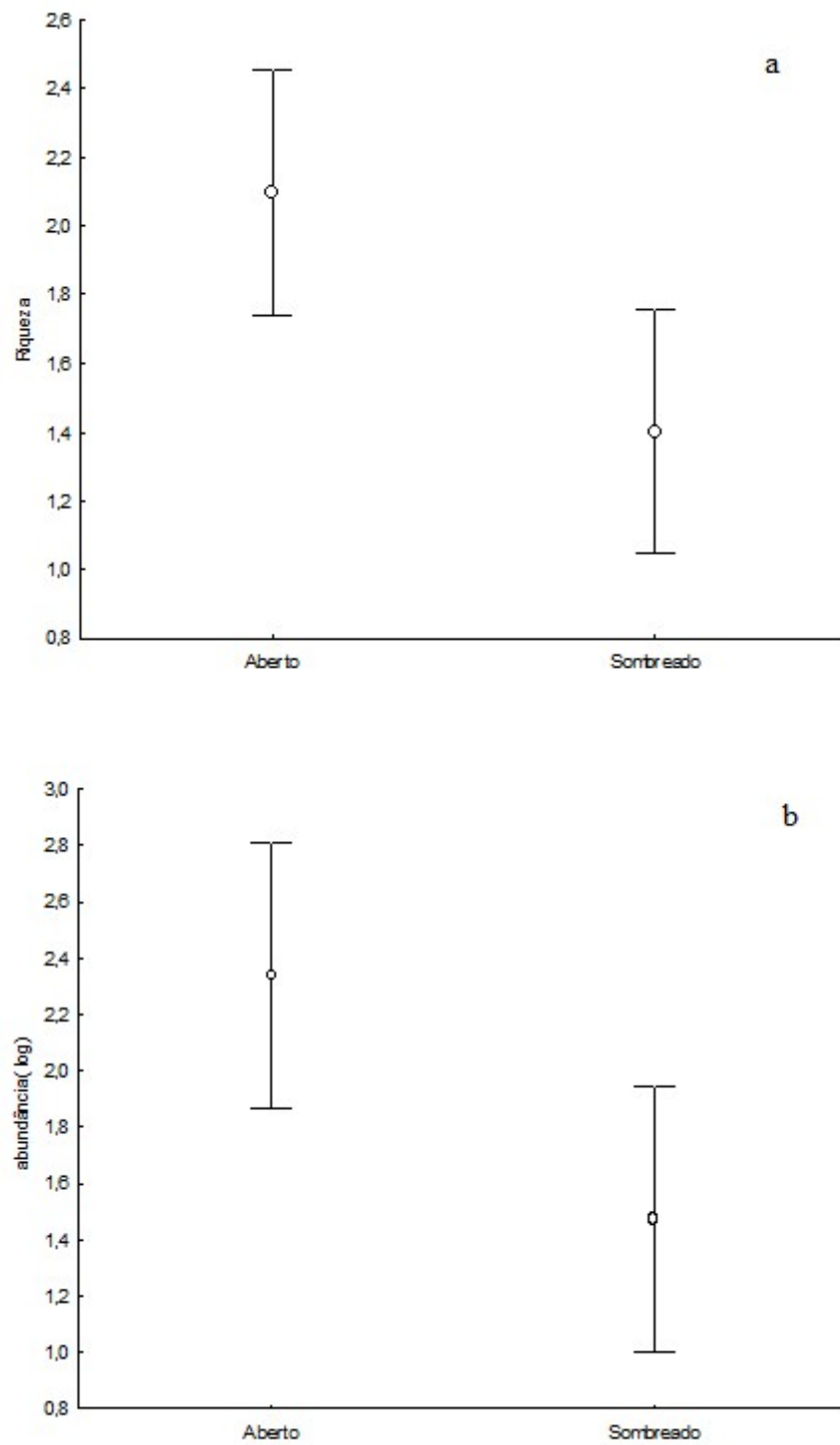


Figura 5. Média e desvio padrão (n=40) da riqueza (a) e abundância (b) de espécies de macroalgas na escala espacial de sombreamento.

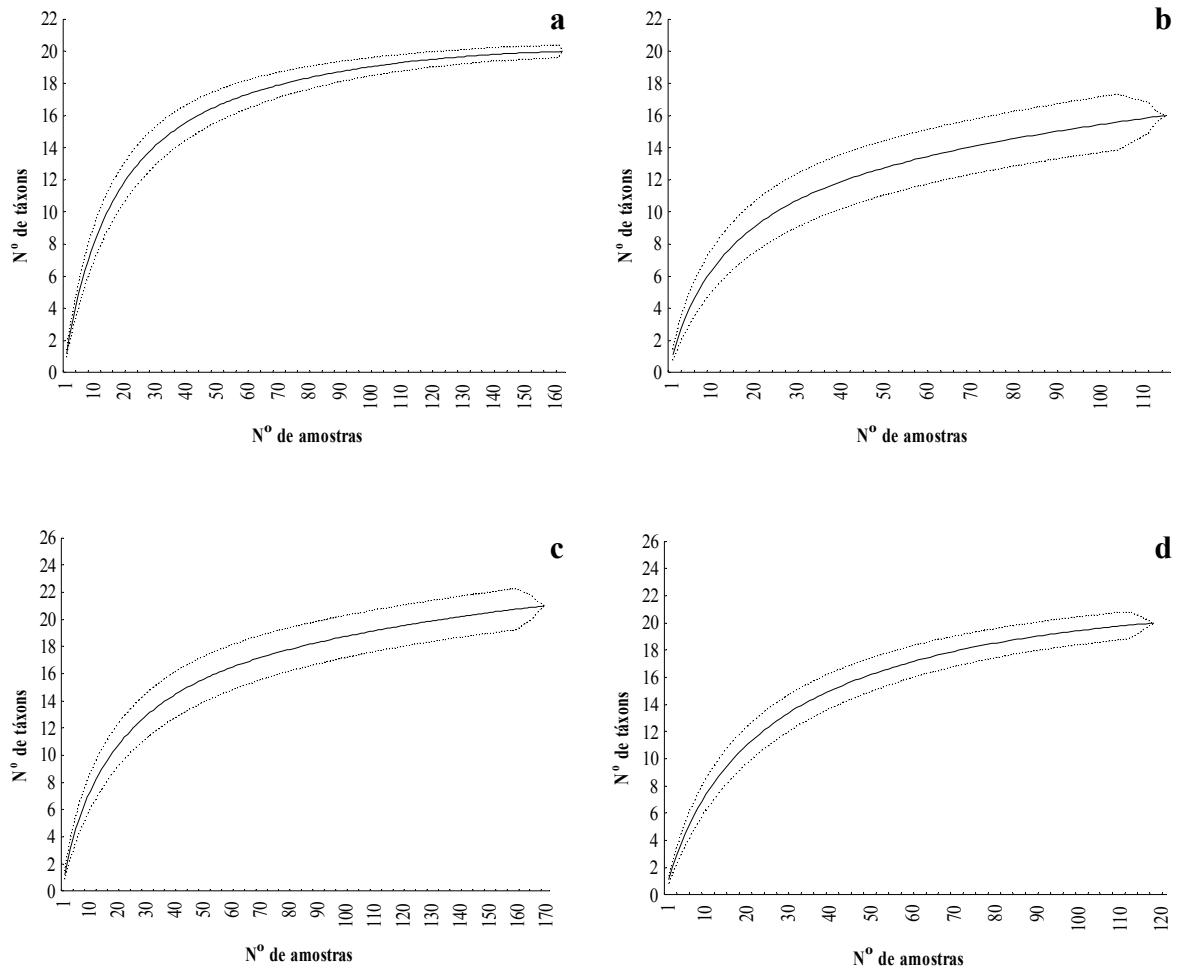


Figura 6. Curvas de rarefação de espécies de macroalgas nas diferentes escalas espaciais avaliadas: a. ambiente aberto; b. ambiente sombreado; c. mesohabitat de corredeira; d. mesohabitat de remanso.

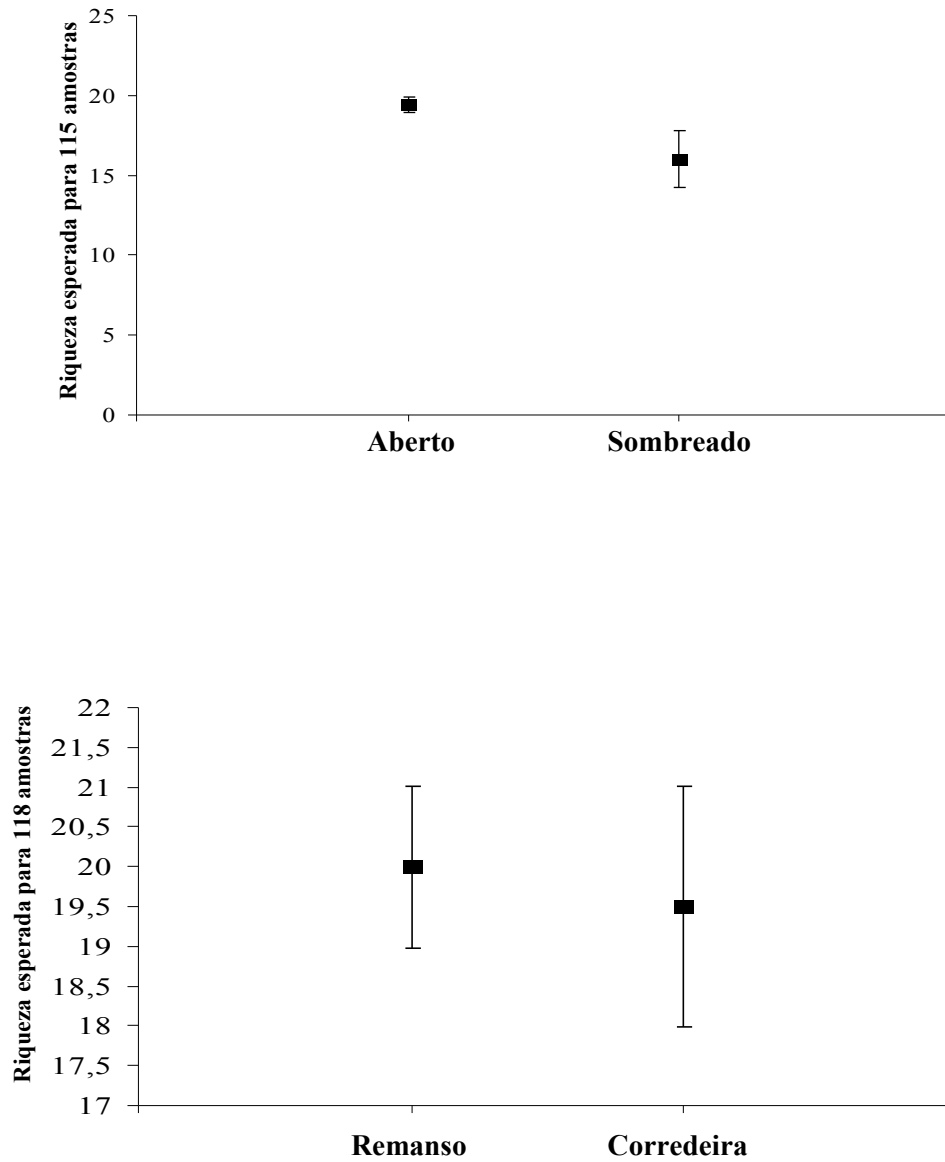


Figura 7. Comparação entre os valores médios e desvio padrão entre as escalas espaciais de sombreamento e mesohabitat obtidos a partir das curvas de rarefação com base na riqueza de espécies obtidas na região de estudo.

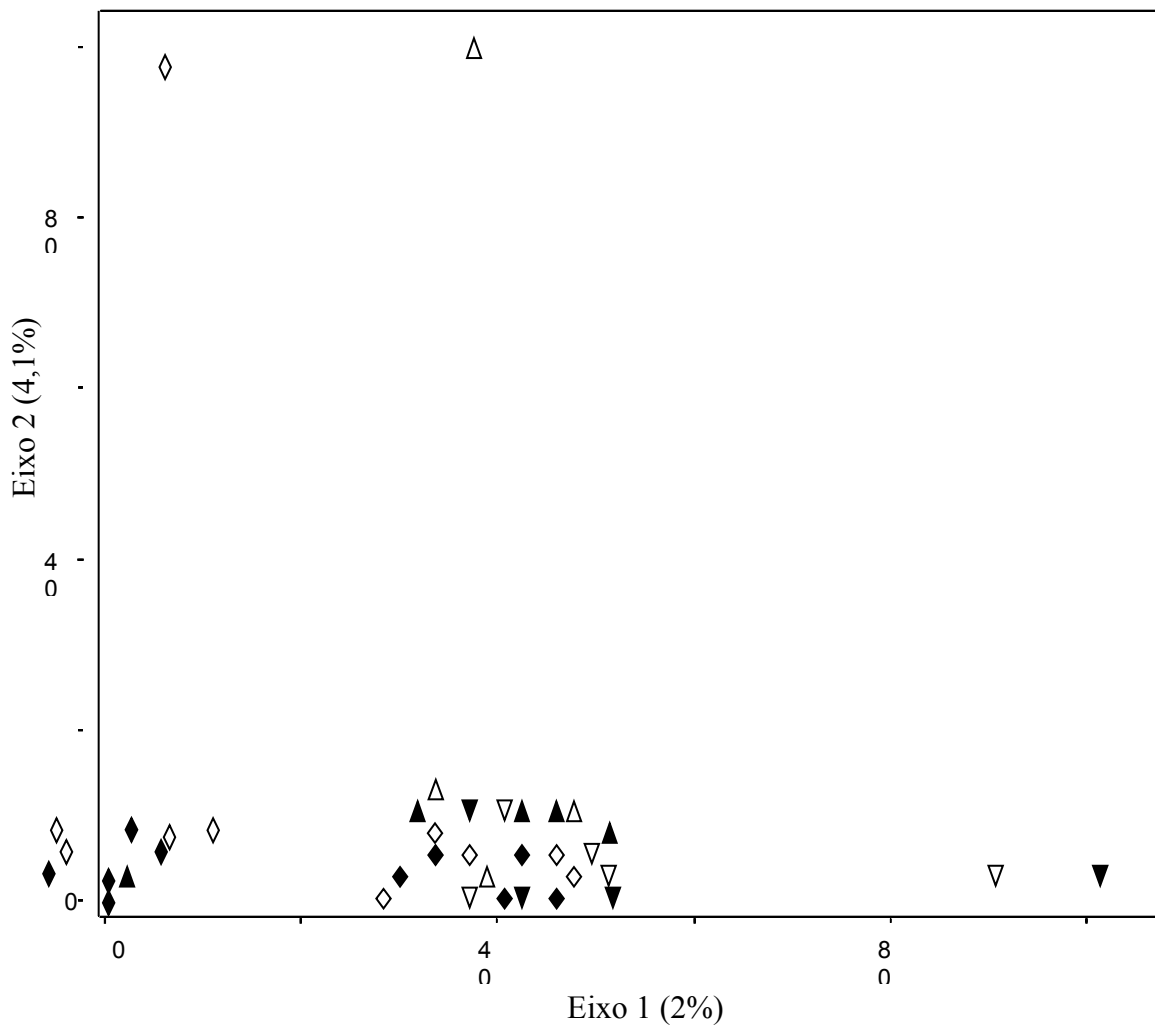


Figura 8. Ordenação dos pontos de amostragem resultante da Análise de Correspondência Destendenciada (DCA; apesar do eixo 1 e 2 serem mostrados, nenhum deles apresentou diferenças com relação a composição da comunidade). Os símbolos referem-se à:  $\Delta$  - RDP, aberto, corredeira;  $\nabla$  - RDP, aberto, remanso;  $\blacktriangle$  - RDP, sombreado, corredeira;  $\blacktriangledown$  - RDP, sombreado, remanso;  $\diamond$  - RM, aberto, corredeira;  $\diamond$  - RM, aberto, remanso;  $\blacklozenge$  - RM, sombreado, corredeira;  $\blacklozenge$  - RM, sombreado, remanso.

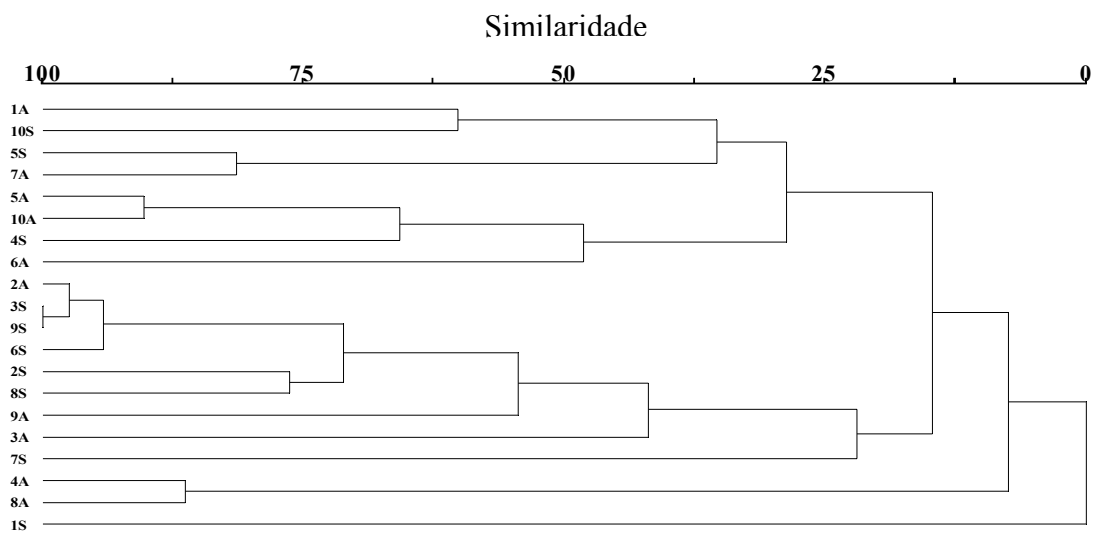
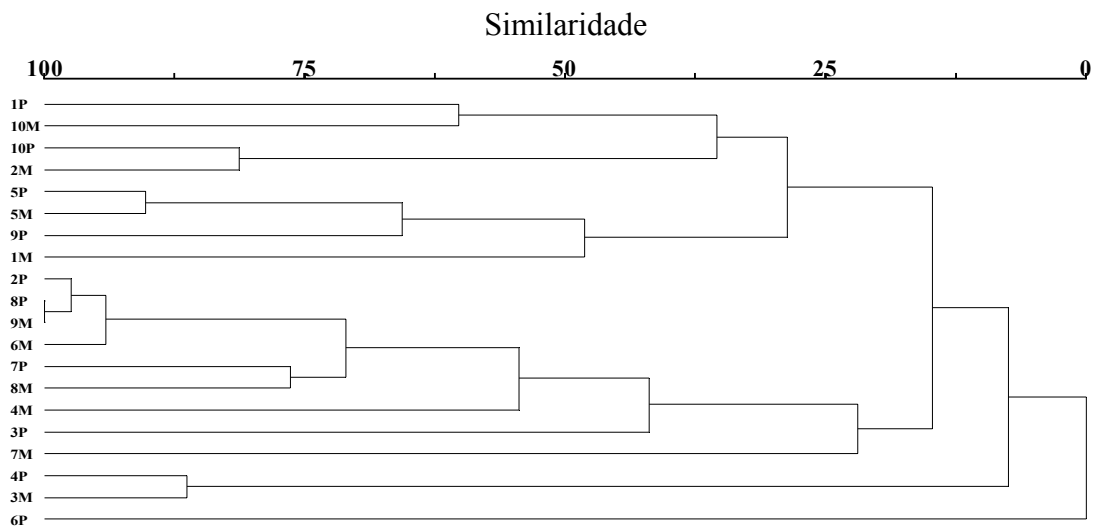


Figura 9. Dendrograma obtido pela representação de similaridade (índice de Jaccard) entre todos os pontos de amostragem, dentro das diferentes escalas espaciais avaliadas: a) Bacia de drenagem (P = Rio das Pedras, M = Rio Marrecas), b) Sombreamento (A = aberto, S = sombreado).

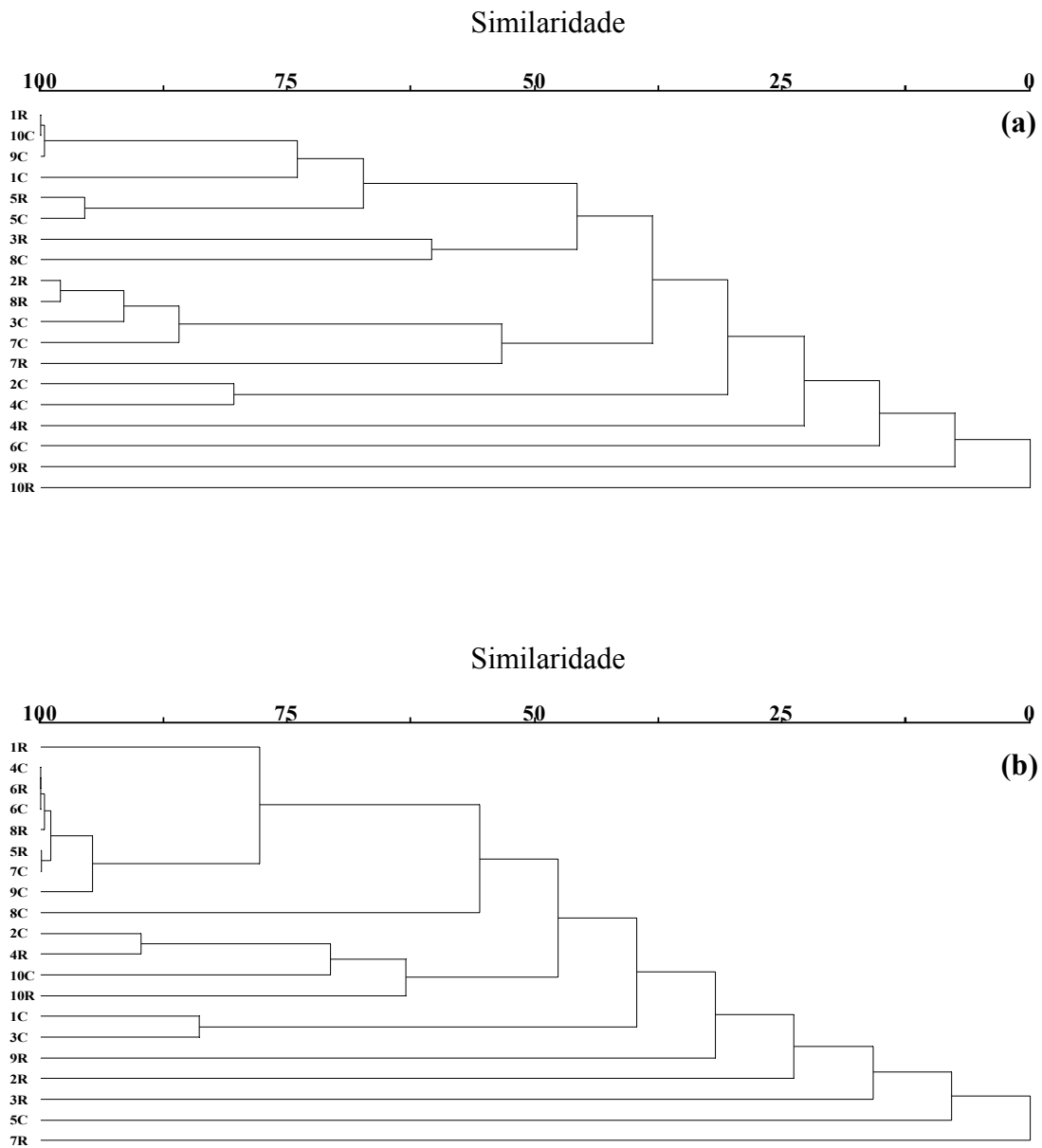


Figura 10. Dendrograma obtido pela representação de similaridade entre todos os pontos de amostragem, dentro dos diferentes mesohabitats: a) Bacia do Rio das Pedras (C = corredeira, R = Remanso); b) Bacia do Rio Marrecas (C = corredeira, R = remanso).

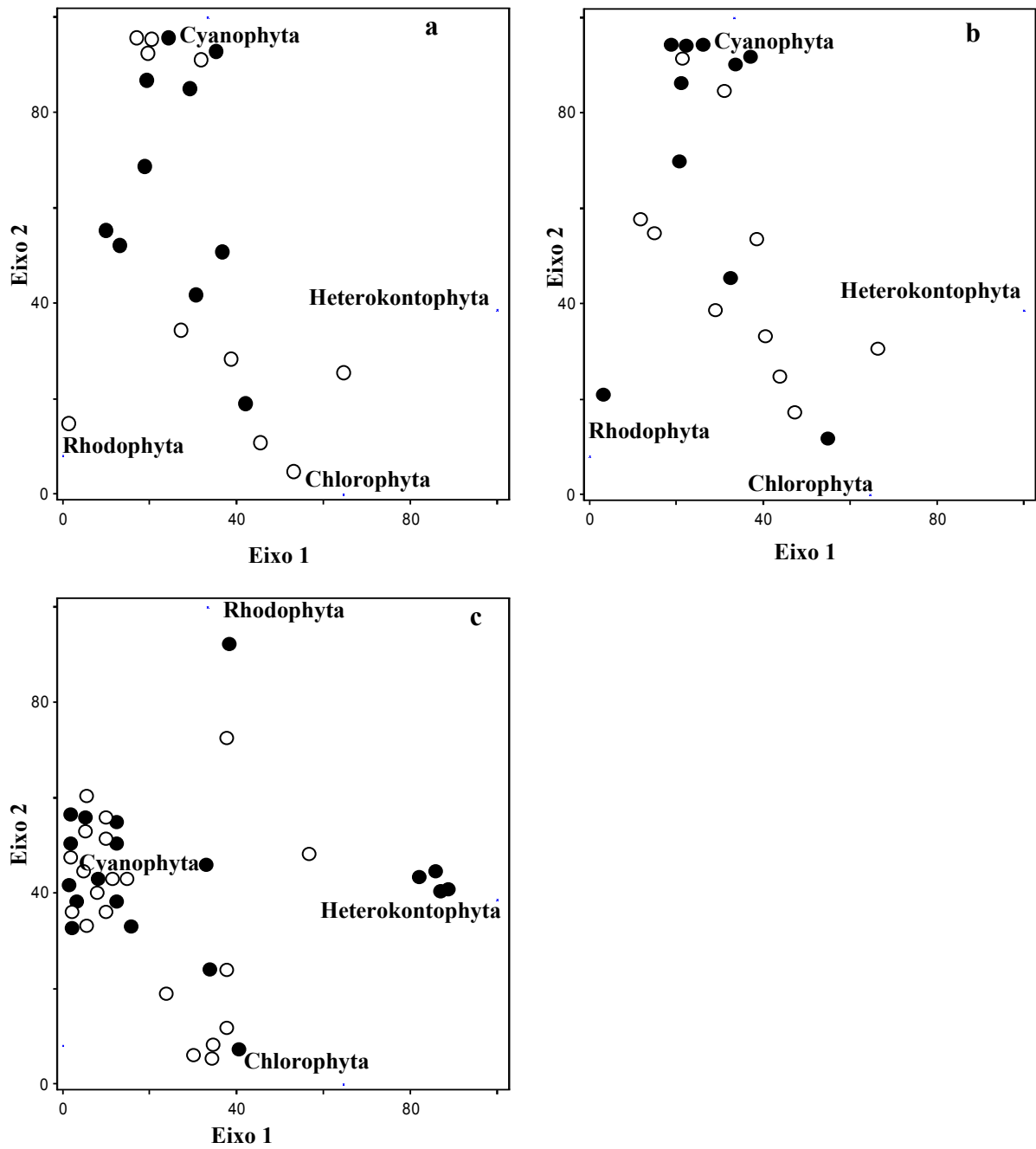


Figura 11. Ordenação dos pontos de amostragem resultante da Análise de Correspondência Destendenciada (DCA; apenas os eixos com maior explicabilidade (eixos 1 e 2) são mostrados) com base na composição das divisões algais encontradas em cada escala espacial avaliada: a. bacia de drenagem (○ = Bacia do Rio Marrecas; ● = Bacia do Rio das Pedras); b. sombreamento (○ = ambiente aberto; ● = ambiente sombreado); c. mesohabitat (○ = mesohabitat de corredeira; ● = mesohabitat de remanso).

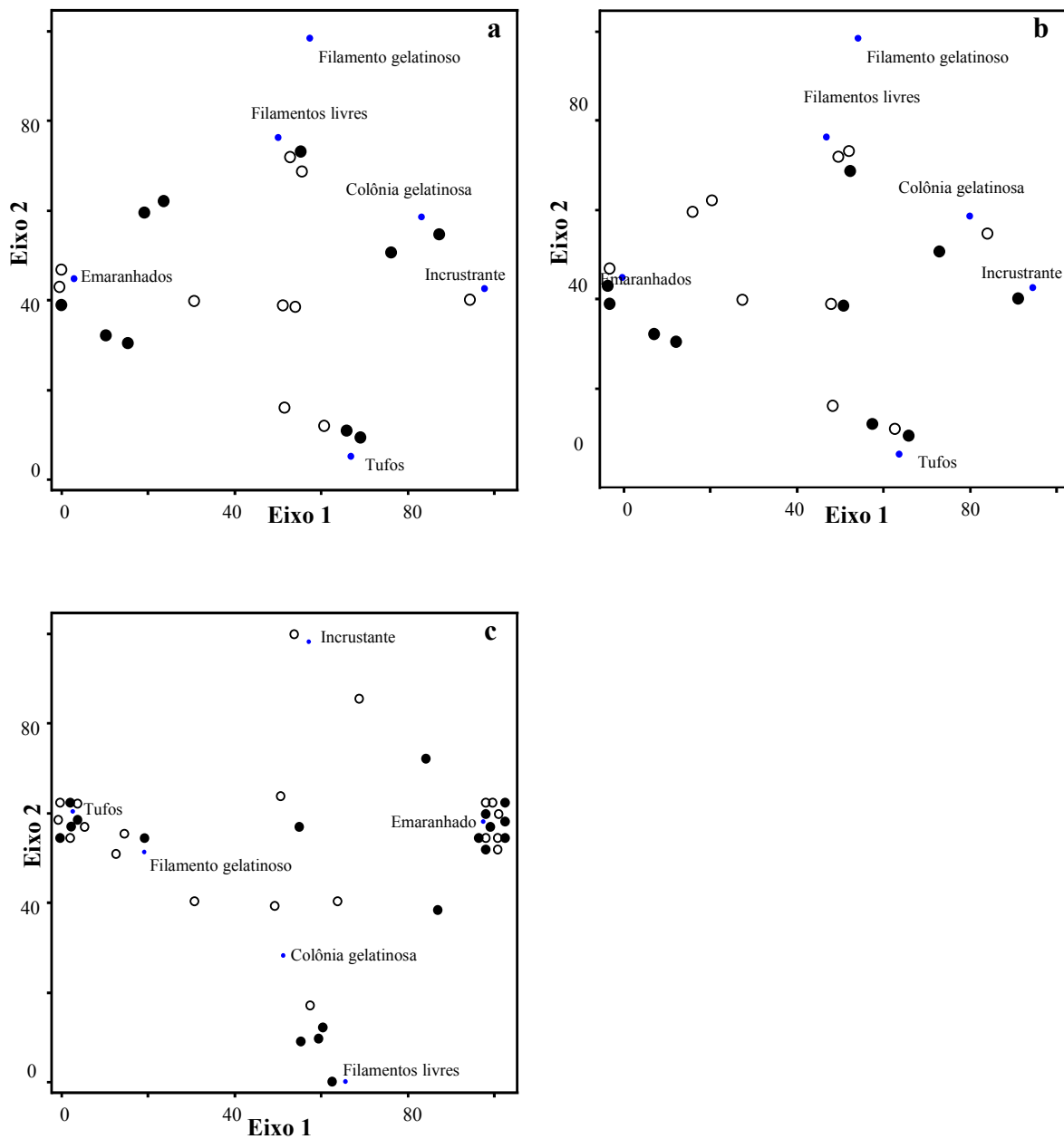


Figura 12. Ordenação dos pontos de amostragem resultante da Análise de Correspondência Destendenciada (DCA; apenas os eixos com maior explicabilidade (eixos 1 e 2) são mostrados) com base na composição dos tipos morfológicos encontrados em cada uma das escalas espaciais avaliadas: a. bacia de drenagem (○ = Bacia do Rio Marrecas; ● = Bacia do Rio das Pedras); b. sombreamento (○ = ambiente aberto; ● = ambiente sombreado); c. Mesohabitat (○ = mesohabitat de corredeira; ● = mesohabitat de remanso).



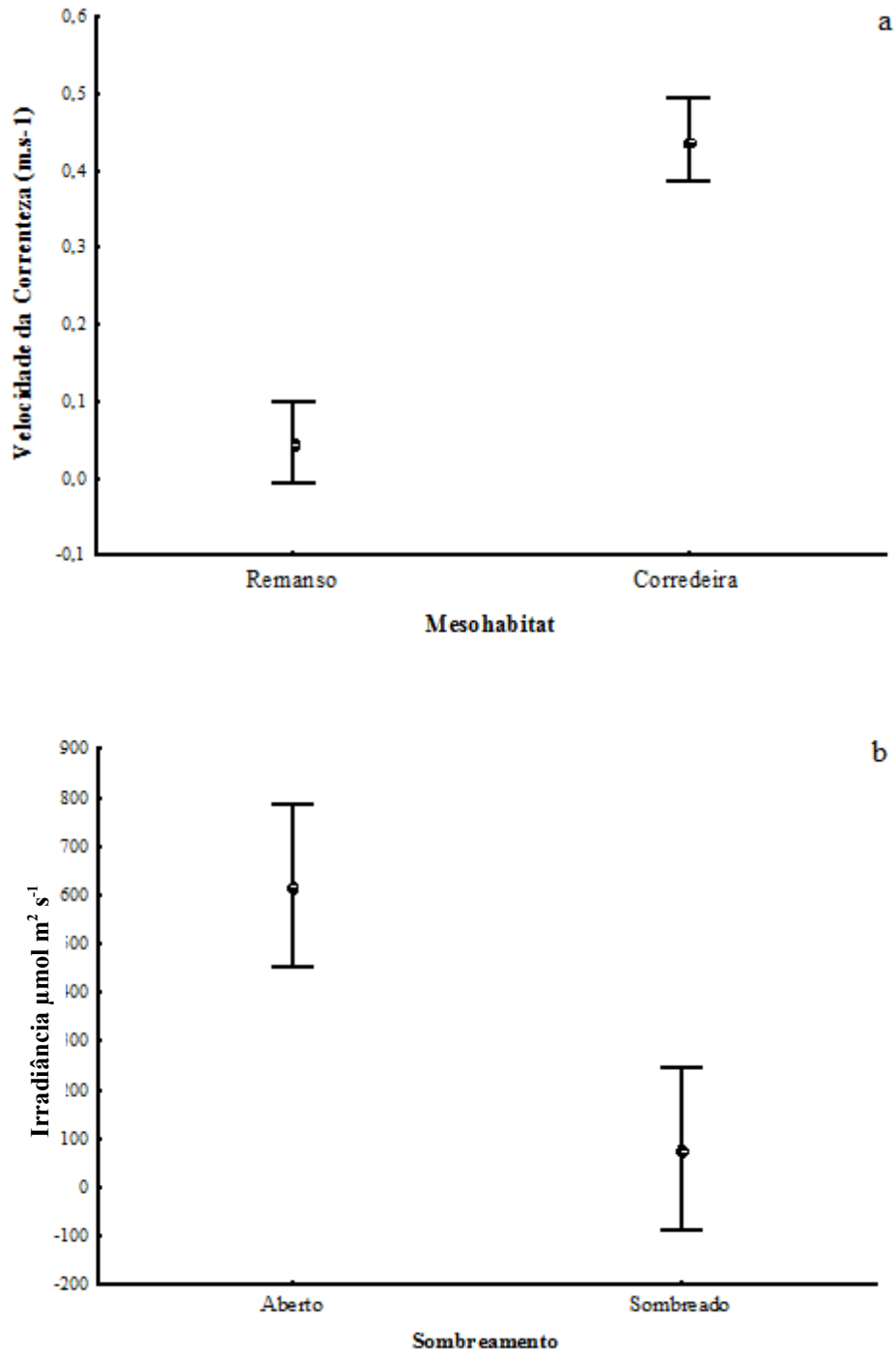


Figura 13. Média e desvio padrão (n=40) de velocidade da correnteza (a) na escala espacial de mesohabitat e irradiância (b) na escala de sombreamento.

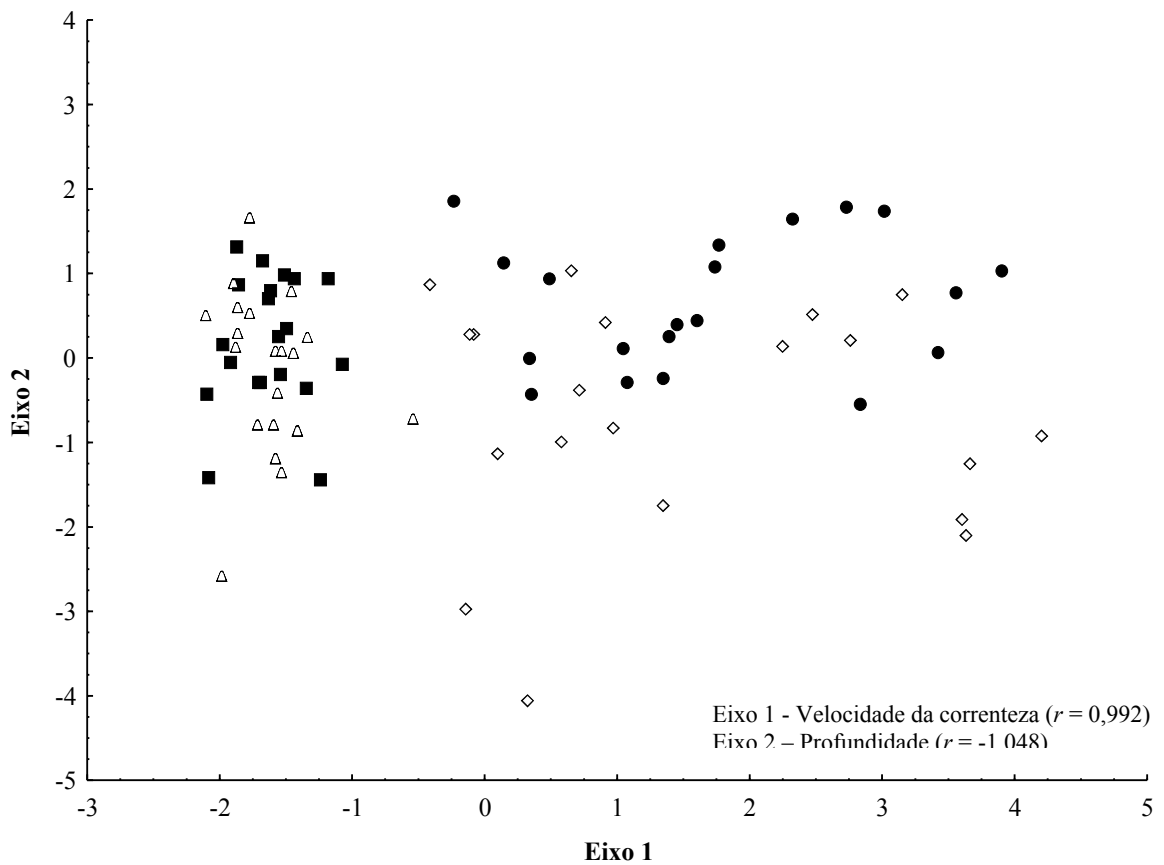


Figura 14. Ordenação dos locais de amostragem resultante da Análise de Variáveis Canônicas (AVC) com base nas variáveis microambientais. ● = Mesohabitat de corredeira com alga; ◇ = Mesohabitat de corredeira sem alga; ■ = Mesohabitat de remanso com alga; △ = Mesohabitat de remanso sem alga.

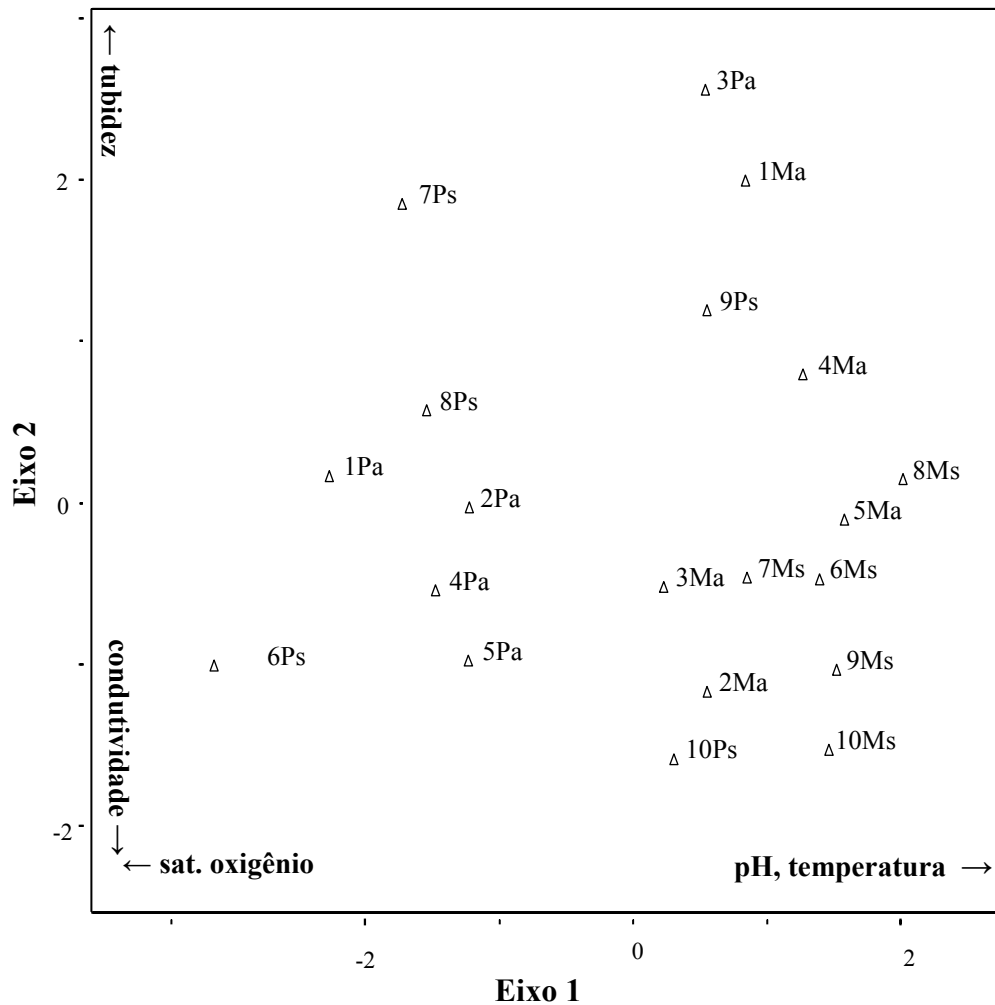


Figura 15. Ordenação dos locais de amostragem resultante da Análise de Componentes Principais (PCA) com base em todas as variáveis físicas e químicas da água. Pa = Rio das Pedras, aberto; Ps = Rio das Pedras, sombreado; Ma = Rio Marrecas, aberto; Ms = Rio Marrecas, sombreado.

**CAPÍTULO II: “ANÁLISE DA VARIAÇÃO TEMPORAL, EM DIFERENTES ESCALAS, SOBRE A DISTRIBUIÇÃO ECOLÓGICA DAS COMUNIDADES DE MACROALGAS DE DUAS BACIAS DE DRENAGEM DA REGIÃO CENTRO-SUL DO ESTADO DO PARANÁ”.**

## INTRODUÇÃO

A distribuição de organismos bentônicos pode estar associada com a heterogeneidade ambiental em uma variedade de escalas (BERGEY, 2006), sendo que algas e macroinvertebrados são freqüentemente influenciados pela heterogeneidade local ou em pequena escala, resultando em uma distribuição agregada em forma de mosaico (WRIGHT & LI, 2002).

Uma característica distintiva de ecossistemas lóticos é o seu alto nível de heterogeneidade espaço-temporal. Esta heterogeneidade é manifestada através da interação de quatro dimensões (longitudinal, vertical, lateral e temporal) (WARD, 1989). A natureza hierárquica da escala de tempo em ecossistemas lóticos justifica a dimensão temporal como uma via integradora das demais dimensões em ecossistemas lóticos (WARD, 1989).

Além da influência da heterogeneidade espacial sobre a riqueza e abundância de organismos aquáticos, habitats de rios e riachos estão também sujeitos a variações temporais, especialmente a regime de distúrbios, que tem em regra, efeito negativo sobre a comunidade (TANIGUCHI & TOKESHI, 2004). As marcantes mudanças temporais provem excelentes oportunidades para avaliar como a complexidade dos habitats influenciam a diversidade de comunidades de ambientes lóticos dentro de condições variáveis (TANIGUCHI & TOKESHI, 2004).

Temporalmente, mudanças em habitats podem ser visualizadas desde dias até milhares de anos. Esta variação pode ser observada em poucos dias para microhabitats individuais e em milhares de anos para uma rede de drenagem (SUBRAMANIAN & SIVARAMAKRISHNAN, 2005).

A abundância algal pode flutuar consideravelmente devido, entre outros fatores, a mudanças sazonais no ambiente físico ou perdas devido a distúrbios. Conseqüentemente, diferenças na cobertura algal podem variar amplamente entre substratos individuais ao longo do tempo, embora o tipo de substrato seja o mesmo ao longo do tempo ecológico decorrido (DOWNES *et al.*, 2000).

Estudos que procuram entender a importância da heterogeneidade de habitats sobre a distribuição de comunidades de organismos aquáticos, levando-se em consideração o fator tempo, são raros, sendo que estes tratam quase que exclusivamente de comunidades de macroinvertebrados aquáticos (p. ex. TANIGUCHI & TOKESHI, 2004; SUBRAMANIAN &

SIVARAMAKRISHNAN, 2005). Com relação às comunidades de macroalgas de ambientes lóticos, trabalhos desta natureza são inexistentes.

Por outro lado, estudos que reportam informações sobre a variação sazonal, de forma geral, têm indicado quais fatores controladores estão mais relacionados a flutuação temporal das comunidades de macroalgas em ambientes lóticos (NECCHI & PASCOALOTO, 1993): temperatura da água (BIGGS, 1990; ENTWISLE, 1990; SHEATH & BURKHOLDER, 1985; SHEATH & HAMBROOK, 1990; WHITTON, 1975), irradiância (STEINMAN & McINTIRE, 1986; STEINMAN *et al.*, 1989; DeNICOLA *et al.*, 1992), velocidade da correnteza (HYNES, 1970; NECCHI *et al.*, 1991; REITER & CARSON, 1986), condutividade específica (BIGGS, 1990; NECCHI *et al.*, 1994, 1995; SHEATH & COLE, 1992), tipo de substrato (BIGGS, 1990; GORDON *et al.*, 1992) e pH (SHEATH & COLE, 1992; SHEATH & BURKHOLDER, 1985). Tais variáveis refletem, basicamente, a qualidade da água e o clima, além de determinar as características globais do habitat. A maioria destes trabalhos indica variáveis de caráter mais regional (p. ex. pH, temperatura da água, condutividade) como sendo as principais responsáveis pela estruturação e variação sazonal da comunidade de macroalgas lóticas.

Considerando-se regiões geográficas amplas, a flutuação sazonal de comunidades de macroalgas tem sido explicada, particularmente, por diferenças no regime climático. Dessa forma, em regiões temperadas, variações na intensidade e qualidade da energia luminosa, associadas, principalmente, às alterações sazonais na vegetação marginal, quando no período de inverno caem às folhas das árvores permitindo uma maior entrada de energia luminosa na superfície da água, são considerados como fatores preponderantes na determinação de padrões de variação sazonal destas comunidades algais (HOLMES & WHITTON, 1981; SHEATH & BURKHOLDER, 1985; SHEATH & HAMBROOK, 1990; STEINMAN & McINTIRE, 1987). Por outro lado, as variáveis associadas à precipitação, particularmente a velocidade da correnteza e a turbidez, têm sido consideradas como as características ambientais mais estreitamente relacionadas com as variações sazonais das comunidades de macroalgas em regiões tropicais (que apresentam, como regra geral, estação seca e chuvosa) (NECCHI *et al.*, 1991; NECCHI & PASCOALOTO, 1993).

Entretanto, alguns estudos têm salientado que a variabilidade temporal são mais influenciadas pelas características próprias de cada riacho dentro de uma bacia de drenagem (BRANCO & NECCHI, 1997; KRUPPEK *et al.*, 2007). Estes autores sugerem que tais

características particulares de cada ambiente lótico responderia de forma específica as alterações sazonais, desenvolvendo assim uma comunidade própria de macroalgas.

Apesar destas suposições e do conhecimento corrente sobre a influência da heterogeneidade do hábitat considerando a escala temporal, não há registros de estudos enfocando tais aspectos com relação a comunidades de macroalgas de ambientes lóticos. Devido à carência de estudos iniciamos o presente trabalho, procurando responder as seguintes questões: 1. a variação sazonal das características do hábitat promovem os mesmos efeitos sobre a diversidade e abundância de espécies de macroalgas do que aqueles relacionados com os efeitos da variação espacial? 2. estes efeitos influenciam distintamente as comunidades de macroalgas em diferentes escalas espaciais (bacia, sombreamento, meso e microambiental)?

## MATERIAL E MÉTODOS

### Caracterização dos Pontos de Amostragem

As amostragens das comunidades de macroalgas e das variáveis ambientais foram realizadas mensalmente durante o período de janeiro a dezembro de 2007 em dois riachos selecionados, um pertencente à Bacia do Rio das Pedras e outro à Bacia do Rio Marrecas (figura 1).

Em cada sistema foram escolhidos dois trechos, um com vegetação marginal (mata ciliar) evidente, sendo o mesmo considerado sombreado e outro sem cobertura marginal, sendo o mesmo designado aberto. Os pontos de amostragem foram selecionados, levando-se em consideração a acessibilidade e aplicabilidade das técnicas de amostragens (presença de massa d'água com profundidade mínima de alguns centímetros e máxima de 1 metro), sendo os mesmos caracterizados como segue:

- i. Rio Guabiroba: localizado na porção mais a jusante da Bacia do Rio das Pedras, entre as coordenadas 25°24'S-51°22'W, é um rio de segunda ordem, com largura média de 3,70 metros. Os dois pontos de coleta, aberto e sombreado, distam 100 metros um do outro.
- ii. Rio Lageadinho: localizado na porção mais a jusante da Bacia do Rio Marrecas, entre as coordenadas 25°11'S-51°21'W, é um rio de terceira ordem, com largura média de 2,20 metros. Os dois pontos de coleta, aberto e sombreado, estão a 200 metros de distância.

Os mesmos procedimentos descritos no Capítulo I em Planejamento Amostral, Análises Ambientais e Análise Taxonômica foram utilizados neste estudo.

### Análise dos Dados

Em cada riacho amostrado e para cada unidade amostral foram obtidas as seguintes variáveis correspondentes à estrutura da comunidade de macroalgas: 1. riqueza de táxons (número de táxons por amostra); 2. abundância de macroalgas (cobertura percentual em cada unidade amostral); 3. índice de diversidade de Shannon-Wiener:  $H' = -\sum (p_i) (\log p_i)$ , onde  $p_i$  = porcentagem de cobertura da espécie no ponto; 4. Índice de Dominância de Simpson:  $C = \frac{1}{\sum (X_i/X_0)^2}$ , onde  $C$  = dominância de Simpson,  $X_j$  = abundância de cada espécie na unidade amostral e  $X_0$  = abundância total de espécies de macroalgas na unidade amostral; 5. Equitabilidade ou Equidade:  $J = H'/H_{\max}'$ , onde  $H'$  = índice de Shannon-Wiener e  $H_{\max}' = H_{\max}' = \log S$ , onde  $S$  = número de espécies amostradas; 6. Índice de Similaridade de Jaccard ( $S_j$ ):



$S_j = a / a + b + c$ , onde  $a$  = número de espécies comuns no ambiente A e B,  $b$  = número de espécies exclusivas no ponto A e  $c$  = número de espécies exclusivas no ponto B.

As seguintes análises estatísticas foram aplicadas ao conjunto de dados obtidos a partir das amostragens: a) Análise de Variância Fatorial (ANOVA – tipo três), para verificar possíveis variações em cada um dos parâmetros bióticos nas diferentes escalas (bacia de drenagem, sombreamento, mesohabitat) ao longo do tempo amostral; b) ANOVA Fatorial (tipo três), para todas as variáveis microambientais (profundidade, velocidade da correnteza, irradiância, riqueza e diversidade do substrato), assim como feito para as variáveis bióticas; c) Teste  $t$  de Student entre as unidades amostrais com presença de algas (“com alga”) e os controles (“sem alga”), para se verificar possíveis diferenças nas características microambientais em cada uma das escalas avaliadas; d) Análise de Correspondência Destendenciada (DCA) para verificar diferenças entre as escalas investigadas com relação a composição da comunidade de macroalgas, sendo posteriormente, os eixos de maior influência utilizados como variáveis para se verificar estatisticamente, através do Teste  $t$  de Student, diferenças nas escalas espaciais; e) Análise de Regressão Linear Múltipla, para avaliar a influência de todas as variáveis microambientais independentes sobre todos os parâmetros bióticos dependentes; f) Análise de Correspondência Canônica (CCA), com objetivo de encontrar possíveis influências das variáveis regionais (ou globais) na distribuição das comunidades de macroalgas.

## RESULTADOS

Um total de 16 táxons (13 espécies e 3 grupos vegetativos) foram registrados nos riachos das duas bacias de drenagem estudados durante o período de janeiro a dezembro de 2007 (Tabelas 1 e 2). Cyanobacteria foi a divisão mais bem representada com 6 táxons (38% do total), seguido de Chlorophyta com 5 táxons (31%), Rhodophyta com 3 táxons (19%) e Heterokontophyta com 2 táxon (12%).

Nos dois segmentos amostrados (aberto e sombreado) no rio Guabiroba foram encontrados o total de 13 táxons (Tabela 1). Destes, 8 (61,5% do total) foram exclusivos deste riacho e 5 (38,5%) foram comuns as duas bacias de drenagem. O total de 3 táxons (23%) foram exclusivamente encontrados no segmento aberto deste riacho, enquanto que apenas 2 táxons (15,5%) forma exclusivos ao segmento sombreado. Oito táxons (61,5%) foram comuns aos dois segmentos analisados (Tabela 1).

Quanto ao tipo de mesohabitat utilizado, 4 táxons (30,5%) foram de ocorrência restrita ao mesohabitat de remanso, enquanto que 1 táxon (8%) foi encontrado exclusivamente no mesohabitat de corredeira. Oito táxons (61,5%) foram comuns aos dois mesohabitats (Tabela 1). De modo geral, as espécies encontradas não apresentaram uma variação sazonal evidente, ocorrendo, na grande maioria dos casos, esparsamente ao longo do período amostral (Tabela 1). Algumas espécies mostraram apenas uma tendência a ocorrerem durante uma estação climática determinada (p.ex. *Vaucheria geminata* no período de primavera e *Batrachospermum puiggarianum* no período de inverno e primavera) (Tabela 1).

Com relação à abundância, o segmento aberto do rio Guabiroba apresentou valores entre 4,7 e 50,3% ( $X=12,61\pm 8,8\%$ ). Os valores mais elevados foram observados durante o período de fevereiro a julho (exceção feita ao mês de novembro). Para cada mesohabitat, foram obtidos os seguintes valores: remanso (entre 0,1 a 12,4%;  $X=3,60\pm 3,86\%$ ), corredeira (entre 4,6 a 45,8%;  $X=21,6\pm 13,7\%$ ). Para corredeira, a variação sazonal foi similar ao observado para o ambiente aberto, enquanto que para o remanso não foi verificado padrão, com valores baixos e oscilantes durante todo o período. No segmento sombreado deste rio os valores de abundância variaram entre 2,5 e 38,8% ( $X=6,4\pm 8,1\%$ ). Os valores mais elevados foram observados entre os meses de fevereiro a abril, enquanto que no restante do período foram obtidos valores bastante baixos. Para cada um dos mesohabitats foram verificados os seguintes valores: remanso (entre 0,1 e 25,2%;  $X=5,1\pm 7,8\%$ ), corredeira (entre 1,4 e 27,1%;

$X=7,7\pm 8,4\%$ ). O mesmo padrão observado para o ambiente sombreado como um todo também foi verificado para ambos os mesohabitats.

Nos segmentos amostrados (aberto e sombreado) no rio Lageadinho foram encontrados um total de 8 táxons (Tabela 2). Destes, apenas 3 (37,5% do total) foram exclusivos deste riacho e 5 (62,5%) foram comuns com o riacho da outra bacia de drenagem estudada. Apenas 1 táxon (12,5%) foi exclusivamente encontrado no segmento aberto do riacho, enquanto que no segmento sombreado foram registrados 2 táxons (25%) exclusivos. 5 táxons (62,5%) foram comuns aos dois segmentos analisados (Tabela 2).

Quanto ao tipo de mesohabitat utilizado, 3 táxons (37,5%) foram de ocorrência restrita ao mesohabitat de remanso, enquanto que apenas 1 táxon (12,5%) foi encontrado exclusivamente no mesohabitat de corredeira. Quatro táxons (50%) foram comuns aos dois mesohabitats (Tabela 2). Nenhuma das espécies registradas no rio Lageadinho apresentou qualquer tipo de padrão sazonal ao longo do período amostral. A grande maioria das espécies apresentou uma ocorrência restrita, aparecendo poucas vezes ao longo do ano (Tabela 2).

A abundância apresentou ampla variação no segmento aberto do rio Lageadinho (entre 3,7 e 41,1%,  $X=9,35\pm 9,20\%$ ), sendo os valores mais altos mensurados no período de janeiro a junho. Com relação aos mesohabitats, o mesmo padrão de variação sazonal foi observado tanto para remanso (0 a 7,4%;  $X=3,4\pm 2,5\%$ ) quanto para corredeira (3 a 34,4%;  $17,2 \pm 0,1$ ). No segmento sombreado, a abundância variou entre 15,4 e 45,1% ( $X=16,5 \pm 4,8\%$ ). Os valores oscilaram ao longo de todo o período sazonal. Para os microhabitats o mesmo padrão foi observado, entretanto com valores bastante distintos: remanso (entre 0 e 6,5%;  $X=1,8\pm 0,03\%$ ) e corredeira (entre 14,4 e 44,1%;  $X=31,3\pm 9,6$ ).

**Tabela 1.** Espécies de macroalgas encontradas nos mesohabitats (remanso e corredeira) dos trechos (aberto e sombreado) do Rio Guabiroba durante o período de janeiro a dezembro de 2007.

Espécie	Aberto		Sombreado	
	remanso	corredeira	remanso	corredeira
<b>Cyanobacteria</b>				
<i>Geitlerinema splendidum</i> (Gomont)				Fe-Mr
Anagnostidis				

Tabela 1. continuação.

Espécie	Aberto		Sombreado	
	remanso	corredeira	remanso	corredeira
<i>Microcoleus subtorulosus</i> Gomont			Ja-Ma-Ag	Ma-Jl-Ag- Se
<i>Phormidium aerugineo-caeruleum</i> (Gomont) Anagnostidis et Komárek	Fe-Mr-Jl	Ma	Mr	Ou
<i>Phormidium retzii</i> Gomont	Fe-Ab	Ab	Ab-Jl	Ja
<i>Phormidium schroederi</i> (Borge) Anagnostidis & Komárek	Ju		Ju	
<i>Tolypothrix distorta</i> var. <i>penicillata</i> (Thuret) Lemmermann	Ma	Ja-Fe-Mr- Ab-Ma-Ju- Jl-Ag-Se- Ou-De		Ja-Fe-Mr- Ab-Jl-De
<b>Chlorophyta</b>				
<i>Mougeotia</i> sp.	Ag			Ab
<i>Stigeoclonium helveticum</i> Vischer	Fe-Ab-Ju- Jl-Ag-Se- No	Fe-Mr-Ab- Ju-Jl-Ag- Se-No	Jl-No	Ab-Ju-No
<i>Tetraspora lubrica</i> (Roth) C. Agardh		Ou	Se	Ou
<i>Tetraspora gelatinosa</i> (Vaucher) Desvaux	De			
<b>Heterokontophyta</b>				
<i>Vaucheria geminata</i>	Ag-Se-Ou			
<b>Rhodophyta</b>				
<i>Batrachospermum puiggarianum</i> Grunow in Wittrock et Nordstedt		Ju-Jl-Ag- Se-Ou-No		
<i>Kumanoa abili</i>	Se-Ou-No	Fe-Mr-Ab- Ma	Mr-Ou- No-De	Mr-Ab- Ma-Jl-Ou- No-De

**Tabela 2.** Espécies de macroalgas encontradas nos mesohabitats (remanso e corredeira) dos trechos (aberto e sombreado) do rio Lageadinho durante o período de janeiro a dezembro de 2007.

Espécies	Aberto		Sombreado	
	remanso	corredeira	remanso	corredeira
<b>Cyanobacteria</b>				
<i>Microcoleus subtorulosus</i> Gomont				Ju
<i>Phormidium aerugineo-caeruleum</i> (Gomont) Anagnostidis et Komárek	Ju-Ag			Já
<i>Phormidium retzii</i> Gomont	Ma			Ab
<i>Tolypothrix distorta</i> var. <i>penicillata</i> (Thuret) Lemmermann	Ja-Fe-Mr- Ab-No-De	Ja-Fe-Mr- Ab-Ma-Ju- Jl-Ag-Se- Ou-No	Ja	Ja-Fe-Mr- Ma-No
<b>Chlorophyta</b>				
<i>Ecbalocystis pulvinata</i> Bohlin var. <i>pulvinata</i>	Fe-Se	Mr-Ab-Ju- Ag-Se-Ou- De		Fe-Mr-Ab- Ma-Ju-Jl- Ag-Se-Ou- No-De
<i>Mougeotia</i> sp.	Ou		Ou-No	
<i>Spirogyra</i> sp.	Fe			
<b>Rhodophyta</b>				
<i>Batrachospermum helminthosum</i> Bory			Fe-Mr-Ab- Ma-Ju-Ag- Se-De	

Os valores de Similaridade calculados para cada uma das escalas avaliadas foram, de modo geral, muito baixos durante todo o período amostral (Tabela 3). Entre as duas bacias de drenagem o coeficiente de similaridade não ultrapassou 0,28 (Tabela 3). Para as demais escalas, foram observados os maiores valores de similaridade entre os ambientes aberto e sombreado, tanto para a Bacia do Rio das Pedras quanto para a Bacia do Rio Marrecas (Tabela 3). Entre os mesohabitats, a diferença foi marcante para ambas as bacias de drenagem

(Tabela 3), principalmente nos ambientes sombreados, e em especial no segmento sombreado da Bacia do Rio Marrecas, onde apenas para o mês de janeiro ocorreu 50 % de similaridade e nos demais meses não houve qualquer similaridade entre remanso e corredeira (Tabela 3).

**Tabela 3.** Valores mensais do coeficiente de Similaridade de Jaccard (Sj) para cada uma das escalas espaciais avaliadas durante o período de estudos.

A = ambiente aberto; S = ambiente sombreado; R = remanso; C = corredeira

Mês	Bacias de drenagem	Rio das Pedras			Rio Marrecas		
		A X S	R X C (A)	R X C (S)	A X S	R X C (A)	R X C (S)
<b>Jan</b>	0,25	0,33	0	0	0,50	1	0,50
<b>Fev</b>	0,14	0,16	0,20	0	0,50	0,33	0
<b>Mar</b>	0,14	0,60	0	0,25	0,66	0,50	0
<b>Abr</b>	0,28	0,80	0,50	0	0,25	0,50	0
<b>Mai</b>	0,14	0,25	0,25	0,33	0,25	0	0
<b>Jun</b>	0,12	0,75	0,25	0	0,20	0	0
<b>Jul</b>	0,12	0,14	0,25	0	0	0	0
<b>Ago</b>	0,10	0	0,20	1	0,25	0	0
<b>Set</b>	0,11	0	0,20	0	0,33	0,50	0
<b>Out</b>	0,12	0,33	0	0,33	0,66	0	0
<b>Nov</b>	0	0,66	0,33	1	0,33	1	0
<b>Dez</b>	0,20	0,33	0	0,50	0,33	0	0

Cada uma das variáveis relacionadas à estrutura da comunidade de macroalgas apresentou um tipo de variação particular ao longo do período sazonal estudado (Tabela 4). De modo geral mostraram uma pequena variação em seus valores nominais nas diferentes escalas espaciais estudadas. Exceção foi abundância, que apresentou ampla variação entre as escalas examinadas.

**Tabela 4.** Valores médios e desvio padrão para todas as variáveis bióticas medidas nas diferentes escalas espaciais avaliadas ao longo do período amostral.

Escala		riqueza	abundância	H'	C	J	
Bacia	Geral	1,61±0,85	10,9±13,5	0,08±0,12	0,84±0,24	0,21±0,33	
	RDP	1,95±0,94	9,51±11,4	0,12±0,14	0,78±0,24	0,31±0,37	
	RM	1,27±0,57	12,3±15,4	0,03±0,08	0,90±0,23	0,11±0,26	
Aberto	Geral	1,77±0,95	10,9±13,7	0,10±0,14	0,78±0,27	0,27±0,35	
	RDP	2,25±0,98	12,6±13,4	0,16±0,16	0,68±0,27	0,40±0,39	
	RM	1,29±0,62	9,35±14,0	0,04±0,08	0,88±0,23	0,14±0,27	
Som- breado	Geral	1,45±0,71	10,8±13,5	0,05±0,10	0,89±0,20	0,16±0,30	
	RDP	1,66±0,81	6,41±8,09	0,08±0,11	0,87±0,17	0,23±0,33	
	RM	1,25±0,53	15,2±16,4	0,02±0,07	0,91±0,23	0,08±0,25	
Re- manso	Bacias	Geral	1,29±0,74	2,67±4,73	0,05±0,11	0,84±0,28	0,16±0,31
		Aberto	1,45±0,88	2,51±3,20	0,09±0,13	0,77±0,31	0,25±0,37
		sombreado	1,12±0,53	2,84±5,95	0,02±0,07	0,92±0,22	0,07±0,23
	RDP	Geral	1,50±0,82	4,37±6,11	0,10±0,13	0,79±0,26	0,30±0,39
		Aberto	1,83±0,93	3,60±3,86	0,16±0,14	0,66±0,30	0,45±0,41
		sombreado	1,33±0,65	5,13±7,87	0,04±0,09	0,93±0,13	0,15±0,31
	RM	Geral	1,0±0,51	0,98±1,55	0,01±0,04	0,90±0,28	0,02±0,10
		Aberto	1,08±0,66	1,42±1,99	0,02±0,06	0,88±0,30	0,04±0,14
		sombreado	0,91±0,28	0,55±0,88	0,0±0,0	0,91±0,28	0,0±0,0
Corre- deira	Bacias	Geral	1,93±0,83	19,1±14,5	0,10±0,13	0,83±0,21	0,27±0,34
		Aberto	2,08±0,92	19,4±14,9	0,12±0,14	0,79±0,23	0,29±0,35
		sombreado	1,79±0,72	18,8±14,4	0,09±0,12	0,86±0,19	0,24±0,34
	RDP	Geral	2,33±0,91	14,6±13,2	0,14±0,15	0,76±0,23	0,33±0,35
		Aberto	2,66±0,88	21,6±13,7	0,16±0,17	0,70±0,25	0,35±0,37
		sombreado	2,0±0,85	7,69±8,45	0,12±0,12	0,82±0,20	0,31±0,34
	RM	Geral	1,54±0,50	23,6±14,6	0,06±0,10	0,90±0,17	0,20±0,33
		Aberto	1,50±0,52	17,2±16,4	0,07±0,10	0,88±0,17	0,24±0,33
		sombreado	1,58±0,51	30,0±9,62	0,05±0,10	0,91±0,17	0,17±0,34

Dentro das escalas espaciais avaliadas, todas as variáveis bióticas analisadas apresentaram diferentes tipos de variação temporal (Tabela 5 e Figura 2). Riqueza de espécies e índice de diversidade variaram significativamente em todas as escalas (Tabela 5 e Figura 2). Em contraste, abundância de espécies e equidade mostraram variação significativa apenas para escalas de mesohabitat e bacia de drenagem respectivamente (Tabela 5 e Figura 2). Dominância apresentou variação sazonal significativa para bacia de drenagem e sombreamento (Tabela 5 e Figura 2).

**Tabela 5.** Resumo da ANOVA mostrando as diferenças temporais na estrutura das comunidades de macroalgas nas diferentes escalas espaciais avaliadas.

<b>Escala espacial</b>	<b>F</b>	<b>p</b>
<b>Riqueza de espécies</b>		
Bacia de drenagem	23,35	<b>0,000</b>
Aberto/Sombreado	4,82	<b>0,030</b>
Remanso/Corredeira	20,60	<b>0,000</b>
<b>Abundância</b>		
Bacia de drenagem	2,13	0,147
Aberto/Sombreado	0,005	0,942
Remanso/Corredeira	73,97	<b>0,000</b>
<b>H'</b>		
Bacia de drenagem	14,80	<b>0,000</b>
Aberto/Sombreado	4,27	<b>0,041</b>
Remanso/Corredeira	4,13	<b>0,045</b>
<b>Dominância (C)</b>		
Bacia de drenagem	6,09	<b>0,015</b>
Aberto/Sombreado	5,35	<b>0,023</b>
Remanso/Corredeira	0,11	0,731
<b>Equidade (J)</b>		
Bacia de drenagem	10,05	<b>0,002</b>
Aberto/Sombreado	3,10	0,081
Remanso/Corredeira	2,81	0,096

De modo contrário ao que ocorreu com as variáveis bióticas, as variáveis ambientais apresentaram baixa variação temporal ao longo das escalas avaliadas (Tabela 6). Apenas velocidade da correnteza apresentou diferença significativa na escala de mesohabitat e irradiância nas escalas de sombreamento e mesohabitat (Tabela 6). Da mesma forma, houve pouca diferença significativa entre as unidades amostrais “com alga” e “sem alga” para todas as variáveis microambientais avaliadas. As únicas diferenças significativas foram encontradas em mesohabitat de corredeira para as variáveis profundidade ( $t = -4,758$ ;  $p < 0,001$ ), riqueza de substrato ( $t = -3,822$ ;  $p < 0,001$ ) e H' do substrato ( $t = -2,028$ ;  $p < 0,05$ ).



**Tabela 6.** Resumo da ANOVA mostrando as diferenças temporais nas variáveis microambientais nas diferentes escalas espaciais avaliadas.

<b>Escala espacial</b>	<b>F</b>	<b>p</b>
<b>Velocidade da correnteza</b>		
Bacia de drenagem	0,997	0,413
Aberto/Sombreado	5,760	0,999
Remanso/Corredeira	279,69	<b>0,000</b>
<b>Profundidade</b>		
Bacia de drenagem	0,217	0,642
Aberto/Sombreado	0,075	0,784
Remanso/Corredeira	0,479	0,490
<b>Irradiância</b>		
Bacia de drenagem	0,0704	0,791
Aberto/Sombreado	85,901	<b>0,000</b>
Remanso/Corredeira	11,964	<b>0,000</b>
<b>Riqueza do Substrato</b>		
Bacia de drenagem	1,583	0,211
Aberto/Sombreado	0,001	0,973
Remanso/Corredeira	2,537	0,114
<b>H' do substrato</b>		
Bacia de drenagem	1,922	0,169
Aberto/Sombreado	0,0001	0,991
Remanso/Corredeira	2,1071	0,150

A Análise de Correspondência Destendenciada (DCA) revelou algumas diferenças na composição das comunidades de macroalgas ao longo do tempo em algumas das escalas espaciais avaliadas (Figuras 3-5; Tabela 7). Considerando todas as datas de amostragem para os riachos das duas bacias de drenagem, foram constatadas, através do Teste *t*, diferenças significativas na composição das comunidades de macroalgas para os eixos 1 e 2 nas escalas de bacia de drenagem e sombreamento respectivamente (Figura 3 e Tabela 7). No eixo 1, a diferença entre a Bacia do Rio das Pedras e do Rio Marrecas foi marcante, com relativamente alta porcentagem de explicabilidade (Figura 3 e Tabela 7), entretanto para o eixo 2, correspondente à escala de sombreamento, a diferença revelada pelo Teste *t* bem como a porcentagem explicada na DCA foram pouco expressivas (Figura 3 e Tabela 7). Com relação às bacias de drenagem em separado, ambas apresentaram variação significativa apenas para o eixo 2 da DCA e apenas para a escala de sombreamento (Figura 5). Apesar da expressiva diferença, a porcentagem de explicabilidade da ordenação obtida foi muito baixa (18,7%). Em

adição, para a escala de mesohabitat, não foram constatadas diferenças com relação a composição da comunidade de macroalgas nas bacias de drenagem avaliadas (Figura 4 e 5).

**Tabela 7.** Resumo do teste *t* de Student para os eixos avaliados entre as escalas espaciais estudadas durante o período sazonal e porcentagem de explicação para cada um dos respectivos eixos representados na DCA da figura 3.

<b>Escala</b>	<b>Eixo 1</b>	<b>Eixo 2</b>	<b>Eixo 3</b>
Bacia de drenagem (RDP x RM)	$t = 7,439$ ; $p = \mathbf{0,000}$	$t = -1,356$ ; $p = 0,181$	$t = -0,918$ ; $p = 0,363$
Sombreamento (aberto x sombreado)	$t = 0,184$ ; $p = 0,854$	$t = -2,060$ ; $p = \mathbf{0,045}$	$t = -1,006$ ; $p = 0,319$
% de explicação	51,6	6,20	3,50

A Análise de Regressão Linear Múltipla revelou inúmeras influências das variáveis microambientais, nas diferentes escalas, sobre todas as variáveis bióticas avaliadas durante o estudo sazonal (Tabela 8). Riqueza esteve significativamente relacionada com as variáveis abióticas em todas as escalas e abundância não apresentou relação significativa apenas para a escala de mesohabitat de remanso (Tabela 8). Índice de diversidade e Dominância apresentaram algumas relações significativas em diferentes escalas e Equidade mostrou estar relacionada com as variáveis microambientais apenas na escala de mesohabitat de remanso (Tabela 8).

**Tabela 8.** Resumo da Análise de Regressão Múltipla mostrando a influência de todas as variáveis microambientais medidas sobre cada variável da estrutura da comunidade nas diferentes escalas espaciais durante todo o período sazonal.

Variável	R <sup>2</sup>	F	p	Variáveis mais influentes
<b>Riqueza</b>				
Bacia de drenagem	29,4	7,50	<b>0,000</b>	H' do substrato: 17,2 Profundidade: 1,56
Ambiente aberto	40,1	5,62	<b>0,000</b>	H' do substrato: 37,4 Vel. da correnteza: -23,0 Profundidade: 2,54
Ambiente sombreado	37,6	5,08	<b>0,000</b>	Profundidade: 1,08
Mesohabitat de remanso	29,5	3,36	<b>0,012</b>	H' do substrato: 0,871 Profundidade: 0,338
Mesohabitat de corredeira	34,5	4,42	<b>0,002</b>	Profundidade: 0,401
<b>Abundância</b>				
Bacia de drenagem	38,4	11,2	<b>0,000</b>	H' do substrato: -23,0 Veloc. da correnteza: 22,5 Irradiância: 0,189
Ambiente aberto	60,8	13,0	<b>0,000</b>	H' do substrato: -20,0 Veloc. da correnteza: 17,5 Irradiância: 0,400
Ambiente sombreado	29,9	3,59	<b>0,008</b>	Vel. da correnteza: 16,9
Mesohabitat de remanso	18,7	1,84	0,125	
Mesohabitat de corredeira	29,6	3,54	<b>0,009</b>	Vel. da correnteza: 0,360 Irradiância: 0,335
<b>H'</b>				
Bacia de drenagem	11,4	2,31	<b>0,049</b>	H' do substrato: 21,6 Vel. da correnteza: -14,0 Profundidade: 0,979
Ambiente aberto	14,3	1,40	0,240	

**Tabela 8.** continuação.

<b>Variável</b>	<b>R<sup>2</sup></b>	<b>F</b>	<b>p</b>	<b>Variáveis mais influentes</b>
Ambiente sombreado	29,8	3,57	<b>0,008</b>	Irradiância: 0,395
Mesohabitat de remanso	23,6	2,48	<b>0,047</b>	H' do substrato: 0,593 Profundidade: 0,330
Mesohabitat de corredeira	17,6	1,80	0,133	
<b>Dominância (C)</b>				
Bacia de drenagem	30,8	8,01	<b>0,000</b>	Vel. da correnteza = 4,84
Ambiente aberto	33,4	4,21	<b>0,003</b>	H' do substrato: 9,10
Ambiente sombreado	56,3	10,83	<b>0,000</b>	Irradiância: -0,270
Mesohabitat de remanso	22,1	2,27	0,065	
Mesohabitat de corredeira	14,9	1,47	0,216	
<b>Equidade (J)</b>				
Bacia de drenagem	10,7	2,16	0,065	
Ambiente aberto	15,5	1,55	0,194	
Ambiente sombreado	20,1	2,12	0,081	
Mesohabitat de remanso	25,6	2,75	<b>0,031</b>	H' do substrato: 0,541 Irradiância: 0,370
Mesohabitat de corredeira	14,3	1,41	0,239	

A Análise de Correspondência Canônica (CCA) realizada com todas as variáveis regionais mostrou uma explicabilidade relativamente baixa (13,1%), sendo que correlações significativas foram obtidas apenas para o segundo eixo. Estes resultados desta forma, não explicam a variância obtida nesta análise.

## DISCUSSÃO

Diversos estudos salientam que a heterogeneidade temporal leva conseqüentemente a um aumento na diversidade de espécies seja por meio do aumento no número de microhabitats, pela diminuição da pressão de predação ou da competição entre espécies (BROWN, 2003; CATTANEO *et al.*, 1997; DOWNES *et al.*, 2000; STEVENSON, 1997). Da mesma forma, uma redução na heterogeneidade temporal pode levar a uma conseqüente redução na riqueza de espécies, seja pela estabilização do habitat ou diminuição de recursos oferecidos (MURDOCK & DODDS, 2007; TANIGUCHI & TOKESHI, 2004).

No presente estudo, foram observadas variações temporais nas comunidades de macroalgas em todas as escalas espaciais avaliadas. A composição de espécies variou amplamente ao longo de todo o período amostral apesar de serem registradas um número relativamente baixo de espécies. Poucas espécies ocorreram durante todo o período sazonal (*Tolypothrix distorta* var. *penicillata*, *Stigeoclonium helveticum* e *Kumanoa abili* para os segmentos do rio Guabiroba e *Tolypothrix distorta* var. *penicillata* e *Ecbalocystis pulvinata* var. *pulvinata* para os segmentos do rio Lageadinho). As demais espécies ocorreram esparsamente durante todo o período sazonal, sendo que normalmente estas não foram observadas ocorrendo em períodos consecutivos, mas se sucedendo durante as amostragens. Tal variação na composição das comunidades de macroalgas entre as escalas avaliadas fica ainda mais visível quando analisados os valores de similaridade, todos extremamente baixos para todas as escalas avaliadas. Tais resultados reafirmam alguns padrões típicos de distribuição de macroalgas lóticicas, quais sejam: i) a distribuição em mosaico, na qual as comunidades mais ricas e diversas são também as mais abundantes, normalmente com uma predominância quantitativa de poucas espécies (SHEATH *et al.*, 1986; SHEATH & COLE, 1992, NECCHI *et al.*, 2000; BRANCO & NECCHI, 1996) e, ii) a distribuição restrita, onde a grande maioria das espécies possui um número de registros de ocorrência limitado a um ou poucos segmentos do sistema lótico (BRANCO *et al.*, 2009; KRUPEK *et al.*, 2007).

Considerando aspectos relacionados à estrutura das comunidades de macroalgas, o que podemos observar no presente estudo é que as diferenças nas variáveis bióticas entre as escalas avaliadas foram muito mais evidentes temporalmente do que quando avaliadas espacialmente (Capítulo I). Ao que parece, quando se avaliam pontualmente as condições estruturais de comunidades que se encontram em ambientes extremamente variáveis, como é o caso de macroalgas de riachos, seja esta análise realizada em uma bacia de drenagem (larga

escala) ou em um único segmento de riachos (pequena escala), a amplitude de variação para qualquer variável biótica que seja, torna-se demasiadamente grande. Pode ocorrer, desta forma, sobreposição dos valores entre as escalas, já que a distribuição de cada espécie em particular responde a características ambientais próprias, sofrendo assim influências de diferentes fatores do meio. De outro modo, quando avaliamos uma comunidade de macroalgas de ambientes lóticos ao longo de um período sazonal, o que se avalia, de fato, são as mudanças temporais nas condições espaciais de um mesmo ambiente.

A ampla variação encontrada nos parâmetros bióticos avaliados demonstra, neste estudo, a forte influência das condições temporais sobre as características espaciais e consequentemente sobre a estrutura das comunidades de macroalgas. Dentre os parâmetros avaliados, riqueza de espécies e índice de diversidade mostraram diferenças sazonais significativas em todas as escalas espaciais, o que demonstra que estas variáveis são extremamente sensíveis às variações na escala temporal, principalmente quando consideramos que foram poucas as variáveis ambientais que mostraram diferenças entre as escalas avaliadas (ver abaixo). A abundância de espécies, por sua vez, apresentou diferença significativa apenas para a escala de mesohabitat. A ausência de diferença significativa na porcentagem de cobertura de macroalgas entre as demais escalas avaliadas, diferindo do que foi observado para riqueza de espécies, deve-se provavelmente às características particulares do grupo. Vários estudos encontraram comunidades de macroalgas com abundâncias geralmente baixas e amplamente variáveis (BORGES & NECCHI, 2006; BRANCO & NECCHI, 1996; BRANCO *et al.*, 2009; KRUPPEK *et al.*, 2007; NECCHI *et al.*, 2000). Tal condição pode ser responsável pela aproximação dos valores desta variável entre as escalas avaliadas.

Os altos valores de dominância e baixos de equidade obtidos também são perfeitamente coerentes com o grupo de organismos estudado. Comunidades de macroalgas apresentam comumente uma ou poucas espécies dominantes e as demais ocupando pouco espaço ao longo do segmento (BORGES & NECCHI, 2006). Temporalmente, a ocupação predominante de uma espécie sobre as demais se deve, provavelmente, a características próprias que a tornam mais tolerantes às condições adversas e amplamente mutáveis dos ambientes em que se encontram (STEVENSON, 1997). Tais espécies suportam mudanças assim como aumento demasiado do fluxo de água onde outras espécies sucumbem habilitando-as a proliferar mais rapidamente atingindo assim maior abundância (BORGES & NECCHI, 2006).

As poucas diferenças significativas obtidas para as variáveis ambientais locais demonstram que entre as diferentes escalas ocorrem poucas variações nas condições destes ambientes. Entretanto, as diferenças na irradiância entre as escalas de sombreamento e mesohabitat e velocidade da correnteza na escala de mesohabitat, embora pareçam óbvias e já esperadas, podem ser as principais responsáveis pela variação na estrutura das comunidades de macroalgas entre algumas das escalas avaliadas (sombreamento e mesohabitat).

Flutuações na velocidade da correnteza podem desempenhar importante papel sobre as comunidades de algas aderidas. Estes efeitos podem ser tanto positivos, como aqueles relacionados como o aumento no aporte de nutrientes e maior oxigenação da água quanto negativos, relacionados com efeito abrasivo sobre as comunidades de algas (BRANCO & NECCHI, 1997; GORDON *et al.*, 1992; STEVENSON, 1997). A diferença entre os mesohabitats com relação à velocidade da correnteza confirma tal constatação. Da mesma forma, a luminosidade pode ser determinante no desenvolvimento de diferentes espécies de macroalgas, afetando tanto riqueza quanto abundância de espécies (SHEATH & BURKHOLDER, 1985; STEINMAN & McINTIRE, 1987).

Com relação à composição da comunidade, as diferenças observadas foram mais evidentes e significativas para as escalas de bacia de drenagem e sombreamento. Apesar das duas bacias de drenagem localizarem-se bastante próximas e estarem sob as mesmas influências regionais (p. ex. clima, precipitação, geologia) há uma importante distinção (ver DCA) entre as duas regiões com relação à composição de espécies. Isto mostra que, sazonalmente, ambientes distintos sofrendo influências dos mesmos fatores respondem de modo diferenciado, levando a formação e desenvolvimento de comunidades de macroalgas particulares. Tal pressuposto pode ser estendido também a cada um dos segmentos avaliados em uma área de estudos qualquer, levando a formação de comunidades distintas em cada um dos segmentos. Tal fato tem sido constatado como bastante típico em comunidades de macroalgas de ambientes lóticos (BRANCO *et al.*, 2009; KRUPPEK *et al.*, 2007; BRANCO & NECCHI, 1996; NECCHI *et al.*, 2000).

A distinção entre segmentos abertos e sombreados deve-se principalmente à variação temporal na disponibilidade de energia luminosa e a capacidade de adaptação a estas situações das diferentes espécies de macroalgas. De um modo geral, representantes da divisão Cyanobacteria foram amplamente diversificadas tanto em segmento aberto quanto sombreado. A disponibilidade de ficobilinas no aparelho fotossintético deste grupo de algas, e

conseqüentemente um maior espectro de absorção de energia luminosa, tem sido apontada como importante fator responsável pela predominância deste grupo em uma ampla variedade de ecossistemas lóticos (BRANCO *et al.*, 2009). Neste mesmo sentido, uma característica interessante observada, não prioritariamente, mas comumente, foi à presença mais evidente de algas do grupo Chlorophyta em segmentos abertos das duas bacias de drenagem. O maior desenvolvimento de algas verdes, quando comparado a outros grupos, em ambientes com maior disponibilidade e intensidade luminosa também já vem sendo constatado em alguns trabalhos (BIGGS & PRICE, 1987; OKADA & WATANABE, 2002; PERES *et al.*, 2009; SHEATH & BURKHOLDER, 1985).

As variáveis microambientais exerceram diferentes influências sobre a sazonalidade de todas as variáveis bióticas das comunidades de macroalgas nas diferentes escalas espaciais avaliadas. Isso demonstra que a estrutura das comunidades de macroalgas está intimamente relacionada com as variáveis microambientais ao longo do período de tempo e em todas as escalas espaciais, em maior ou menor grau. Tal resultado mostra que o desenvolvimento sazonal destes organismos é fortemente influenciado pela heterogeneidade espacial produzida ao longo do tempo e representada pelas características de microhabitat. As variáveis que mais influenciaram tal distribuição foram velocidade da correnteza, profundidade e  $H'$  do substrato e em menor grau a irradiância. A menor influência desta última variável, tão importante ao desenvolvimento de macroalgas lóticas, pode ser devido a problemas no processo de coleta de dados. Como medidas de irradiância dependem muito das condições climáticas, e variam amplamente ao longo do tempo (em um único dia, por exemplo) dados pontuais da mesma podem conter algum erro, e talvez por isso não tenha se detectado tal influência de modo mais nítido. Neste sentido, a profundidade pode ser considerada como uma medida indireta da influência da quantidade de luz que chega até o leito do riacho (KRUPPEK *et al.*, 2008).

Com relação a  $H'$  do substrato, uma característica interessante entre as variáveis bióticas riqueza e abundância de espécies foi observada. Riqueza de espécies foi influenciada positivamente enquanto abundância negativamente pela diversidade de substrato presente nas unidades amostrais ao longo do período temporal. É amplamente aceito que a heterogeneidade espacial, representada pela diversidade de substrato no leito de riachos, tem influência positiva direta sobre o número de espécies ocorrentes (BORGES & NECCHI, 2006; DOUGLAS & LAKE, 1994; DUDLEY *et al.*, 1986; MURDOCK & DODDS, 2007; ROBSON & BARMUTA, 1998; TANIGUCHI & TOKESHI, 2004). Quanto maior o número



de diferentes substratos presentes em um local, maior a diversidade de nichos e recursos que podem ser explorados por diferentes espécies de macroalgas. Para abundância, entretanto, a relação inversa pode estar relacionada mais com o tamanho do substrato presente. Maior diversidade de substrato em uma região definida ou microhabitat (unidade amostral) representa conseqüentemente um tamanho menor das partículas do substrato. Considerando que macroalgas freqüentemente apresentam maior desenvolvimento em substratos de maiores tamanhos (CATTANEO *et al.*, 1997; CAZAUBON, 1995; DOWNES *et al.*, 2003; MCCONNELL & SIGLER, 1959; TETT *et al.*, 1978; UEHLINGER, 1991), a diminuição dos mesmos leva a uma conseqüente diminuição de abundância das macroalgas presentes. Maiores substratos são mais estáveis, sofrendo menos a ação abrasiva da correnteza e permitindo maior desenvolvimento em abundância de algumas poucas espécies mais tolerantes às variações sazonais do fluxo d'água (CATTANEO *et al.*, 1997).

As variáveis regionais exerceram pouca influência sobre o padrão de distribuição sazonal das comunidades de macroalgas. Ainda assim, esta apresentou baixa explicabilidade o que mostra que tais fatores desempenham um papel relativamente menos influente do que as variáveis microambientais sobre a distribuição temporal das comunidades de macroalgas.

Buscando responder as questões levantadas no início deste trabalho, podemos ressaltar dessa forma, algumas características importantes a partir dos resultados obtidos, que permitem as seguintes considerações sobre a influência de fatores temporais nos padrões de distribuição de comunidades de macroalgas de ecossistemas lóticos em diferentes escalas avaliadas:

1°. A composição de espécies em comunidades de macroalgas varia menos quando consideramos o fator tempo em relação ao espaço (o número de espécies é menor). Isto porque quando avaliamos influências espaciais, consideramos uma gama de condições representadas por cada pequeno segmento de diferentes ambientes avaliados, o que leva a uma grande variação nas características bióticas. Por outro lado, ao se avaliar temporalmente a comunidade, consideramos apenas um fator, o tempo, agindo sobre um mesmo ambiente, o segmento avaliado, o qual contém uma mesma comunidade de macroalgas.

2°. Todas as escalas espaciais avaliadas apresentaram diferenças na estrutura das comunidades com relação a variação temporal, mostrando a importância da heterogeneidade temporal, a qual pode levar a alterações em ambientes ao mesmo tempo muito próximos e muito divergentes com relação às condições microambientais.

3°. As variáveis bióticas relacionadas à estrutura da comunidade respondem de modo diferente às variações nas condições microambientais em diferentes escalas. Dessa forma, características particulares assim como o tipo de substrato disponível pode levar a um aumento no número de espécies e/ou na abundância. Do mesmo modo, variações na abundância e na riqueza de espécies podem responder de modo diferente à velocidade da correnteza, por exemplo.

4°. Os parâmetros ambientais regionais mostraram-se pouco influentes sobre a distribuição sazonal das comunidades de macroalgas. A explicabilidade baixa mostrou que tais atributos podem ser pouco relevantes na diferenciação destes ambientes e na comunidade que suporta.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ALLEN, T.H.F.; HOEKSTRA, T.W. **Toward a unified theory of ecology**. Columbia University Press, New York, 1992.

ALLEN, T.H.F.; STARR, T.B. **Hierarchy. Perspectives for ecological complexity**. University of Chicago Press, Chicago, 1982.

BERGEY, E.A. Measuring the surface roughness of stream stones. **Hydrobiologia**, v.56, n.3, p.247-252, 2006.

BIGGS, B.J.F. Periphyton communities and their environments in New Zealand rivers. **New Zeal. J. Mar. Freshw. Res.**, v.24, p.367-386, 1990.

BIGGS, B.J.F. & PRICE, G.M. A survey of filamentous algal proliferations in New Zealand rivers. **New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research**, v.21, p.175-190, 1987.

BORGES, F.R.; NECCHI, O.Jr. Patterns of spatial distribution in macroalgal communities from tropical lotic ecosystems. **Rev. Brasil. Bot.**, v.29, p.669-680, 2006.

BRANCO, C.C.Z.; KRUPK, R.A.; PERES, C.K. Ecological distribution of stream macroalgal communities from mid-western region of Paraná State. **Braz. Arch. of Biol. and Technology**, v. 52, n.2, p.379-386, 2009.

BRANCO, C.C.Z.; NECCHI, O.Jr. Distribution of stream macroalgae in the eastern atlantic rainforest of São Paulo State, southeastern Brazil. **Hydrobiologia**, v.333, p.139-150, 1996.

BRANCO, L.H.Z.; NECCHI, O. Jr. Seasonality of macroalgae in three tropical drainage basins in São Paulo State, southeastern Brazil. **Arch. Hydrobiol.**, v.141, p.75-91, 1997.

BROWN, B.L. Spatial heterogeneity reduces temporal variability in stream insect communities. **Ecology Letters**, v.6, p.316-325, 2003.

- CATTANEO, A.; KERIMIAN, T.; ROBERGE, M.; MARTY, J. Periphyton distribution and abundance on substrata of different size along a gradient of stream trophity. **Hydrobiol.**, v.354, p.101-110, 1997.
- CAZAUBON, A.; ROLLAND, T.; LOUDIKI, M. Heterogeneity of periphyton in French Mediterranean rivers. **Hydrobiol.**, v.300/301, p.105-114, 1995.
- DeNICOLA, D.M.; HOGGLAND, K.D.; ROEMER, S.C. Influence of canopy cover on spectral irradiance and periphyton assemblages in a prairie stream. **J. N. Am. Benthol. Soc.**, v.11, p.391-404, 1992.
- DOUGLAS M.; LAKE P. S. Species richness of stream stones: an investigation of the mechanisms generating the species-area relationship. **Oikos**. v.69, p.387-396, 1994.
- DOWNES, B.J.; ENTWISLE, T. J.; REICH, P. Effects of flow regulation on disturbance frequencies and in-channel bryophytes and macroalgae in some upland streams. **River Reserch and Applications**. v.19, p.27-42, 2003.
- DOWNES, B.J.; LAKE, P.S.; SCHREIBER, E.S.G.; GLAISTER, A. Habitat structure, resources and diversity: the separate effects of surface roughness and macroalgae on stream invertebrates. **Oecologia**, v.123, p.569-581, 2000.
- DUDLEY, T.L.; COOPER, S.D.; HEMPHILL, N. Effects of macroalgae on stream invertebrate community. **J. N. Am. Benthol. Soc.**, v.5, p.93-106, 1986.
- ENTWISLE, T.J. Macroalgae in the upper Yarra and Watts River catchments: Distribution and Phenology. **Aust. J. Mar. Freshw. Res.**, v.41, p.505-522, 1990.
- GORDON, N. D.; McMAHON, T.A.; FINLAYLSON, B.L. **Stream hydrology, an introduction for ecologists**. John Wiley & Sons, Chichester, 1992, 526 p.
- HOLMES, N.T.H.; WHITTON, B.A. Phytobenthos of River Tees and its tributaries. **Freshwater Biology**, v.11, p.43-60, 1981.
- HYNES, H.B.N. **The ecology of running waters**. Liverpool University Press, Liverpool, 1970, 555 p.
- KREBS, C.J. **Ecological methodology**. New York, Harper & Row, 654 p, 1989.
- KRUPEK, R.A.; BRANCO, C.C.Z.; PERES, C.K. Variação sazonal de alguns parâmetros físicos e químicos em três rios pertencentes a uma bacia de drenagem na região centro-sul do Estado do Paraná, Sul do Brasil. **Acta Sci. Biol. Sciences**, v.30, n.4, p.431-438, 2008.
- KRUPEK, R.A.; BRANCO, C.C.Z.; PERES, C.K. Distribuição ecológica das comunidades de macroalgas da bacia de drenagem do Rio das Pedras, região centro-sul do estado do Paraná, sul do Brasil. **Rev. Brasil. Bot.**, v.30, n.2, p.173-182, 2007.

- McCONNEL, W.J.; SINGLER, W.F. Chlorophyll and productivity in a mountain river. **Limnol. Oceanogr.**, v.4, p.335-351, 1959.
- MENGE, B.A.; SUTHERLAND, J.P. Species diversity gradients: synthesis of the roles of predation, competition, and temporal heterogeneity. **The American Naturalist**, v.110, p.351-369, 1976.
- MURDOCK, J.N.; DODDS, W.K. Linking benthic algal biomass to stream substratum topography. **J. Phycol.**, n.43, p.449-460, 2007.
- NECCHI, O. Jr.; PASCOALOTO, D. Seasonal dynamics of macroalgal communities in the Preto River basin, São Paulo, southeastern Brazil. **Arch. Hydrobiol.**, v.129, p.231-252, 1993.
- NECCHI, O. Jr.; BRANCO, C.C.Z.; BRANCO, L.H.Z. Distribution of stream macroalgae in São Paulo State, southeastern Brazil. **Algological Studies**, v.97, p.43-57, 2000.
- NECCHI, O.Jr.; DIP, M.R.; GÓES, R.M. Macroalgae of a stream in southeastern Brazil: composition, seasonal variation and relation to physical and chemical variables. **Hydrobiologia**, v.213, p.241-250, 1991.
- NECCHI, O.Jr.; BRANCO, C.C.Z.; SIMÕES, R.C.G.; BRANCO, L.H.Z. Distribution of stream macroalgae in northwest region of São Paulo State, southeastern Brazil. **Hydrobiologia**, v.299 p.219-230, 1995.
- NECCHI, O.Jr.; PASCOALOTO, D.; BRANCO, L.H.Z. Distribution of macroalgae in a tropical river basin from southeastern Brazil. **Arch. Hydrobiol.**, v.129, p.459-471, 1994.
- OKADA, H.; WATANABE, Y. Effect of physical factors on the distribution of filamentous green algae in the Tama River. **Limnology**, v.3, p.121-126, 2002.
- PERES, C.K.; BRANCO, C.C.Z.B.; KRUPEK, R.A. Distribuição ambiental e temporal das comunidades de macroalgas de riachos da Serra da Prata, estado do Paraná, sul do Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, v.32, n.04, p.625-633, 2009.
- PHILLIPS, R.A.; STEWART, K.M. Longitudinal and seasonal water chemistry variations in a northern appalachian stream. **Water Res. Bulletin**, v.26, p.489-497, 1990.
- REITER, M.A.; CARLSON, R.E. Current velocity in streams and the composition of benthic algal mats. **Can. J. Fish. Aquat. Sci.**, v.43, p.1156-1162, 1986.
- REBSDORF, A.; THYSSEN, N.; ERLANDSEN, M. Regional and temporal variation in pH, alkalinity and carbon dioxide in danish stream, related to soil and land use. **Fresh. Biol.** v.25, p.419-475, 1991.
- ROBSON, B.J.; BARMUTA, L.A. The effect of two scales of habitat architecture of benthic grazing in a river. **Freshw. Biol.**, v.39, p.207-220, 1998.

SHEATH, R.G.; COLE, K.M. Biogeography of stream macroalgae in North America. **J. Phycol.**, n.28, p.448-460, 1992.

SHEATH, R.G.; BURKHOLDER, J. Characteristics of softwater stream in Rhode Island. II: Composition and seasonal dynamics of macroalgae communities. **Hydrobiologia**, v.128, p.109-118, 1985.

SHEATH, R.G.; HAMBROOK, J.A. **Freshwater ecology** - In: COLE, K.M. & SHEATH, R.G. (eds.): **Biology of red algae**. Cambridge University Press, Cambridge, 1990, p. 423-453.

SHEATH, R.G.; MORINSON, M.O.; KORCH, J.E.; KACZMAREZYK, D.; COLE, K.M. Distribution of stream macroalgae in south-central Alaska. **Hydrobiol.**, v.135, p.259-269, 1986.

SHERWOOD, A.R.; RINTOUL, T.L.; MÜLLER, K.M.; SHEATH, R.G. Seasonality and distribution of epilithic diatoms, macroalgae and macrophytes in a spring-fed stream system in Ontario, Canada. **Hydrobiologia**, n.435, p.143-152, 2000.

STEINMAN, A.D.; McINTIRE, C.D.; GREGORY, S.V.L.; LAMBERTI, G.A. Effects of irradiance and grazing on lotic algal assemblages. **J. Phycol.**, n.25, p.478-485, 1989.

STEINMAN, A.D.; McINTIRE, C.D. Effects of irradiance on the community structure and biomass of algal assemblages in laboratory streams. **Can. J. Fish. Aquat. Sci.**, n.44, p.1640-1648, 1987.

STEVENSON, R.J. Scale-dependent determinants and consequences of benthic algal heterogeneity. **J.N. Am. Benthol. Soc.**, v.16, n.1, p.248-262, 1997.

SUBRAMANIAN, K.A.; SIVARAMAKRISHNAN, K.G. Habitat and microhabitat distribution of stream insect communities of the Western Ghats. **Current Science**, v.89, n.6, p.976-987, 2005.

TANIGUCHI, H.; TOKESHI, M. Effects of habitat complexity on benthic assemblages in a variable environment. **Freshw. Biol.**, v.49, p.1164-1178, 2004.

TETT, P.; CALLEGOS, C.; KELLY, M.G.; HORNBERGER, G.M.; COSBY, B.J. Relationships among substrate, flow, and benthic microalgal pigment density in the Mechums river, Virginia. **Limnol. Oceanogr.**, n.23, p.219-237, 1978.

UEHLINGER, U. Spatial and temporal variability of the periphyton biomass in a prealpine river (Necker, Switzerland). **Arch. Hydrobiol.**, n.123, p.219-237, 1991.

WARD, J.V. The four-dimensional nature of lotic ecosystems. **J. N. Am. Benthol. Soc.**, v.8, n.1, p.2-8, 1989.

WHITTON, B.A. **Algae**. in: WHITTON, B.A. (ed.). **River ecology**. Blackwell Scientific

Publ., Oxford, 1975, 725 p.

WRIGHT, K.K.; LI, J.L. From continua to patches: examining stream community structure over large environmental gradients. **Can. J. of Fish. and Aquatic Sciences**, n.59, p.1404-1417, 2002.

**FIGURAS**

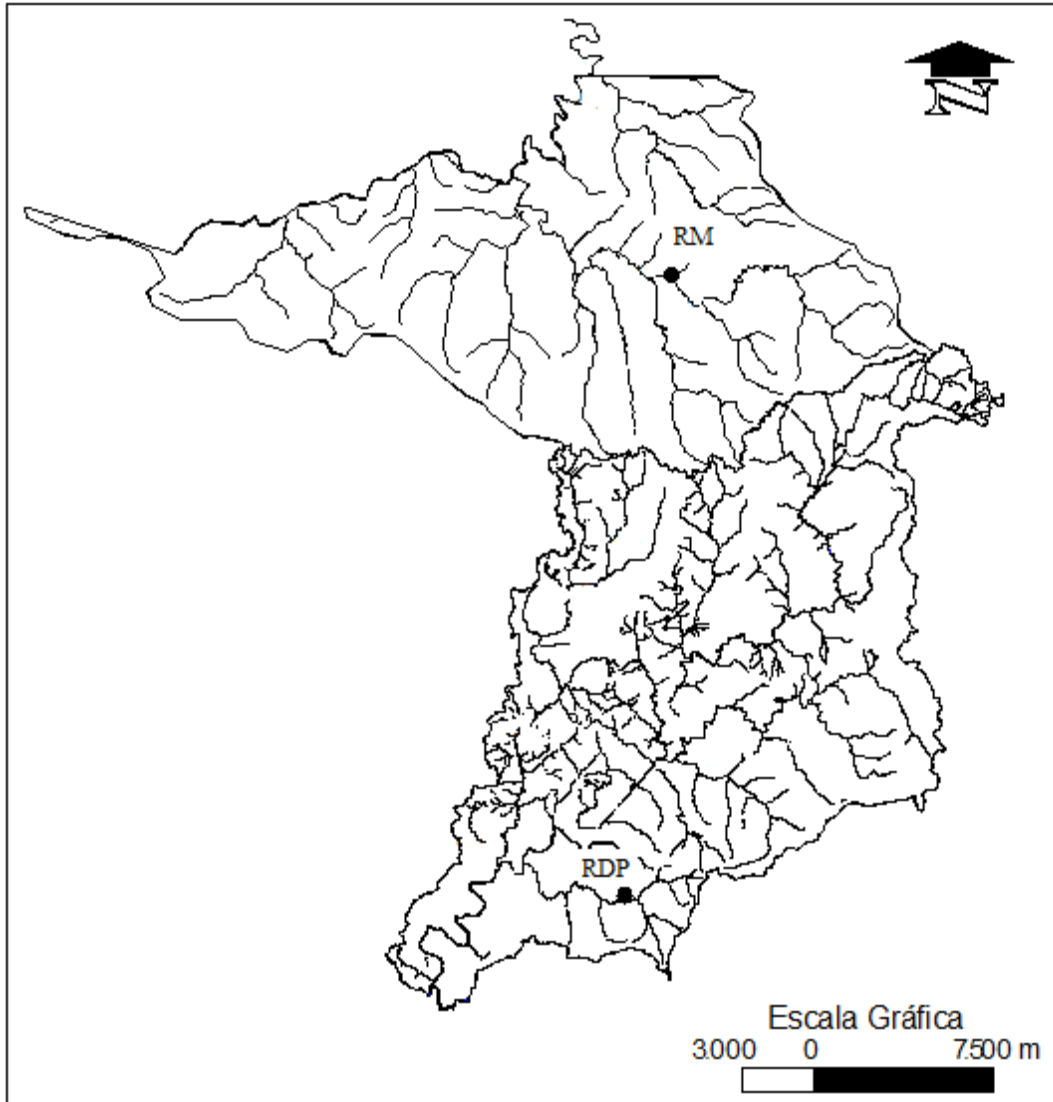


Figura 1. Detalhe das duas bacias de drenagem onde o estudo de acompanhamento sazonal foi realizado nos pontos de amostragem indicados para Bacia do Rio das Pedras (RDP) e Bacia do Rio Marrecas (RM).



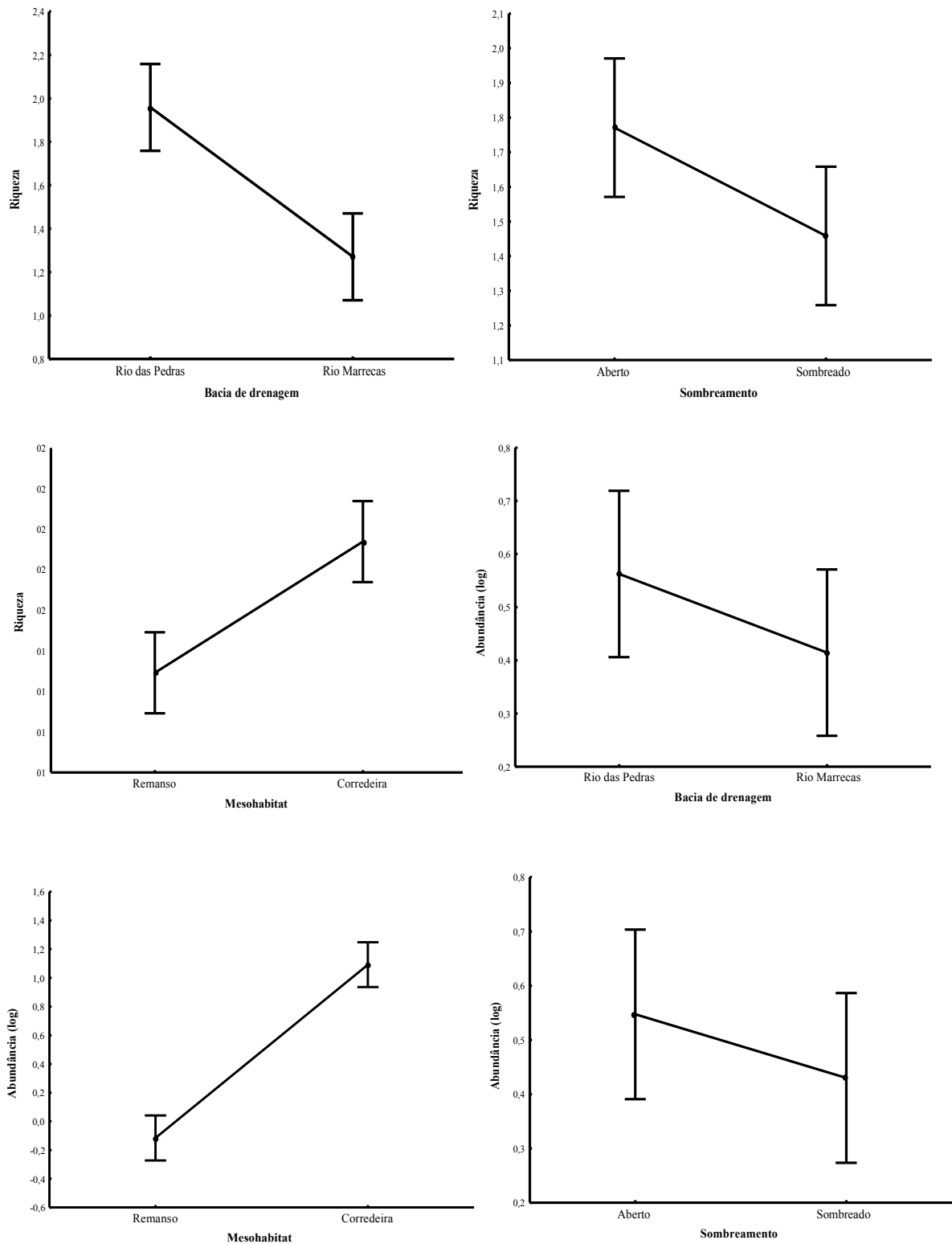


Figura 2a. Variação sazonal de riqueza e abundância de espécies entre as escalas espaciais (bacia de drenagem, sombreamento e mesohábitat) investigadas.

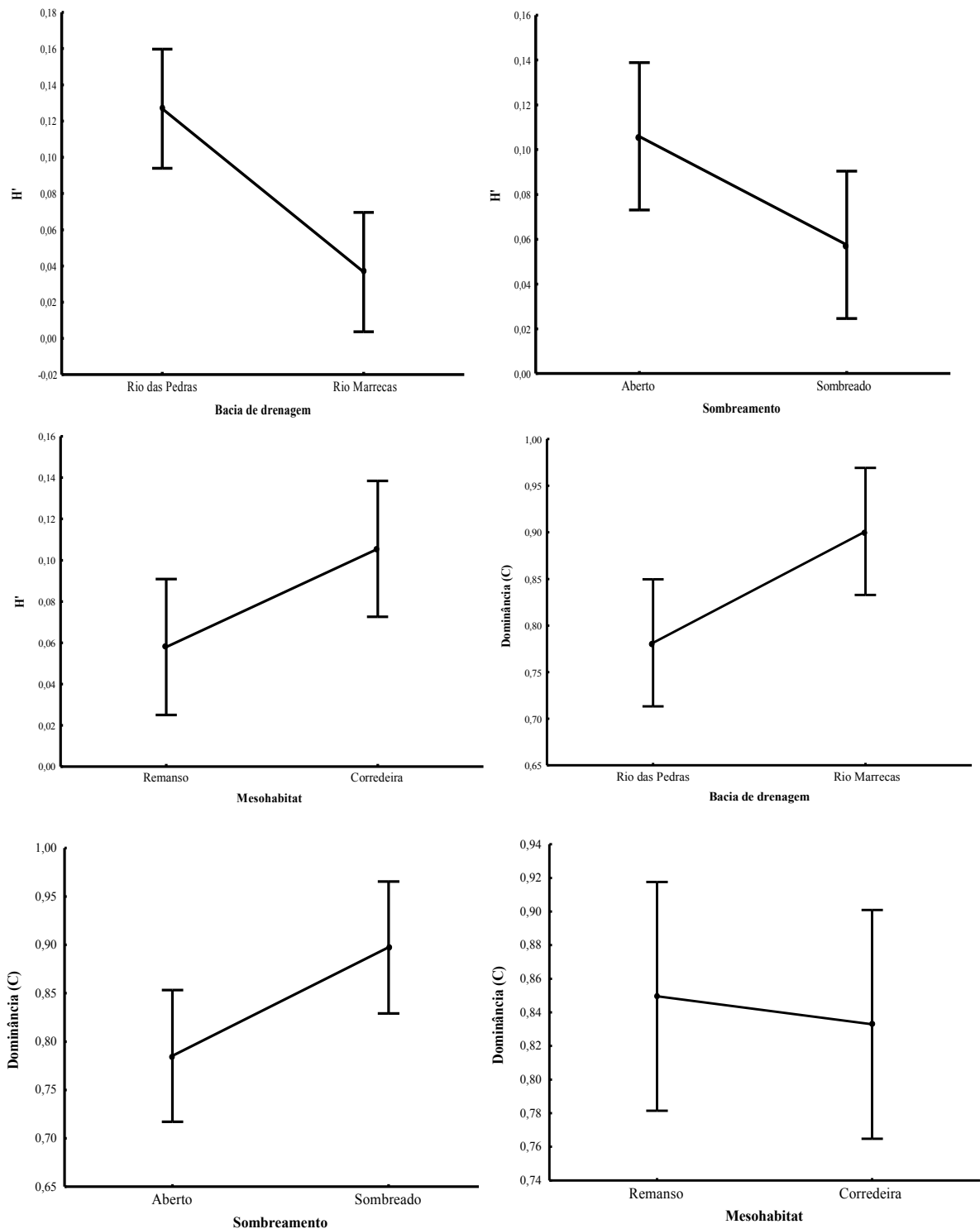


Figura 2b. Variação sazonal de índice de diversidade e dominância de espécies entre as escalas espaciais (bacia de drenagem, sombreamento e mesohábitat) investigadas.

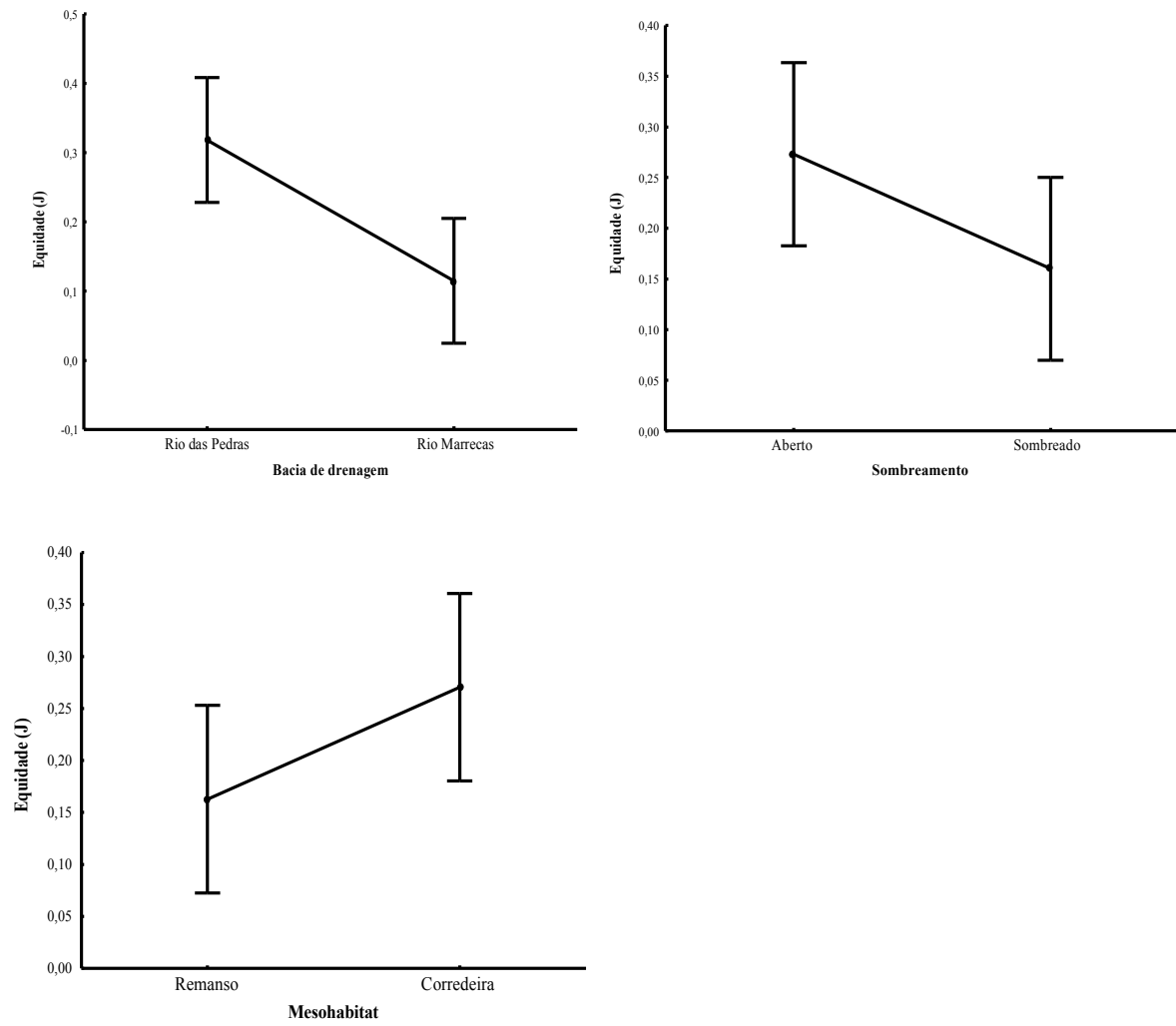


Figura 2c. Variação sazonal de equidade de espécies avaliado entre as escalas espaciais (bacia de drenagem, sombreamento e mesohábitat) investigadas.

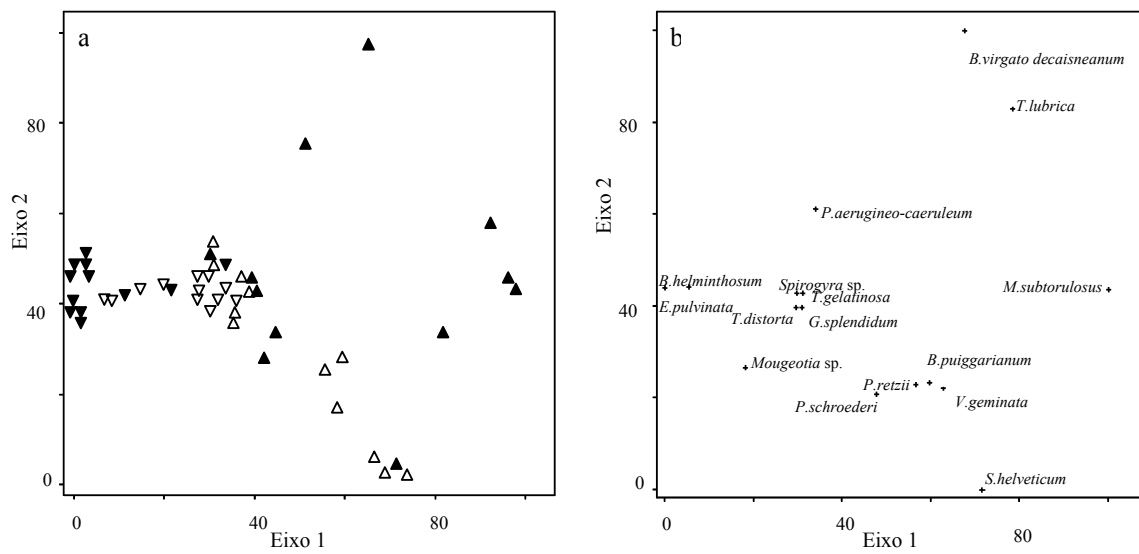


Figura 3. Ordenação dos locais de amostragem (a) e espécies (b) durante todo o período sazonal para as duas bacias de drenagem resultante da Análise de Correspondência Destendenciada (DCA; somente os resultados que apresentaram diferenças para os eixos no teste *t* são mostrados).

△ - Bacia do Rio das Pedras; ambiente aberto; ▲ - Bacia do Rio das Pedras; ambiente sombreado  
 – Bacia do Rio Marrecas; ambiente aberto; ▼ - Bacia do Rio Marrecas; ambiente sombreado

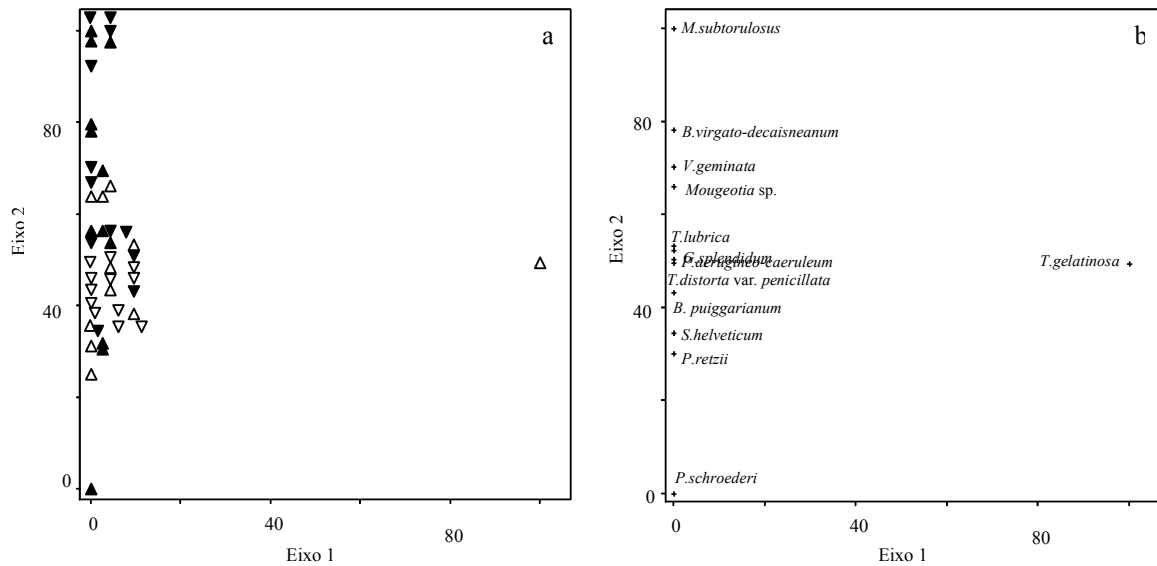


Figura 4. Ordenação dos pontos de amostragem e espécies durante todo o período sazonal para a Bacia do Rio das Pedras resultante da Análise de Correspondência Destendenciada (DCA; somente os resultados que apresentaram diferenças para os eixos no teste  $t$  são mostrados).

△ - ambiente aberto; mesohabitat de remanso ▲ - ambiente sombreado; mesohabitat de remanso  
 ▽ - ambiente aberto; mesohabitat de corredeira ▼ - ambiente sombreado; mesohabitat de corredeira

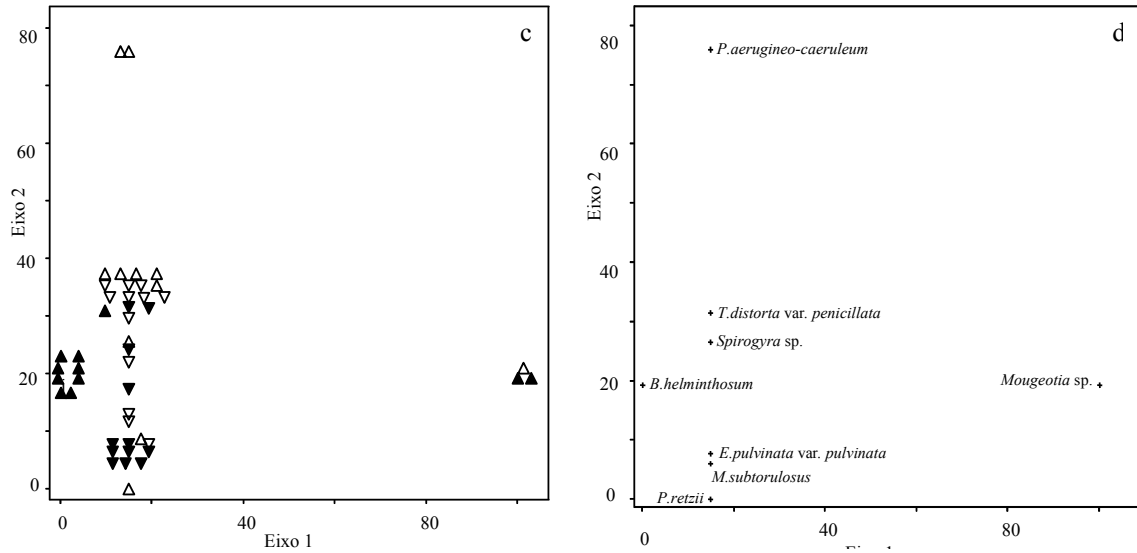


Figura 5. Ordenação dos pontos de amostragem e espécies durante todo o período sazonal para a Bacia do Rio Marrecas resultante da Análise de Correspondência Destendenciada (DCA; somente os resultados que apresentaram diferenças para os eixos no teste *t* são mostrados).

△ - ambiente aberto; mesohabitat de remanso ▲ - ambiente sombreado; mesohabitat de remanso  
 ▽ - ambiente aberto; mesohabitat de corredeira ▼ - ambiente sombreado; mesohabitat de corredeira