

COMPETIÇÃO INTERESPECÍFICA DE ALGAS BENTÔNICAS DURANTE OS ESTÁGIOS INICIAIS DE OCUPAÇÃO DO SUBSTRATO

Rogério Antonio Krupek¹
Andressa Denk²

RESUMO - As algas bentônicas ocorrem em ambientes lóticos e lênticos, sendo que sua colonização é maior em regiões litorâneas onde a disponibilidade de substrato é maior. Estas algas são importantes produtores primários, podendo sustentar uma complexa rede trófica. Possuem rápidas taxas de crescimento e elevada ocupação dos nichos em que ocorrem. Em ambientes naturais é comum a observação de duas ou mais espécies ocorrendo em pequenos espaços (seixos ou pequenos matacões), competindo por espaços específicos dentro de um ecossistema. Para o experimento foi utilizado um ambiente artificial (aquário de 0,5 x 1,0 x 0,5 metros) contendo 18 rochas de diferentes tamanhos, constituindo o substrato disponível para colonização. Neste ambiente, foram inoculadas 10 gramas de peso fresco das algas *Nostoc* sp. e *Spirogyra* sp. O processo de ocupação do substrato foi monitorado semanalmente por um período de 48 dias. A colonização foi analisada seguindo dois métodos de análise da abundância: porcentagem de cobertura por estimativa visual e área da cobertura algal por análise de imagens digitais. O estágio sucessional de cada espécie foi determinado através da análise de correlação (r de Pearson). A alga *Spirogyra* sp. apresentou valores mais elevados e crescentes de abundância, enquanto que *Nostoc* sp. mostrou valores oscilantes. Com relação ao processo de colonização, *Nostoc* sp. foi classificada como indiferente ($r=0,485$; $p>0,05$), enquanto que *Spirogyra* sp. foi classificada como uma espécie clímax ($r=0,996$; $p<0,001$). Com base nos dados obtidos concluiu-se que os baixos valores de abundância observados para *Nostoc* sp. indicaram a alta especificidade da espécie, enquanto que os valores mais elevados obtidos para *Spirogyra* sp. sugerem que esta espécie é mais generalista quanto ao uso do substrato.

Palavras-chave: Colonização, macroalgas, abundância.

INTERESPECIFIC COMPETITION OF BENTHIC ALGAE DURING THE INITIAL STAGES OF SUBSTRATE OCUPATION

ABSTRACT - Benthic algae occur in lotic and lentic environments and their colonization is greater in shore regions where the availability of substrate is higher. These algae are important primary producers and can sustain a complex trophic network. They have rapid growth rates and high occupation of the niches in which they occur. In natural environments it is common to observe two or more species occurring in small spaces (pebbles or small boulders), competing for specific spaces within an ecosystem. For the experiment an artificial environment (aquarium of 0.5 x 1.0 x 0.5 meters) was used containing 18 rocks of different sizes, constituting the substrate available for colonization. In this environment, 10 grams of fresh weight of *Nostoc* sp. and *Spirogyra* sp. were inoculated. The evaluation of the substrate occupation process was performed weekly in a period of 48 days. The colonization was investigated following two methods to analyze the abundance: percentage of coverage by visual estimation and area of algal cover by digital image analysis. The successional stage of each species was determined by correlation analysis (Pearson's r) of abundance with colonization time. The algae *Spirogyra* sp. presented higher and increasing values of abundance, whereas *Nostoc* sp. showed oscillating values. Regarding the colonization process, *Nostoc* sp. ($r = 0.485$, $p > 0.05$) was classified as indifferent, while *Spirogyra* sp. was classified as a climax species ($r = 0.996$, $p < 0.001$). Based on the data obtained we concluded that the low values of abundance obtained for *Nostoc* sp. indicated the high specificity of the species, while the highest values obtained for *Spirogyra* sp. suggest that this species is a more generalista for the use of the substrate.

Keywords: Colonization, macroalgae, abundance.

¹ Colegiado de Ciências Biológicas, Universidade Estadual do Paraná, campus de União da Vitória. Praça Coronel Amazonas s/n, Cep 84600-000, União da Vitória, Paraná, Brasil. E-mail: rogeriokrupek@yahoo.com.br.

² Bióloga, Universidade Estadual do Paraná, campus de União da Vitória. Praça Coronel Amazonas s/n, Cep 84600-000, União da Vitória, Paraná, Brasil.

INTRODUÇÃO

A flora bentônica de ambientes aquáticos é normalmente composta por três grupos distintos, as microalgas componentes do perifiton, as macroalgas bentônicas e as macrófitas aquáticas (Allan & Castillo, 2007). Este último grupo é composto majoritariamente de plantas vasculares (pteridófitas e angiospermas), enquanto que os dois primeiros englobam diversos grupos das algas. As macroalgas bentônicas assim como definido por Sheath & Cole (1992), ocorrem principalmente em ecossistemas lóticos, embora sejam também comumente encontradas em ambientes lênticos, principalmente nas regiões litorâneas onde a disponibilidade de substrato é maior. Estes organismos desempenham importante papel como produtores primários, podendo sustentar uma complexa rede trófica devido, entre outras características, ao seu rápido crescimento e ocupação dos nichos em que ocorrem (Bojorge-García & Cantoral Uriza, 2016). Destaca-se, em particular, a capacidade destas algas em se associar com o substrato, permitindo permanecer no ambiente e melhor aproveitar os recursos disponíveis (Lampert & Sommer, 2007).

Em ambiente natural, seja em ecossistemas lênticos ou lóticos, as algas bentônicas apresentam, de um modo geral, baixos valores de riqueza, abundância e diversidade (Necchi Júnior *et al.*, 2000, Krupek *et al.*, 2007, Peres *et al.*, 2009). Tal característica normalmente é explicada pelas propriedades físicas e químicas do hábitat em que ocorrem, como por exemplo, escassez de substrato, elevada velocidade da correnteza e profundidade e baixa disponibilidade de nutrientes (Branco & Necchi Júnior, 1996, 1998, Krupek *et al.*, 2007, Necchi Júnior *et al.*, 1995a, 2000, Peres *et al.*, 2009, Sheath & Cole, 1992, Sheath *et al.*, 1986, 1989). Pouca atenção tem sido dada a fatores bióticos, assim como predação por diferentes tipos de organismos e competição entre espécies de algas bentônicas. Borges & Necchi Júnior (2006) salientam que a divisão de hábitats por parte de comunidades de plantas aquáticas é pouco conhecida, sendo que muito pouco se conhece sobre relações ecológicas de diferentes espécies de algas bentônicas, fato este que deve ser considerado de extrema relevância na identificação de padrões de distribuição de populações e comunidades destes organismos.

Algumas características têm sido comumente descritas para algas bentônicas em ambientes lóticos (Borges & Necchi Júnior, 2006, Santos & Krupek, 2016), e dentre estas algumas podem estar diretamente relacionadas com a competição interespecífica: a) dominância quantitativa e predominância qualitativa de poucas espécies e; b) ocupação de uma ou poucas espécies na maior parte do substrato disponível e as demais espécies disputando o espaço restante. Tentativas de explicar tais características a partir da distribuição espacial dessas comunidades foram testadas (Borges & Necchi Júnior, 2006, Krupek *et al.*, 2008, 2012), entretanto, em um ambiente natural altamente variável e com as espécies expostas a uma série de fatores abióticos distintos, tal processo torna-se demasiadamente complexo e difícil.

Considerando a importância do tipo morfológico (forma de desenvolvimento do talo) destas algas nos processos de ocupação e distribuição espacial em ambientes aquáticos (Krupek *et al.*, 2008), foram escolhidos dois táxons com características distintas: *Spirogyra* sp. que apresenta um talo filamentosos e *Nostoc* sp. que possui um talo colonial com ampla produção de mucilagem. A relativa simplicidade do talo filamentosos de *Spirogyra* sp. pode favorecer o seu rápido crescimento, entretanto, seu fraco sistema de fixação ao substrato pode dificultar a ocupação integral deste (Krupek *et al.*, 2007, Santos & Krupek, 2016). Por outro lado, o talo gelatinoso de *Nostoc* sp. aliado à presença de heterócitos (células responsáveis pela fixação de nitrogênio atmosférico) podem favorecer a obtenção de nutrientes acelerando seu desenvolvimento (Branco *et al.*, 2005). Entretanto, a produção de abundante mucilagem

demanda alto gasto energético e consequente aumento no tempo de crescimento e desenvolvimento da massa macroscópica.

A hipótese inicial deste estudo foi de que ocorreria competição entre as duas espécies de algas bentônicas, com predomínio da espécie *Spirogyra* sp. devido à organização morfológica mais simples e seu rápido crescimento em sistemas lênticos, comumente observado em condições naturais. Neste sentido, o objetivo deste trabalho foi propor um experimento laboratorial simples onde seja possível avaliar o processo de colonização inicial de duas espécies de algas bentônicas convivendo em um mesmo ambiente e, competindo pelo mesmo recurso (substrato).

MATERIAL E MÉTODOS

Este trabalho teve como finalidade avaliar o processo de ocupação do substrato (hábitat) por duas espécies de algas bentônicas com características morfológicas distintas, quais sejam: a) *Nostoc* sp. – uma alga azul (filo Cyanobacteria) que forma uma colônia macroscópica abrigando filamentos heterocitados envoltos por um abundante conteúdo mucilaginoso; b) *Spirogyra* sp. – uma alga verde (filo Streptophyta) que forma tufos de longos filamentos, com um sistema de fixação pouco elaborado constituído por rizoides ou expansão mucilaginosa de algumas células. O experimento permitiu analisar o tempo de ocupação inicial e a capacidade competitiva das duas espécies em um mesmo ambiente aquático, conforme descrito a seguir.

Descrição do experimento laboratorial

O ambiente artificial utilizado foi constituído de um aquário (0,5 X 1,0 X 0,5 metros de altura, comprimento e largura respectivamente) com volume aproximado de 0,250 m³, o qual foi preenchido com 150 litros de água (proveniente do mesmo ambiente aquático onde as algas utilizadas no experimento foram coletadas – tanques de piscicultura) e mantido sob aeração contínua (com auxílio de bomba de aeração). No fundo do aquário foram depositadas um total de 18 rochas (seixos e pequenos matacões) de diferentes tamanhos (5-15 cm de comprimento), as quais constituíram o substrato disponível para ocupação/colonização das algas. As rochas foram obtidas de ambientes aquáticos naturais (rios/lagos), sendo as mesmas lavadas e secas adequadamente para eliminar qualquer tipo de propágulo algal antes da colocação destas no aquário. Juntamente com as rochas ‘estéreis’ foram depositados fragmentos (pequenas colônias ou massa filamentosa) consistindo de 10 gramas de peso fresco de material algal de *Nostoc* sp. e *Spirogyra* sp. (obtidas do mesmo local, coletadas e imediatamente levadas para o laboratório) dispostas sobre as rochas de modo aleatório. As massas colonizadoras de algas foram dispostas a uma distância de aproximadamente 20cm uma da outra, para que ambas se estabelecessem no ambiente.

A avaliação do processo de ocupação do substrato foi realizada a cada sete dias durante um período de 42 dias, perfazendo um total de seis avaliações. O tempo final foi determinado a partir do início da senescência das algas com base na detecção de células mortas. A colonização foi averiguada a partir de dois métodos de análise da abundância: 1) porcentagem de cobertura do substrato, obtida a partir da técnica de estimativa percentual visual (Necchi Júnior *et al.*, 1995b), tomada para cada uma das rochas presentes; 2) área da cobertura algal em cada um dos substratos, obtido a partir da análise de imagens digitais de cada uma das rochas avaliadas (Tonetto *et al.*, 2012). Para esta técnica foram utilizadas imagens digitais, em cada

uma das datas avaliadas, de cada uma das rochas dispostas no aquário. As imagens consistiram de fotografias tiradas a uma altura de 15 cm das rochas e analisadas utilizando o software Image J para a quantificação da área de cobertura (e posterior estimativa da porcentagem de cobertura) de cada uma das espécies avaliadas. Segundo Tonetto *et al.* (2012) este método é mais acurado para a determinação da área de ocupação de macroalgas bentônicas quando comparado com a técnica de estimativa visual.

Análise dos dados

Inicialmente a relação entre os métodos de avaliação da abundância foi testada através do teste de correlação utilizando o coeficiente r de Pearson. O estágio sucessional de cada espécie foi determinado pela análise de correlação (r de Pearson) entre o tempo de colonização e a porcentagem de cobertura dos táxons, sendo os dados interpretados como segue (McCormick & Stevenson, 1991): correlação negativa entre tempo e abundância, a espécie é classificada como sucessional inicial (pioneira); se não ocorrer correlação significativa, a espécie é considerada sucessional indiferente; se houver correlação positiva entre tempo e abundância, a espécie é considerada como sucessional tardia (clímax).

Em seguida, para cada uma das datas amostradas, foi calculado a largura de nicho de *Nostoc* sp. e *Spirogyra* sp., para avaliar o grau de especialização de cada população. Para tanto, foi utilizado o índice padronizado de Levin (Krebs, 1989): $Ba = (B - 1)/(n - 1)$, onde Ba : largura de nicho, $B = 1/\sum(p_{xi})^2$, p_{xi} : abundância relativa da espécie na unidade amostral i (x_i/X), $X = \sum x_i$ e n = número total de amostras. Os valores variam dentro de uma escala de 0 a 1.

A sobreposição de nichos foi estimada pelo índice de Schoener (Krebs, 1989) entre as duas espécies constituintes da comunidade: $P_{jk} = [\sum (\text{mínimo } p_{ij}, p_{ik})] 100$, onde P_{jk} = Sobreposição de nicho (%) entre as espécies j e k para cada data avaliada; $\text{mínimo } p_{ij}$ e p_{ik} = abundância proporcional (porcentagem de cobertura) para cada espécie dentro de cada rocha. Este índice foi aplicado para avaliar eventuais diferenças no uso do substrato e interpretado da seguinte forma (segundo French & Chambers, 1996): competição, quando o valor de sobreposição de nicho é superior a 50%; partição, quando o valor é inferior a 50%.

Possíveis diferenças ou similaridades na porcentagem de cobertura entre *Nostoc* sp. e *Spirogyra* sp., para ambos os métodos de análise da abundância e em cada uma das datas, foram avaliadas pelo teste t de Student. Todas as análises foram realizadas utilizando o programa estatístico Past.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

A correlação positiva e significativa entre as duas técnicas empregadas para a análise da abundância de algas bentônicas (Fig. 1), mostra que ambas as técnicas podem ser recomendadas, sendo que as mesmas possuem vantagens e desvantagens. A técnica de estimativa visual, embora menos precisa, apresenta maior aplicabilidade por ser simples e rápida, sem necessidade de qualquer equipamento, condições ideais para avaliações diretas em campo, tornando o processo mais ágil. A avaliação da área de cobertura por imagens, mais trabalhosa e demorada, apresenta uma acuracidade muito maior, com dados precisos da ocupação de algas bentônicas no substrato (Fig. 1).

Necchi Júnior *et al.* (1995b), ao comparar diferentes técnicas de amostragem (transeção, pontos e quadrados), tenham observado diferenças quanto a alguns aspectos avaliados, assim

como a frequência de ocorrência e a distribuição espacial de espécies (basicamente devido ao tamanho da área amostrada em um segmento de ambiente lótico), os autores concluíram que todas as técnicas são comparáveis com relação à porcentagem de cobertura obtida. Tonetto *et al.* (2012), ao proporem a técnica de avaliação da abundância de macroalgas através de análise de imagens, salientaram a baixa acuracidade dos demais métodos, embora os autores compreendam a importância do método de estimativa visual, por ser uma técnica não destrutiva e amplamente difundida. A análise de imagem do substrato apresenta, entretanto, valores mais realistas da abundância de algas bentônicas, resultando em dados mais precisos, tornando o método mais adequado para abordagens que requerem este nível de precisão (Tonetto *et al.*, 2012).

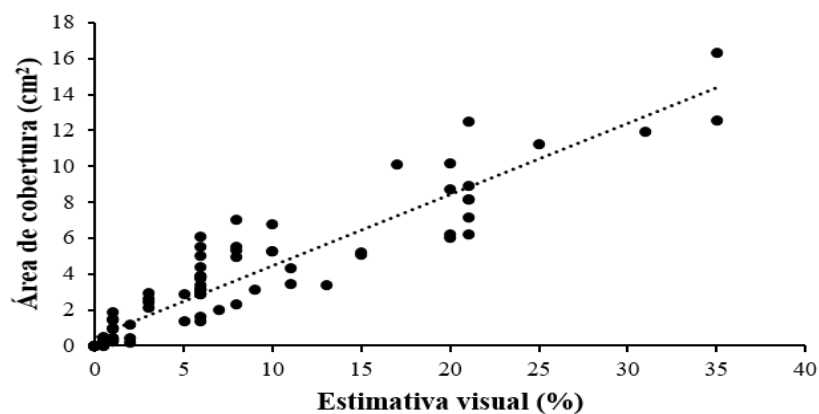


FIGURA 1. Relação entre as técnicas para avaliação de abundância (técnica de estimativa visual e avaliação da área real de cobertura) das duas espécies de algas bentônicas (*Nostoc* sp e *Spirogyra* sp) em substrato rochoso.

Assim como comumente observado para algas bentônicas em ambiente natural, a abundância das espécies avaliadas neste estudo foi extremamente baixa. Ambas as metodologias empregadas mostraram valores abaixo dos 10% de cobertura (Fig. 2). *Spirogyra* sp. apresentou valores mais elevados e crescentes ao longo do período avaliado, enquanto que *Nostoc* sp. mostrou valores oscilantes, com pequeno decréscimo nas duas últimas semanas avaliadas (Fig. 2).

A baixa abundância observada pode parecer, num primeiro momento, um resultado do processo inicial da colonização, mas na verdade tem sido descrita como típica para comunidades de macroalgas bentônicas em ambientes naturais (Krupek *et al.*, 2012). Tais resultados podem estar relacionados com condições ambientais específicas em cada local de ocorrência, sendo o substrato um dos fatores mais relevantes à ocupação do espaço. Tanto fatores como o tamanho das partículas que compõem o substrato e sua distribuição no espaço quanto características em microescala (p.ex. imperfeições como fendas, saliências e reentrâncias presentes na superfície da rocha) podem ser importantes na ocupação e distribuição de algas bentônicas (Dudley & D'Antonio, 1991, Taniguchi & Tokeshi, 2004, Tonetto, 2010, Krupek *et al.*, 2012). Tais características tornam o substrato um habitat altamente complexo, sendo tal condição particularmente importante para a colonização de organismos sésseis. Algas bentônicas oferecem um grande número de recursos a serem utilizados, favorecendo o processo de colonização inicial, o qual é um fator chave no estabelecimento e crescimento destes organismos (Taniguchi & Tokeshi, 2004, Tonetto *et al.*, 2014).

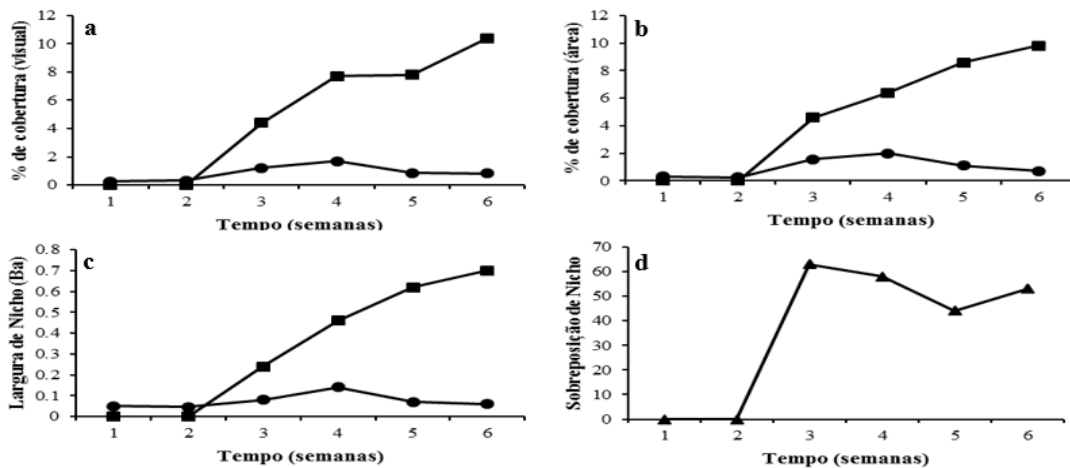


FIGURA 2. Desempenho temporal de *Spirogyra* sp. (-■-) e *Nostoc* sp. (-●-). a) Variação temporal da abundância obtida a partir do método da análise visual; b) variação temporal da abundância obtida a partir do método da área ocupada; c) variação temporal na largura de nicho de cada uma das espécies; d) variação temporal da sobreposição de nicho (-▲-) entre as espécies avaliadas.

Apesar do substrato exercer influência marcante, as características particulares de cada organismo também devem ser consideradas. Segundo Branco *et al.* (2008) a complexa estrutura de comunidades de algas bentônicas só pode ser compreendida a partir da análise particular das relações ambientais e de grupos (filos) específicos de algas. Neste sentido, características biológicas específicas de cada táxon, como forma de crescimento, tamanho celular e sistema de fixação, podem ser importantes no processo de ocupação do habitat.

Conforme Branco *et al.* (2014), confirmaram para Cyanobacteria, e extrapolamos para *Nostoc* sp. neste estudo, a dispersão e posterior ocupação do hábitat desta espécie pode ser facilitada por algumas características específicas a saber: a) presença de células resistentes – acinetos, que podem resistir a longos períodos de estresse (p.ex. seca); b) células e mesmo organismos de pequeno tamanho o que pode facilitar o processo de dispersão. Mesmo assim, *Nostoc* sp. não apresentou ampla distribuição espacial, tendo baixa abundância durante todo o processo, o que pode ser devido à forte influência das condições ambientais locais sobre este grupo em particular (Krupek *et al.*, 2012, Branco *et al.*, 2014).

Para *Spirogyra* sp. em particular, que apresentou valores maiores e crescentes ao longo do tempo quando comparado com *Nostoc* sp., a explicação pode estar relacionada tanto a organização do talo (longos filamentos) quanto a forma de ocupação do meio (metafítica, sem um sistema de fixação especializado). A grande quantidade de longos filamentos, formados rapidamente e presos frouxamente ao substrato promovem um aumento significativo na área de superfície da alga em relação ao ambiente circundante o que por sua vez, favorece uma maior taxa de absorção de nutrientes refletindo na maior abundância observada (Branco & Necchi Júnior, 1997, Stevenson, 1997, Santos & Krupek, 2016). Aliado às características bióticas, condições ambientais específicas também podem ter influenciado na maior abundância de *Spirogyra* sp. em relação a *Nostoc* sp. Ambientes com substratos de maior tamanho, mais estáveis e com maior área para colonização, além de baixa velocidade de correnteza, típica de regiões de remanso em ambientes lóticos naturais (e similar ao utilizado neste experimento) são reconhecidamente descritos como ideais para esta alga, devido a suas características já descritas acima (Stevenson *et al.*, 1996, Krupek, 2007, Santos & Krupek, 2016).

A avaliação do estágio sucessional de cada uma das espécies confirmou as características acima expostas, pois *Nostoc* sp. foi classificada como indiferente ($r=0,485$; $p>0,05$), enquanto que *Spirogyra* sp. foi classificada como uma espécie clímax ($r=0,996$; $p<0,001$). Associado a isto, os baixos valores de largura de nicho encontrados para *Nostoc* sp.

(Fig. 2c), demonstram a alta especificidade da espécie, enquanto os valores mais elevados obtidos para *Spirogyra* sp. mostram que esta espécie é mais generalista quanto ao uso do substrato. Santos & Krupek (2016), descreveram *Spirogyra* sp. como espécie clímax em um riacho da região sul do estado do Paraná, encontrando um rápido aumento na abundância durante períodos finais do processo de colonização (aproximadamente 50 dias). Dentre os fatores apontados para explicar tal condição, os autores citaram a ausência de competição e a disponibilidade de nutrientes proveniente do fluxo contínuo do sistema lótico avaliado (com velocidades da correnteza moderadas, minimizando o efeito negativo da corrente sobre os filamentos). Neste estudo, a colonização foi mais rápida, atingindo o auge em um tempo mais curto (42 dias – período em que a senescência do material iniciou). Tal fato pode ser explicado, justamente pela presença de espécie competidora no espaço (Fig. 2d), além da diminuição do recurso no sistema estudado (devido à ausência de fluxo e circulação de nutrientes). Somando-se a isto a capacidade generalista de uso do substrato favoreceu esta alga durante o período avaliado.

Por outro lado, *Nostoc* sp. mostrou-se mais seletiva ao ambiente ocupado e sem uma resposta específica ao tempo de colonização. Krupek *et al.* (2013) estudaram características de microhabitat de *Tolypothrix distorta* (uma Cyanobacteria com características morfológicas similares à *Nostoc* sp.) e encontraram ocorrência em uma ampla diversidade de microambientes, sendo tal condição associada a características como organização do talo (emaranhado) e presença de bainha de mucilagem. Tais propriedades permitem maiores chances de sobrevivência em um ambiente variável. Tal condição, entretanto, difere o ambiente simulado neste estudo (relativamente homogêneo e sem variáveis estressantes). Neste sentido, a maior taxa energética necessária a produção de um talo mais complexo (ampla bainha de mucilagem e presença de heterócito) pode ter sido o fator controlador da abundância de *Nostoc* sp neste estudo (Dodds *et al.*, 1995). O tipo morfológico (massa mucilagínosa) desta alga pode também ter exercido influência na menor abundância e distribuição observada. Segundo Sand-Jensen *et al.*, (2009), a forma esférica das colônias de *Nostoc* deve promover um auto sombreamento aos filamentos internos proporcionando uma diminuição na taxa fotossintética, conseqüentemente no crescimento do organismo. Aliado a isto, os baixos valores de largura de nicho obtidos para *Nostoc* sp., assim como verificado para *T. distorta* (Krupek *et al.*, 2013) sustentam tal pressuposto e pode ser uma característica do grupo como um todo.

A sobreposição de nicho entre as espécies (Fig. 2d), com exceção das primeiras semanas onde *Nostoc* sp. foi a única espécie ocorrente, esteve entre 44 a 63%, o que demonstra que, embora em baixa abundância, houve competição por espaço entre as duas espécies. Interações ecológicas entre espécies podem ser influenciadas, entre outros fatores, por características locais como o nicho ecológico e os mecanismos de dispersão dos organismos. Neste sentido, Swan & Brown (2011) afirmam que o entendimento da composição de comunidades bentônicas só pode ser compreendido a partir do reconhecimento das condições ambientais específicas e das interações entre as espécies coexistentes.

Embora *Nostoc* sp. tenha tido maior sucesso inicial durante o processo de colonização, *Spirogyra* sp. mostrou-se mais competitiva nas condições testadas. Sand-Jensen *et al.* (2009) observaram, durante o processo de colonização em ambiente natural, o desenvolvimento inicial de uma matriz mucilagínosa algal. Resultado similar foi descrito por Branco *et al.* (2005), onde a espécie *Stigeoclonium amoenum* (a qual possui um talo do tipo mucilagínoso) foi pioneira na colonização do substrato, declinando posteriormente com o aparecimento de espécies filamentosas. Tais resultados, similares ao observado para *Nostoc* sp. neste estudo, são explicados pela menor competitividade por nutrientes por algas mucilagínosas. Segundo Steinman *et al.* (1992), espécies mucilagínosas são menos eficientes na aquisição de nutrientes

(fósforo em particular), o que explicaria sua ocupação inicial, quando a disponibilidade deste elemento é maior. Este padrão foi confirmado neste estudo.

Após o estabelecimento de *Spirogyra* sp. esta, mais hábil na utilização de nutrientes e com um talo mais simples e de crescimento mais rápido, apresentou maior abundância ao longo do tempo, o que lhe conferiu maior competitividade frente a *Nostoc* sp. menos competitiva considerando o tempo avaliado. O rápido aumento na ocupação e abundância de *Spirogyra* sp. pode ainda ser associado a presença desta matriz mucilaginosa formada por *Nostoc* sp., sustentada pela co-ocorrência das espécies na maioria das rochas avaliadas e confirmada pelos valores de sobreposição de nicho. Associado a este fator, Krupek *et al.* (2014) salientaram ainda, a facilidade de produção de propágulos algais por parte de *Spirogyra* sp. (filamentos livres que se desprendem facilmente da massa algal macroscópica), outro fator importante durante a colonização e consequente ocupação do substrato.

Os valores do teste *t* obtidos para a abundância (% de cobertura) em ambos os métodos de avaliação do substrato foram os seguintes: a) análise visual: $t = -2,339$; $p < 0,001$; b) análise da área de cobertura: $t = -2,254$; $p < 0,01$ (Fig. 3). A diferença na área de cobertura obtida entre as espécies reforça os resultados expostos acima e confirma a correlação entre as características específicas de cada espécie e o tempo de colonização.

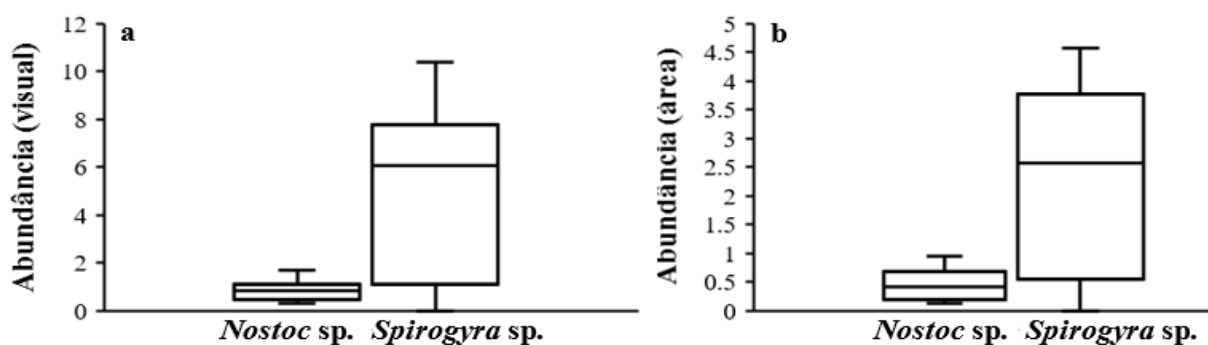


FIGURA 3. Valores (máximo, mínimo, 1º e 3º quartis e média) de abundância (% de cobertura percentual) obtidos para *Nostoc* sp e *Spirogyra* sp obtidos em ambos os métodos de avaliação: análise visual (a) e área de cobertura (b).

As particularidades de cada espécie e suas respostas específicas às condições apontam as singularidades das duas algas estudadas, embora as rápidas respostas observadas seja uma característica comumente observada em algas bentônicas, as quais tipicamente apresentam uma história de vida curta e estruturas reprodutivas e morfológicas relativamente simples (Krupek *et al.*, 2007).

AGRADECIMENTOS

À Fundação Araucária e a PRPPG da Unespar pelo auxílio financeiro (ID. 1340, edital 03/2015).

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ALLAN, J.D. & CASTILHO, M.M. 2007. Stream Ecology: structures and functions of running waters. Second Edition. Springer, Netherlands, 436 p.

- BORGES, F.R. & NECCHI JÚNIOR, O. 2006. Patterns of spatial distribution in macroalgal communities from tropical lotic ecosystems. *Revista Brasileira de Botânica* 29:669-680.
- BOJORGE-GARCÍA, M.G. & CANTORALURIZA, E.A. 2016. La importancia ecológica de las algas em los ríos. *Hidrobiológica* 26(1):1-8.
- BRANCO, C.C.Z. & NECCHI JÚNIOR, O. 1996. Survey of stream macroalgae of eastern Atlantic Rainforest of São Paulo State, southeastern Brazil. *Archiv für Hydrobiologie* 80:35-57.
- BRANCO L.H.Z. & NECCHI JÚNIOR, O. 1997. Seasonality of macroalgae in three tropical drainage basins in São Paulo State, southeastern Brazil. *Archiv für Hydrobiologie* 141(2):75-91.
- BRANCO, L.H.Z. & NECCHI JÚNIOR, O. 1998. Distribution of macroalgae in three tropical drainage basins in Sao Paulo State, southeastern Brazil. *Archiv für Hydrobiologie* 142:241-256.
- BRANCO, C.C.Z., BRANCO, L.H.Z., MOURA, M.O. & BERTUSSO, F.R. 2005. The succession dynamics of a macroalgal community after a flood disturbance in a tropical stream from Sao Paulo State, southeastern Brazil. *Revista Brasileira de Botânica* 28:267-275.
- BRANCO C.C.Z., BISPO P.C., PERES C.K., TONETTO A.F. & BRANCO, L.H.Z. 2014. The roles of environmental conditions and spatial factors in controlling stream macroalgal communities. *Hydrobiologia* 732(1):123-132.
- DODDS, W.K., GUDDERAND, D.A. & MOLLENHAUER, D. 1995. The ecology of *Nostoc*. *Journal of Phycology* 31:2-18.
- DUDLEY, T.L. & D'ANTONIO, C.M. 1991. The effects of surface texture, grazing, and disturbance on macroalgal establishment in streams. *Ecology* 72(01):297-304.
- FRENCH, T.D. & CHAMBERS, P.A. 1996. Habitat partitioning in riverine macrophyte communities. *Freshwater Biology* 36:509–520.
- JENSEN, S.K., ANE, L.R. & BORUM, A.J. 2009. Metabolism and resources of spherical colonies of *Nostoc zetterstedtii*. *Limnological Oceanography* 54(4):1282–1291.
- KREBS, C.J. 1989. *Ecological methodology*. New York: Harper & Row, Publ. 654 p.
- KRUPEK, R.A., BRANCO, C.C.Z. & PERES, C.K. 2007. Distribuição ecológica das comunidades de macroalgas da bacia de drenagem do Rio das Pedras, região centro-sul do estado do Paraná, sul do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 30(2):173-182.
- KRUPEK, R.A. 2007. Relação entre área de superfície do substrato e abundância de duas algas verdes filamentosas em um riacho da região Centro-Sul do Estado do Paraná. *Estudos de Biologia*, 29(68/69):291-296.

- KRUPEK, R.A., BRANCO, C.C.Z. & PERES, C.K. 2008. Levantamento florístico das comunidades de macroalgas da bacia do Rio das Pedras, região centro-sul do estado do Paraná, sul do Brasil. *Hoehnea* 35(2):189-208.
- KRUPEK, R.A., BRANCO, C.C.Z. & PERES, C.K. 2013. Microhabitat de *Tolypothrix distorta* Kütz. ex Bornet & Flahault (Microchaetaceae, Cyanophyta) em dois riachos da região Centro-Sul do Estado do Paraná, Brasil. *Hoehnea*, 40(4):595-600.
- KRUPEK, R.A., BRANCO, C.C.Z. & PERES, C.K. 2012. Spatial variations at diferente observational scales and the seasonal distributions of stream macroalgae in a Brazilian subtropical region. *Brazilian Journal of Botany* 35(3):249-57.
- KRUPEK, R.A., EMPINOTTI, A. SANTOS, R.K. & ARAÚJO, E.A.T. 2014. Influence of physical characteristics of environment (light and current velocity) on the substrate occupation by *Spirogyra* sp. in stream ecosystems. *Brazilian Journal of Botany* 37(4):453-459.
- MCCORMICK, P.V. & STEVENSON, R.J. 1991. Mechanisms of benthic algal succession in lotic environments. *Ecology* 72:1835-1848.
- NECCHI JÚNIOR, O., BRANCO, C.C.Z. & BRANCO, L. H. Z. 1995a. Distribution of stream macroalgae in the northwest region of São Paulo State, southeastern Brazil. *Hydrobiologia* 299:219- 230.
- NECCHI JÚNIOR, O., BRANCO, L.H.Z. & BRANCO, C.C.Z. 1995b. Comparison of three techniques for estimating periphyton abundance in bedrock streams. *Archiv für Hydrobiologie* 134:393-402.
- NECCHI JÚNIOR, O., BRANCO, C.C.Z. & BRANCO, L.H.Z. 2000. Distribution of stream macroalgae in São Paulo State, southeastern Brazil. *Algological Studies* 97:43-57.
- PERES, C.K., BRANCO, C.C.Z. & KRUPEK, R.A. 2009. Distribuição ambiental e dinâmica temporal das comunidades de macroalgas da Serra da Prata, Estado do Paraná, Sul do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 32:625-633.
- SAND-JENSEN K., RAUN A.L. & BORUM J. 2009. Metabolism and resources of spherical colonies of *Nostoc zetterstedtii*. *Limnology and Oceanography* 54:1282–1291.
- SANTOS, S.F. & KRUPEK, R.A. 2016. Características microambientais de *Spirogyra* sp. em um ecossistema lótico. *Bioikos* 30(1):33-41.
- SHEATH, R.G. & COLE, K.M. 1992. Biogeography of stream macroalgae in North America. *Journal of Phycology* 28:448-460.
- SHEATH, R.G., MORISON, M.O., KORCH, J.E., KACZMARCZYK, D. & COLE, K.M. 1986. Distribution of stream macroalgae in southcentral Alaska. *Hydrobiologia* 135:259-269.
- SHEATH, R.G., HAMILTON, P.B., HAMBROOK, J.A. & COLE, K.M. 1989. Stream macroalgae of the eastern boreal forest region of North America. *Canadian Journal of Botany* 67:3353-3362.

- STEINMAN, A.D., MULHOLLAND, P.J. & HILL, W.R. 1992. Functional responses associated with growth forms in stream algae. *Journal of the North American Benthological Society* 11: 229–243.
- STEVENSON, R.J.; BOTHWELL, M.L. & LOWE, R.L. 1996. *Algal ecology: Freshwater benthic ecosystems* (p.150-81). San Diego: Academic Press.
- STEVENSON, R.J. 1997. Scale-dependent determinant sand consequences of benthic algal heterogeneity. *Journal of North American Benthological Society* 16(1):248-62.
- SWAN, C.M. & BROWN, B.L. 2011. Advancing the oryof community assembly in spatial structured environments: local vs regional processes in river networks. *Journal of the North American Benthological Society* 30:232–234.
- TANIGUCHI, H. & TOKESHI, M. 2004. Effects of habitat complexity on benthic assemblages in a variable environment. *Freshwater Biology* 49:1164–1178.
- TONETTO, A.F. 2010. Efeitos da irradiância e da composição espectral da luz sobre o estabelecimento e desenvolvimento de comunidades de macroalgas lólicas em substratos artificiais. Dissertação Mestrado 55 f., Universidade Estadual Paulista, Instituto de Biociências de Rio Claro.
- TONETTO, A.F., PERES, C.K. & BRANCO, C.C.Z. 2012. A new method to quantify macroalgae and a practical sampler for experimentation in lotic habitats. *Brazilian Journal of Biology* 72 (4):853-857.
- TONETTO, A.F., PERES, C.K., KHNAYFES, M.A. & BRANCO, C.C.Z. 2014. Effects of crevice size on the establishment of macroalgae in subtropical streams. *Brazilian Journal of Biology* 74 (4): 803-809.