

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE MARINGÁ
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA DE
AMBIENTES AQUÁTICOS CONTINENTAIS

VANESSA MAJEWSKI ALGARTE

O efeito dos fatores locais e de preditores espaciais sobre a estrutura das algas perifíticas em planície de inundação: uma perspectiva de metacomunidade

Maringá
2014

VANESSA MAJEWSKI ALGARTE

O efeito dos fatores locais e de preditores espaciais sobre a estrutura das algas perifíticas em planície de inundação: uma perspectiva de metacomunidade

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais do Departamento de Biologia, Centro de Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Maringá, como requisito parcial para a obtenção do título de Doutor em Ciências Ambientais.

Área de concentração: Ciências Ambientais

Orientadora: Prof.^a Dr.^a Liliana Rodrigues
Coorientador: Prof. Dr. Luis Mauricio Bini

Maringá
2014

"Dados Internacionais de Catalogação-na-Publicação (CIP)"
(Biblioteca Setorial - UEM. Nupélia, Maringá, PR, Brasil)

A394e Algarte, Vanessa Majewski, 1980-
 O efeito dos fatores locais e de preditores espaciais sobre a estrutura das algas
 perifíticas em planície de inundação: uma perspectiva de metacomunidade / Vanessa
 Majewski Algarte. -- Maringá, 2014.
 87 f. : il.

 Tese (doutorado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais)--Universidade
 Estadual de Maringá, Dep. de Biologia, 2014.
 Orientadora: Prof.ª Dr.ª Liliana Rodrigues.
 Coorientador: Prof. Dr. Luis Mauricio Bini.

 1. Algas perifíticas - Metacomunidade - Traços biológicos - Planície de inundação -
 Alto rio Paraná. 2. Algas perifíticas - Estrutura - Preditores espaciais - Planície de
 inundação - Alto rio Paraná. I. Universidade Estadual de Maringá. Departamento de
 Biologia. Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos
 Continentais.

CDD 23. ed. -579.8176409816
NBR/CIP - 12899 AACR/2

VANESSA MAJEWSKI ALGARTE

O efeito dos fatores locais e de preditores espaciais sobre a estrutura das algas perifíticas em planície de inundação: uma perspectiva de metacomunidade

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais do Departamento de Biologia, Centro de Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Maringá, como requisito parcial para obtenção do título de Doutor em Ciências Ambientais pela Comissão Julgadora composta pelos membros:

COMISSÃO JULGADORA

Prof.^a Dr.^a Liliana Rodrigues
Nupélia/Universidade Estadual de Maringá (Presidente)

Prof.^a Dr.^a Carla Ferragut
Instituto de Botânica/Núcleo de Pesquisa em Ecologia/USP

Prof. Dr. Éder André Gubiani
Universidade Estadual do Oeste do Paraná

Prof. Dr. Nadson Ressayé Simões
Universidade Federal do Pará

Dr.^a Susicley Jati
Universidade Estadual de Maringá (UEM)

Aprovada em: 24 de janeiro de 2014.

Local de defesa: Anfiteatro Prof. “Keshiyu Nakatani”, Nupélia, Bloco G-90, *campus* da Universidade Estadual de Maringá.

*Com carinho aos amores da minha vida,
meus alicerces e porto seguro...*

Ao meu companheiro Gabriel

Aos meus pais Terezinha e Osmar

Aos meus irmãos Adriana e Marcelo

Dedico!

AGRADECIMENTOS

♥ Sim! Este trabalho foi feito por muitas mãos e por muitos corações! ♥

Obrigada a todos que, de alguma forma, contribuíram para a realização e para a concretização deste trabalho!

De forma especial

♪ Deus, obrigada pela vida e por tudo que me foi concedido!

♪ Profa. Dra. Liliana Rodrigues “Lilica”, obrigada por ter me conduzido, desde a iniciação científica até aqui, de forma exemplar, sempre com muito carinho, determinação e paciência. Sem o seu incentivo constante eu não teria caminhado para tão longe e não teria chegado até aqui! Sou muito grata! Obrigada por tudo!
...Mãe Científica! Orientadora! Ética! Amiga! Mestre! Tu és inspiradora!

♪ Prof. Dr. Luis Mauricio Bini, obrigada por coorientar todas as etapas de desenvolvimento deste trabalho de modo tão gentil, por ter me recebido tão solícitamente no “LETS-UFG”, por todos os ensinamentos e por todo o tempo disponibilizado para me ajudar. O meu processo de formação não teria sido o mesmo sem o seu valioso auxílio!

♪ Pr. Dr. Victor L. Landeiro e Pr. Dr. Tadeu Siqueira, obrigada por todo auxílio com os manuscritos e dúvidas!

♪ Obrigada Prof.^a Dr.^a Claudia Bonecker, Dr.^a Luzia Rodrigues, Maria do Carmo Roberto e Prof. Dr. Sidinei Magela Thomaz por gentilmente cederem os dados para a realização deste trabalho.

♪ Prof.^a Dr.^a Carla Ferragut, Dr. Éder André Gubiani, Dr. Nadson Ressayé Simões, Dr.^a Susicley Jati, Prof.^a Dr.^a Sirlene Felisberto e Prof.^a Dr.^a Claudia Costa Bonecker obrigada por terem aceitado gentilmente o convite para participar da banca examinadora e contribuírem na etapa final deste trabalho.

♪ Maria Salete R. Arita e João F. Hidebrandt, obrigada pelo atendimento atencioso e por serem sempre solícitos comigo.

♪ Aldenir C. Oliveira e Jocemara C. dos Santos, obrigada pelos encaminhamentos referentes ao curso e à tese, sempre me auxiliando nas resoluções dos problemas.

♪ Ao Curso de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais (PEA), docentes e funcionários, por colaborarem na minha formação.

♪ Ao projeto PELD (Pesquisas Ecológicas de Longa Duração/CNPq, sítio 6), pelo suporte logístico para a realização desse trabalho e ao Nupélia/UEM (Núcleo de Pesquisas em Limnologia, Ictiologia e Aqüicultura), pelo suporte técnico-científico. A CAPES, por financiar meus estudos.

♪ Obrigada comunidade periférica e aos periféricos de coração! Andressa Bichoff, Bárbara Dunck, Carina Moresco, Érika Neif, Luciana Carapunarla, Natália Siqueira, Nicolli Osório, Jaques Zanon, Stefania Biolo. Vocês tornaram esse caminhar mais suave, os meus dias mais felizes e risonhos! Obrigada pela amizade e pelos socorros. “Ande”, Érika, Nicolli, Carina e “Stefs”, obrigada por toda a força na etapa final... Vocês foram imprescindíveis!

♪ Obrigada a todos os amigos do Curso de Pós-Graduação do PEA e a todos os amigos do Nupélia pela amizade e convivência harmoniosa!

♪ Obrigada Sybelle Bellay e Dilermando Lima pelo incentivo e motivação que me fizeram seguir e ingressar nesta empreitada. “Sy”, amiga-irmã, obrigada por todo o carinho, atenção e dedicação concedida! Só você para me fazer rir das dificuldades... Ai ai ai... “vamo que vamo”

♪ Danielle Goeldner, obrigada pela amizade, por ter me recebido carinhosamente em Goiânia, pela companhia sempre adorável, por ter me socorrido diversas vezes na falta de água e de luz, rs! Pelas conversas, risos, corridas e muitos cafés! Você fez a minha estada em Gyn ser maravilhosa e os meus dias mais felizes! Muito grata!

♪ Laryssa Negri e Leandro Negri – meus “Xuxus” - Sou imensamente agradecida por vocês fazerem parte da minha vida, por serem amigos tão sinceros e fiéis. Obrigada pela convivência alegre, fraterna, por todo amor e carinho. O meu caminhar foi, sem dúvida, muito mais divertido na companhia de vocês! Vocês são contagiantes!

♥ Mãezoca, Pai e meus amados irmãos, obrigada pelo apoio e incentivo constantes. Por nunca me deixarem desistir de um objetivo, mesmo que ele parecesse distante. Obrigada pela torcida! Vocês me deram força para continuar.

♥♥ Gabriel Rodrigues Porto de Sá, meu companheiro, cúmplice, minha Vida! Obrigada pelo carinho, apoio e injeções de ânimo incessantes ao longo de todo o meu caminhar. Obrigada por me ajudar a transpor as barreiras! Obrigada pela Sofie, minha companheira fiel e macia =^.^=
...Você é encantador e torna minha vida ainda mais feliz!

*“O que vale na vida não é o ponto de
partida e sim a caminhada.*

Caminhando e semeando, no fim

terás o que colher”

(Cora Coralina)

O efeito dos fatores locais e de preditores espaciais sobre a estrutura das algas perifíticas em planície de inundação: uma perspectiva de metacomunidade

RESUMO

Compreender o padrão de distribuição das espécies, bem como os fatores que influenciam sua abundância é um dos grandes objetivos da ecologia de comunidades. Os estudos que verificam estes padrões de distribuição das comunidades sob a perspectiva de metacomunidade buscam compreender como a estrutura de uma comunidade é determinada pelas condições locais e pelos efeitos da dispersão. Esta perspectiva permite uma visão mais abrangente dos padrões de distribuição das espécies e dos processos que determinam mudanças nas estruturas de comunidades. Neste contexto, este estudo apresentou o objetivo principal de avaliar a variação espacial da estrutura da comunidade de algas perifíticas em 30 ambientes da planície de inundação do alto rio Paraná em março de 2010. A relação entre a riqueza de espécies de algas perifíticas com as variáveis ambientais e espaciais também foi avaliada. “Desvendando a variação da riqueza da comunidade de algas perifíticas segundo uma abordagem de desconstrução” demonstrou a importância relativa de fatores locais e espaciais sobre a riqueza de espécies da comunidade como um todo e após ser decomposta em classes taxonômicas e nas estratégias de aderência, e.g., firmemente e frouxamente. “Partição da variação de comunidades perifíticas desconstruídas: o uso dos traços biológicos importa?” demonstrou a variação na composição de espécies de grupos de algas com distintas habilidades de dispersão, baseados nos traços biológicos das espécies, em relação a variáveis ambientais e espaciais. De modo geral, os resultados obtidos através da avaliação da variação da comunidade de algas perifíticas na planície de inundação do alto rio Paraná enfatizaram que os fatores ambientais, como as variáveis limnológicas, preponderaram na determinação da estrutura desta comunidade. Contudo, alguns grupos algais exibiram um forte componente espacial relacionado com a limitação da dispersão. Além disso, a desconstrução da comunidade de algas perifíticas, em grupos baseados na taxonomia e nos traços biológicos, permitiu a compreensão dos processos que determinaram o padrão de variação desta comunidade.

Palavras-chave: Algas perifíticas. Metacomunidade. Traços biológicos. Variável ambiental. Variável espacial. Planície de inundação. Alto rio Paraná.

Effects of local and spatial predictors on the periphytic algal structure in floodplains: a metacommunity perspective

ABSTRACT

One of the major objectives of community ecology is to comprehend the pattern of species distribution as well as which factors make them abundant. Studies verifying such patterns of community distribution seek to comprehend how local conditions and dispersion effects establish a community structure. This perspective enables a broader view of patterns of species distribution and the processes leading changes in community structures. In this context, the key objective of this study was to assess the spatial variation for the structure of periphytic algal community in 30 floodplain environments in upper Paraná River during March 2010. The relationship between species of periphytic algae and environmental, spatial variables was also assessed. Therefore, this study was divided into two chapters. The first chapter “Unraveling the variation in richness of periphytic algae community according to a deconstructive approach” aimed especially at assessing the relative importance of local and spatial factors on the richness of communities species as a whole subsequently being decomposed in taxonomic classes and adherence strategies, e.g., firmly and loosely. The second chapter “Partitioning of the variation in deconstructed periphytic algal communities: does the use of biological traits matter?” aimed at assessing the variation in the composition of algal groups species with distinct dispersion abilities based on species biological traits concerning both environmental and spatial variables. In general, the results obtained through the assessment of periphytic algae community variation in upper Paraná River floodplain revealed that environmental factors proved predominant in establishing the community structure. Nevertheless, some of the algal groups presented a strong spatial component regarding dispersion limitation. Furthermore, the deconstruction of the periphytic algal community for groups based on taxonomy and biological traits enabled a better understanding of the processes involved in establishing the variation pattern for this community.

Keywords: Periphytic algae. Metacommunity. Deconstruction. Biological traits. Environmental variable. Spatial variable. Floodplain. Upper Paraná River.

Tese elaborada e formatada conforme as normas das publicações científicas:
**Phycologia*. Disponível em: <<http://www.editorialmanager.com/phycologia/>>

***Hydrobiologia*. Disponível em: <<http://www.editorialmanager.com/hydr/>>
Artigo submetido para publicação em 07/05/2013 e aceito em 05/10/2013
DOI 10.1007/s10750-013-1711-6

SUMÁRIO

| | |
|--|----|
| 1 INTRODUÇÃO GERAL | 13 |
| REFERÊNCIAS | 16 |
| | |
| 2 DESVENDANDO A VARIAÇÃO DA RIQUEZA DA COMUNIDADE DE ALGAS PERIFÍTICAS SEGUNDO UMA ABORDAGEM DE DESCONSTRUÇÃO | 18 |
| RESUMO | 18 |
| ABSTRACT | 19 |
| 2.1 INTRODUÇÃO..... | 20 |
| 2.2 MATERIAIS E MÉTODOS..... | 22 |
| 2.2.1 Área de estudo | 22 |
| 2.2.2 Amostragem e delimitação dos grupos de algas perifíticas..... | 23 |
| 2.2.3 Variáveis limnológicas | 25 |
| 2.2.4 Comunidades fitoplanctônicas e de macrófitas aquáticas | 26 |
| 2.2.5 Variáveis espaciais | 27 |
| 2.2.6 Análise dos dados | 28 |
| 2.3 RESULTADOS | 29 |
| 2.3.1 Riqueza das classes taxonômicas e das estratégias de aderência das algas perifíticas | 29 |
| 2.3.2 Variação dos parâmetros limnológicos e de outras comunidades aquáticas | 31 |
| 2.3.3 Partição da variância da riqueza das classes taxonômicas e das estratégias de aderência das algas perifíticas | 31 |
| 2.4 DISCUSSÃO | 35 |
| 2.5 CONSIDERAÇÕES FINAIS | 38 |
| REFERÊNCIAS | 39 |
| | |
| 3 PARTIÇÃO DA VARIAÇÃO DE COMUNIDADES PERIFÍTICAS DESCONSTRUÍDAS: O USO DOS TRAÇOS BIOLÓGICOS IMPORTA? | 48 |
| RESUMO | 48 |
| ABSTRACT | 49 |
| 3.1 INTRODUÇÃO..... | 50 |
| 3.2 MATERIAIS E MÉTODOS..... | 53 |
| 3.2.1 Área de estudo | 53 |
| 3.2.2 Variáveis ambientais | 55 |
| 3.2.3 Amostragem da comunidade perifítica..... | 56 |
| 3.2.4 Desconstrução da comunidade perifítica..... | 56 |
| 3.2.5 Variáveis espaciais | 57 |
| 3.2.6 Análise dos dados | 57 |
| 3.3 RESULTADOS | 58 |
| 3.4 DISCUSSÃO | 63 |
| REFERÊNCIAS | 67 |
| 4 CONSIDERAÇÕES FINAIS | 75 |
| ANEXO A – Artigo científico..... | 76 |

1 INTRODUÇÃO GERAL

A teoria de metacomunidade adiciona, em relação à visão tradicional da ecologia de comunidades, a dispersão dos organismos entre manchas distintas de habitat como um processo chave na estruturação das comunidades em uma região. Nesse contexto, esta teoria prediz que as comunidades distribuídas em distintas manchas de habitat, podem apresentar alterações de sua estrutura e dinâmica devido ao efeito da interação de espécies e ao efeito de fatores abióticos (Hillebrand & Blenckner, 2002; Leibold *et al.*, 2004) e diferenciar-se em escalas de tempo e espaço (Souza, 1985). Essas comunidades que são conectadas por meio de dispersão e que interagem potencialmente podem ser denominadas de metacomunidades (Wilson, 1992).

Os padrões de variações espaço-temporal nas metacomunidades são um reflexo amplo de mudanças na paisagem que influenciam as taxas de dispersão e a importância dos processos regionais e locais para estruturação das comunidades (Pickett & White, 1985). Assim, as estruturas de comunidades locais inseridas numa metacomunidade são resultados de processos locais (e.g., interações bióticas e abióticas) e de processos regionais (e.g., distância entre as manchas de habitat e “pool” de dispersão) que regulam a chegada e saída de indivíduos nas comunidades (Leibold *et al.*, 2004).

O principal foco do estudo de metacomunidades é verificar como a dispersão dos organismos entre comunidades locais altera as dinâmicas locais e, posteriormente, a estrutura das comunidades (Beisner *et al.*, 2006; Mihaljevic, 2012). Por outro lado, a teoria de metacomunidade pressupõe que gradientes ambientais também podem influenciar as taxas demográficas das espécies e, portanto, as estruturas das comunidades locais. Nesse contexto, Leibold *et al.* (2004) criaram quatro modelos ou tipos de metacomunidades - “dinâmica de manchas” (PD), “species sorting” (SS), “efeito de massa” (ME) e modelo neutro (NM) – que diferem principalmente em dois tipos de suposições: se as manchas são homogêneas ou heterogêneas em relação à condições abióticas e, se as condições de dispersão dos organismos entre as manchas é limitada, eficiente ou alta (Holyoak *et al.*, 2005). Contudo, dificilmente as comunidades aderem à apenas um dos modelos de metacomunidade (Leibold *et al.*, 2004; Logue *et al.*, 2011).

A partição de variância baseado em análises canônicas é o método mais utilizado em estudos que objetivam verificar quanto da variação de uma comunidade (Y) é explicada pelas variáveis ambientais (X) e espaciais (W) (Legendre, 2008), ainda que

seu uso apresente algumas limitações (Gilbert & Bennett, 2010; Smith & Lundholm, 2010). Assim, a variação da comunidade pode ser decomposta no componente determinado pelas variáveis ambientais [a], no componente formado pela associação entre as variáveis ambientais e espaciais [b], no componente determinado pelas variáveis espaciais [c] e no resíduo [d] (Figura 1, Legendre, 2008).

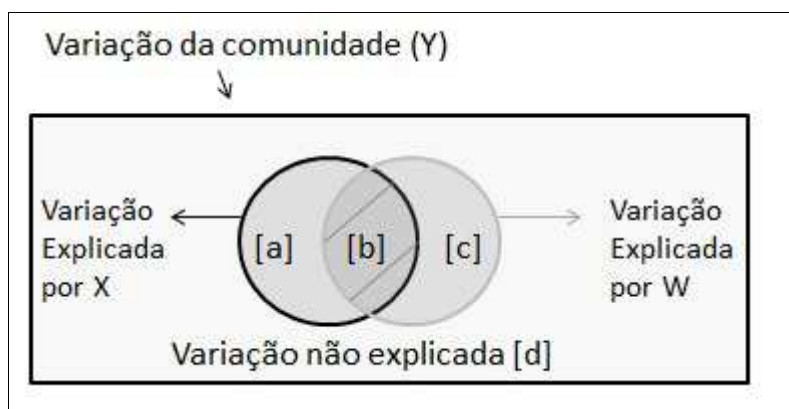


Figura 1. Representação da partição da variação da comunidade (Y) em relação às variáveis ambientais (X) e espaciais (W), adaptado de Legendre (2008). O retângulo representa a variação da comunidade não explicada e a fração [b] representa a intersecção dos componentes [a] e [c]. (Para maiores detalhes ver Legendre, 2008).

Os modelos baseados na partição da variação da comunidade podem apresentar baixos valores de explicação que são muitas vezes relacionados com a associação de espécies que respondem a diferentes tipos de variáveis explanatórias, entre outros fatores. Nesse sentido, estudos recentes têm dividido as comunidades locais segundo traços biológicos ou características específicas, e.g., tamanho do corpo, modos de dispersão (De Bie *et al.*, 2012), que possam ser utilizadas como substitutos para a eficiência de dispersão na busca de testar hipóteses mais específicas em relação aos fatores que determinam a estruturas dessas comunidades.

Com relação aos microrganismos, embora eles apresentem elevados tamanhos populacionais e apresentem dispersão passiva eficiente (O'Malley, 2007), diversos estudos têm demonstrado que esses organismos podem apresentar diferentes padrões espaciais, provavelmente relacionados com a suscetibilidade de dispersão (Wetzel *et al.*, 2012). Para esses organismos a utilização de uma abordagem de desconstrução da

comunidade, ou seja, separar as espécies de acordo com algum traço biológico compartilhado pode auxiliar no entendimento dos processos que determinam seu padrão de distribuição (Marquet *et al.*, 2004).

As algas perifíticas constituem um excelente modelo para testar hipóteses relacionadas com os diferentes modelos de metacomunidades. As espécies colonizam habitat bem definidos e podem propagar facilmente para diversos ambientes aquáticos por meio dos movimentos da água. O estudo desta comunidade sob a perspectiva da teoria de metacomunidade propicia maior conhecimento sobre os padrões de variação desta comunidade e os principais fatores relacionados com essas variações.

Esta comunidade compreende um grupo diverso de organismos que vivem aderidos a qualquer tipo de substrato submerso, vivo ou morto, orgânico ou inorgânico (Wetzel, 1983) e possui importantes funções em rios, riachos, lagos e em planície de inundação (Stevenson, 1996). As planícies de inundação, em particular, constituem-se habitat ideal para o seu desenvolvimento, por apresentar abundante substrato para a colonização e desenvolvimento na região litorânea, como macrófitas aquáticas e sedimento (Goldsborough & Robinson, 1996).

A estrutura das algas perifíticas de ambientes aquáticos continentais pode ser alterada por três fatores principais como: *i*) disponibilidade de área para sua colonização e desenvolvimento; *ii*) particularidades de cada espécie na utilização dos recursos e interação com outras espécies e *iii*) capacidade de dispersão. As barreiras de dispersão, assim como a presença de certos traços biológicos, podem limitar as rotas de dispersão em um habitat e conseqüentemente definir o “pool” de espécies locais (Stevenson, 1996) ou conferir menor eficiência na dispersão (Wetzel *et al.*, 2012), respectivamente.

A grande capacidade de dispersão (Round, 1985) e a ampla tolerância ambiental apresentada pelas algas perifíticas permitem que vários habitats locais sejam colonizados (McCormick, 1996). Assim, o alto potencial de imigração, ou seja, a probabilidade das células disponíveis na coluna da água aderirem-se ao substrato e o alto potencial de emigração, a probabilidade das células aderidas no substrato contribuírem para o “pool” de células a deriva, compreendem diferentes estratégias que aumentam a possibilidade de colonização de habitats disponíveis (McCormick, 1996).

Com exceção do estudo desenvolvido por Wetzel *et al.* (2012), os estudos realizados para a comunidade de algas perifíticas no Brasil tem focado em avaliar os aspectos relacionados com a estrutura e dinâmica desta comunidade em função de variáveis locais. No presente estudo, a importância relativa das variáveis ambientais e

de preditores espaciais em explicar a variação da comunidade de algas perifíticas foi investigado de modo geral e, depois de desconstruir esta comunidade de acordo com os traços biológicos (e.g., forma de aderência no substrato e tamanho). Este trabalho foi estruturado em dois aspectos nos quais buscou-se:

i) Avaliar a importância relativa de fatores locais e espaciais sobre a riqueza de espécies da comunidade como um todo e após ser decomposta em classes taxonômicas e nas estratégias de aderência, e.g., firmemente e frouxamente. (Capítulo I).

ii) Avaliar a variação na composição de espécies de grupos de algas com distintas habilidades de dispersão, baseados nos traços biológicos das espécies, em relação a variáveis ambientais e espaciais. (Capítulo II).

REFERÊNCIAS

Beisner, B.E., Peres-Neto P.R., Lindstrom E.S., Barnett A. & Longhi M.L. 2006. The role of environmental and spatial processes in structuring lake communities from bacteria to fish. *Ecology* 87: 2985-2991.

De Bie, T., De Meester L., Brendonck L., Martens K., Goddeeris B., Ercken D., Hampel H., Denys L., Vanhecke L., Van der Gucht K., Van Wichelen J., Vyverman W. & Declerck S.A.J. 2012. Body size and dispersal mode as key traits determining metacommunity structure of aquatic organisms. *Ecology Letters* 15: 740-747.

Gilbert, B. & Bennett J.R. 2010. Partitioning variation in ecological communities: do the numbers add up? *Journal of Applied Ecology* 47: 1071-1082.

Goldsborough, L.G. & Robinson G.G.C. 1996. Pattern in wetlands. In *Algal ecology: freshwater benthic ecosystems* (Ed. by Stevenson, R.J., Bothwell M.L. & Lowe R.L.), pp. 78-117. Academic Press, San Diego.

Hillebrand, H & Blenckner, T. 2002. Regional and local impact on species diversity – from pattern to processes. *Oecologia* 132: 479-491.

Holyoak, M., Leibold M.A. & Holt R.D. 2005. *Metacommunities: Spatial Dynamics and Ecological Communities*. The University of Chicago Press, Chicago. 513 pp.

Legendre, P. 2008. Studying beta diversity: ecological variation partitioning by multiple regression and canonical analysis. *Journal of Plant Ecology* 1 (1): 3-8.

Leibold, M.A., Holyoak M., Mouquet N., Amarasekare P., Chase J.M., Hoopes M.F., Holt R.D., Shurin J.B., Law R., Tilman D., Loreau M. & Gonzalez A. 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters* 7: 601-613.

Logue, J.B., Mouquet N., Peter H. & Hillebrand H. 2011. Empirical approaches to metacommunities: a review and comparison with theory. *Trends in Ecology and Evolution* 26: 482-491.

Marquet, A.P., Fernández M., Navarreta S.A. & Valdovinos C. 2004. Diversity emerging: toward a deconstruction of biodiversity patterns. In *Frontiers of biogeography: new directions in the geography of nature* (Ed. by Lomollino, M. & Haeney L.), pp. 191-210. Sinauer Associates, Massachusetts.

McCormick, P.V. 1996. Resource competition and species coexistence in freshwater benthic algal assemblages. In *Algal ecology: freshwater benthic ecosystems* (Ed. by Stevenson, R.J., Bothwell M.L. & Lowe R.L.), pp. 229-252. Academic Press, San Diego.

Mihaljevic, J.R. 2012. Linking metacommunity theory and symbiont evolutionary ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 27: 323-329.

O'Malley, M.A. 2007. The nineteenth century roots of 'everything is everywhere'. *Nature Reviews* 5: 647-651.

Pickett, S.T.A. & Whitte P.S. 1985. *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press, San Diego. 472 pp.

Round, F.E. 1985. *The ecology of algae*. Cambridge University Press, Cambridge. 653 pp.

Smith, T.W. & Lundholm J.T. 2010. Variation partitioning a tool to distinguish between niche and neutral process. *Ecography* 33: 648-655.

Souza, W.P. 1985. Disturbances and patch dynamics on rocky intertidal shores. In *The ecology of natural disturbance and patch dynamics* (Ed. by Pickett, S.T.A. & Whitte P.S.), pp. 101-124. Academic Press, San Diego.

Stevenson, R.J. 1996. The stimulation and drag of current. In *Algal ecology: freshwater benthic ecosystems* (Ed. by Stevenson, R.J., Bothwell M.L. & Lowe R.L.), pp. 321-340. Academic Press, San Diego.

Wetzel, R.G. 1983. *Periphyton of freshwater ecosystems*. Dr. W. Junk Publishers, The Hague. 346 pp.

Wetzel, C.E., Bicudo D.C., Ector L., Lobo E.A., Soininen J., Landeiro V.L. & Bini L.M. 2012. Distance decay of similarity in Neotropical diatom communities. *Plos One* 7: e45071.

Wilson, D.S. 1992. Complex interaction in metacommunities, with implications for biodiversity and higher levels of selection. *Ecology* 73:1984-2000.

2 DESVENDANDO A VARIAÇÃO DA RIQUEZA DA COMUNIDADE DE ALGAS PERIFÍTICAS SEGUNDO UMA ABORDAGEM DE DESCONSTRUÇÃO

RESUMO

Desconstruir a comunidade de algas perifíticas de acordo com traços que as espécies compartilham é uma estratégia que pode auxiliar no entendimento dos processos ecológicos que determinam a variação da riqueza de espécies. Algas perifíticas, em um trecho de 60 km de extensão de uma planície de inundação, foram separadas segundo suas estratégias de aderência e classes taxonômicas com o objetivo geral de testar a hipótese de que a importância relativa de fatores locais e espaciais sobre a riqueza de espécies diferiria entre a comunidade como um todo e entre as classes taxonômicas e as estratégias de aderência. Foi predito que os coeficientes de determinação de grupos taxonômicos, ou daqueles baseados nos traços biológicos das espécies, devem ser maiores do que o coeficiente de determinação da comunidade como um todo. Análises de regressões parciais foram realizadas para quantificar a importância dos fatores ambientais e espaciais sobre a riqueza total das algas e de cada grupo separadamente. As riquezas das comunidades de macrófitas aquáticas e fitoplanctônica foram apontadas como as principais variáveis ambientais relacionadas com a riqueza da comunidade de algas perifíticas, o que sugere que a heterogeneidade de habitat e o conjunto regional de potenciais colonizadores são importantes na manutenção da riqueza de espécies dessa comunidade em ambientes de planície de inundação. Os modelos gerados para as riquezas das classes taxonômicas e das estratégias de aderência possuíram maior poder de predição do que o modelo para a comunidade como um todo. Isto sugere que a abordagem de desconstrução pode constituir uma forma de melhorar o entendimento dos processos determinantes da variação da riqueza desta comunidade.

ABSTRACT

One of the strategies to better understand the ecological processes that establish the variation in species richness is to deconstruct periphytic algal communities according to traits shared by species. A stretch of 60 km of a floodplain had its periphytic algae separated according to adherence strategies and taxonomic classes to assess the hypothesis that the relative importance of local and spatial factors on species richness would differ when regarded the whole community, taxonomic classes and adherence strategies. It was predicted that the coefficients of determination for taxonomic groups or those based on the biological traits of the species should be higher than the coefficient of determination for the community as a whole. Partial regression analyses were carried out to quantify the importance of environmental and spatial factors on the total algae richness and of each group separately. The richness of both phytoplankton and aquatic macrophytes communities were pointed as the major environmental variables regarding the richness of periphytic algal community suggesting that the habitat heterogeneity and the regional set of potential colonists may lead to strong effects that influence the variation in richness of periphytic algae in this system. The models generated for the richness of taxonomic classes and adherence strategies presented greater prediction force than the model for the community as a whole suggesting that the deconstructive approach may represent an improvement in understanding decisive processes concerning variation in richness of this community.

2.1 INTRODUÇÃO

A riqueza de espécies representa uma das formas mais simples e antigas de mensurar a biodiversidade em diferentes escalas espaciais e temporais (Magurran 2004; Brown *et al.* 2007). Considerando a importância teórica e aplicada dessa métrica, um dos grandes desafios em estudos de ecologia de comunidades consiste em quantificar e compreender os motivos pelos quais a riqueza varia (Cornell & Lawton 1992; Hanski 1997; Loreau 2000; Magurran 2004). Nos ambientes aquáticos continentais, o padrão de variação da riqueza da comunidade perifítica – preponderantemente composta por algas autotróficas – está relacionado à influência de fatores locais, como teores de nutrientes, luz e herbivoria (Steinman 1996; Hillebrand 2002). Nutrientes e herbivoria podem conduzir respostas positivas e/ou negativas sobre a riqueza algal (Hillebrand 2003), ao reduzir ou aumentar a dominância de espécies e ao promover o aumento da complexidade estrutural da matriz perifítica por meio do desenvolvimento de organismos filamentosos (Hillebrand *et al.*, 2007; Liess *et al.*, 2009). No entanto, por essa comunidade desenvolver-se sobre substratos submersos (Wetzel 1983), sua riqueza pode estar associada a outros fatores como, por exemplo, a heterogeneidade de hábitat (Hinojosa-Garro *et al.* 2010; Schneck *et al.* 2011; Biolo & Rodrigues 2013) e a riqueza do conjunto regional de espécies (ver Passy 2009; Soininen *et al.* 2009).

A ocorrência de padrões espaciais evidentes, registrado em estudos recentes (Hillebrand *et al.* 2001; Soininen & Heino 2007; Soininen 2007; Vanormelingen *et al.* 2008; Wetzel *et al.* 2012; Tang *et al.* 2013), têm desmistificado a ideia de ausência de restrição da dispersão para microrganismos (ver O'Malley 2007). Nesse contexto, para as algas perifíticas, é possível prever que esse fator pode ter maior efeito sobre algas firmemente aderidas no substrato em relação às frouxamente aderidas, por possuírem menor chance de dispersão (Wetzel *et al.* 2012). Todavia, estudos observacionais, que utilizam a riqueza das algas perifíticas como modelo têm demonstrado que o poder de predição varia conspicuamente, mas em geral, tendem a ser baixo (ver Passy 2009; Heino *et al.* 2010; Passy 2010; Wetzel *et al.* 2012). Por exemplo, no estudo conduzido por Passy (2009), um modelo incluindo a soma de variáveis puras relacionadas com as condições dos riachos e da bacia de drenagem não ultrapassaram 15% da variação da riqueza de espécies de diatomáceas em ambientes com distintos regimes hidrológicos nos Estados Unidos da América.

A baixa capacidade de predição da riqueza de espécies de algas continentais de água doce, em geral, e de algas perifíticas, em particular, pode ser explicada, por exemplo, pela falta de variáveis-chaves e/ou por amostragens ao longo de gradientes ambientais reduzidos (ver Nabout *et al.* 2009). Ademais, estudos macroecológicos sugerem que a riqueza de espécies, por ser uma variável agregada, constituída pelo somatório das presenças de diferentes espécies com variados requerimentos ambientais, é uma variável de difícil predição ou com elevado “ruído” (Bini *et al.* 2004; Marquet *et al.* 2004; Terribile *et al.* 2009, mas ver Cottingham & Carpenter 1998). Sendo assim, utilizar o princípio de desconstrução sugerido por Marquet *et al.* (2004) e agrupar as espécies segundo traços biológicos compartilhados, pode ser uma alternativa para aumentar o poder de predição dos modelos, além de auxiliar na compreensão de padrões ecológicos.

As algas perifíticas apresentam diferentes estratégias de aderência e traços funcionais que permitem a classificação das espécies em grupos (Biggs *et al.* 1998). Assumindo que as espécies dentro desses grupos respondam de forma similar aos gradientes ambientais, é esperado que a capacidade de predição dos modelos aumente quando as riquezas de espécies de diferentes grupos são modeladas separadamente, utilizando o princípio de desconstrução. Esse princípio também pode auxiliar na criação de diferentes hipóteses seguindo uma abordagem comparativa (Marquet *et al.* 2004). Por exemplo, no estágio maturo de colonização a comunidade possui algas aderidas firmemente no substrato por meio de variadas estruturas e mecanismos, como pedúnculos e tubos de mucilagem. Por outro lado, algas que não apresentam essas estruturas permanecem “enroscadas” sobre outros organismos ou “mergulhadas” na matriz perifítica (Hoagland *et al.* 1982; Biggs *et al.* 1998). Espécies firmemente aderidas são mais resistentes a distúrbios (e.g., velocidade de corrente e pressão de herbívoros) e possuem menores chances de serem removidas do substrato do que aquelas que estão frouxamente inseridas na matriz perifítica (Biggs *et al.* 1998; Passy 2007). Os resultados dessa abordagem tem possibilitado uma visão mais abrangente sobre a ecologia dessa comunidade e simplificado a interpretação e compreensão de sua estrutura e dinâmica (ver Tuji 2000; Burliga *et al.* 2004; Passy 2007; Schneck *et al.* 2011; Larson & Passy 2012; Wetzel *et al.* 2012).

No presente estudo, as algas perifíticas da planície de inundação do alto rio Paraná (Brasil) foram separadas conforme suas estratégias de aderência (i.e., firmemente e frouxamente aderidas) e em classes taxonômicas. O primeiro objetivo foi

o de testar a hipótese de que a importância relativa de fatores locais e espaciais sobre a riqueza de espécies diferiria entre a comunidade de algas como um todo, classes taxonômicas e estratégias de aderência. O segundo objetivo foi o de comparar o poder de predição da variabilidade da riqueza entre as classes taxonômicas e estratégias de aderência. Assumindo que um único fator pode estimular respostas distintas em um grupo de algas devido a divergentes traços biológicos (Biggs *et al.* 1998; Passy 2007) e, seguindo o sugerido por de Marquet *et al.* (2004), foi predito que (i) os coeficientes de determinação, puro ambiental [a] + puro espacial [c] + fração compartilhada [b], de grupos (baseados nos aspectos taxonômicos ou nos traços biológicos das espécies), devem ser maiores do que o coeficiente de determinação da comunidade como um todo e que (ii) coeficientes de determinação para grupos baseados em traços biológicos devem ser maiores que aqueles estimados com grupos baseados em taxonomia. Ainda, considerando que algas firmemente aderidas possuem menor chance de dispersão em relação à frouxamente aderidas (Wetzel *et al.* 2012), predizemos que (iii) grupos compostos por algas firmemente aderidas (e.g., Oedogoniophyceae, Craspedomonadophyceae e Rhodophyceae) possuem claro padrão espacial da riqueza. Por outro lado, esperamos que fatores locais sejam mais importantes para a predição da riqueza de grupos dominados por algas frouxamente aderidas (e.g., Zygnemaphyceae).

2.2 MATERIAL E MÉTODOS

2.2.1 Área de estudo

O rio Paraná drena uma área que corresponde a aproximadamente 10,5 % da área total do território brasileiro (Agostinho *et al.* 2000). Um trecho localizado entre os Estados do Mato Grosso do Sul e Paraná (22°40'-22°50'S e 53°10'-53°24'O) está associado a uma planície de inundação que abrange 230 km de extensão e constitui o último trecho livre de represamento em território brasileiro (Agostinho *et al.* 2008) (Figura 1). Os rios Baía e Ivinhema são dois importantes tributários associados à margem direita do rio Paraná. Estes rios juntos compõem três grandes subsistemas nesse trecho (Thomaz *et al.* 2004; Padial *et al.* 2012). Esses subsistemas são distintos entre si e apresentam elevada variabilidade dos fatores abióticos, como transparência da coluna da água, teores de nutrientes, pH e profundidade, e das comunidades aquáticas (Agostinho *et al.* 2000; Thomaz *et al.* 2004; Roberto *et al.* 2009).

O estudo foi conduzido em um trecho de 60 km de extensão e inclui trinta ambientes da planície de inundação do Alto rio Paraná. As amostragens das comunidades e das variáveis limnológicas foram realizadas de modo simultâneo e em todos os ambientes em março de 2010. Durante o período de estudo, os valores do nível fluviométrico oscilaram entre 3,26 m e 5,07 m e permaneceram, a maior parte do período das coletas, acima de 3,5 m.

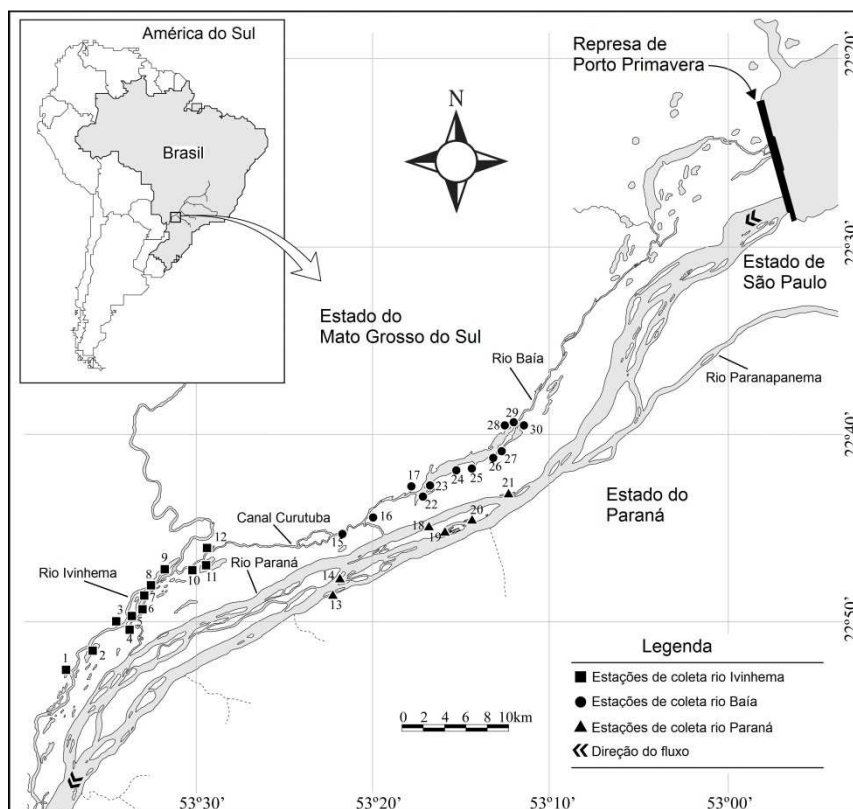


Figura 1. Planície de inundação do Alto rio Paraná com a localização dos ambientes estudados.

2.2.2 Amostragem e delimitação dos grupos de algas perifíticas

Em cada ponto de coleta, dois pecíolos de *Eichhornia azurea* (Sw.) Kunth foram amostrados entre o sexto e o oitavo nó (Schwarzbold *et al.* 1990), acondicionados em frascos de Wheaton de 150 mL e mantidos no gelo até a remoção do biofilme perifítico, realizada com lâmina de aço inoxidável envoltas em papel alumínio e jatos de água destilada. Depois de removido, o perifíton foi fixado e preservado com solução de Lugol acético (Bicudo & Menezes 2006). As algas perifíticas foram quantificadas utilizando câmaras de sedimentação e microscópio invertido de acordo com Utermöhl

(1958) e a riqueza de espécies foi considerada como o número de táxons registrados em cada amostra quantificada.

A análise taxonômica foi realizada em microscópio óptico com objetivas de 10x, 40x e 100x. A identificação ao menor nível taxonômico foi baseada em literatura clássica (Anagnostidis & Komárek 1988; Croasdale & Flint 1986, 1988; Dillard 1990, 1991; Komárek & Anagnostidis 1986, 1989; Krammer & Lange-Bertalot 1986, 1988, 1991; Prescott 1982; Prescott *et al.* 1981, 1982) e o enquadramento taxonômico adotado foi o proposto por Round (1965, 1971) conforme recomendações de Bicudo & Menezes (2006).

Neste estudo, as algas que possuem algum mecanismo que permite sua aderência no substrato foram classificadas como firmemente aderidas e aquelas que não o possuem, em frouxamente aderidas (Tabela 1). Os dados de riqueza da comunidade, das classes taxonômicas e das estratégias de aderência foram utilizados separadamente como matrizes respostas nas análises de dados.

Tabela 1. Classes taxonômicas e gêneros de algas perifíticas pertencentes aos grupos “firmemente aderido” e “frouxamente aderido”.

| | Classe | Gêneros |
|----------------------------------|-----------------------|---|
| Grupo Firmemente Aderido | Cyanophyceae | <i>Calothrix, Chaemosiphon, Gloeotrichia, Hapalosiphon, Heteroleibleinia, Leibleinia, Nostoc, Ruvilaria, Xenococcus</i> |
| | Chlorophyceae | <i>Aphanochaete, Chaetophora, Chaetosphaeridium, Characiellopsis, Characium, Coleochaete, Stigeoclonium, Ulothrix, Uronema</i> |
| | Oedogoniophyceae | <i>Bulbochaete, Oedogonium</i> |
| | Dinophyceae | <i>Stylodinium</i> |
| | Euglenophyceae | <i>Colacium</i> |
| | Xanthophyceae | <i>Characiopsis, Dioxys, Chrysophyceae, Dinophyceae, Lagynion</i> |
| | Craspedomonadophyceae | <i>Salpingoeca</i> |
| | Bacillariophyceae | <i>Achnanthes, Achnanthidium, Amphipleura, Amphora, Cymbella, Encyonema, Eunotia, Fragilaria, Gomphonema, Gyrosigma, Synedra, Stenopterobia, Ulnaria</i> |
| | Rhodophyceae | <i>cf. Audouinella, cf. Compsopogon</i> |
| | Classe | Gêneros |
| Grupo Frouxamente Aderido | Cyanophyceae | <i>Anabaena, Aphanocapsa, Borzia, Chroococcus, Coelomorum, Geitlerinema, Jaaginema, Komvophoron, Lyngbya, Merismopedia, Microcystis, Oscillatoria, Phormidium, Pseudoanabaena, Synechocystis</i> |
| | Chlorophyceae | <i>Ankistrodesmus, Chlamydomonas, Closteriopsis, Coelastrum, Crucigenia, Crucigeniella, Cryptomonas, Dictyosphaerium, Dimorphococcus, Elakatothrix, Glaucocystis, Gloeocystis, Gonium, Kirchneriella, Monoraphidium, Nephrocytium, Oocystis, Oonephrys, Pediastrum, Radiococcus, Scenedesmus, Schoederia, Selenastrum, Selenodictium, Sorastrum, Tetraedron, Tetrastrum</i> |
| | Zygnemaphyceae | <i>Actinotaenium, Closterium, Cosmarium, Cosmocladium, Euastrum, Gonatozygon, Hyalotheca, Micrasterias, Mougeotia, Octacanthidium, Onychonema, Pleurotaenium, Spirogyra, Spondylosium, Staurostrum, Teilingia, Xanthidium</i> |
| | Euglenophyceae | <i>Euglena, Phacus, Strombomonas, Trachelomonas</i> |
| | Xanthophyceae | <i>Ophiocytium, Tetraplekton</i> |
| | Chrysophyceae | <i>Mallomonas, Synura</i> |
| | Bacillariophyceae | <i>Aulacoseira, Cyclotella, Diploneis, Frustulia, Melosira, Navicula, Nitzschia, Pinnularia, Staurosira, Surirella</i> |

2.2.3 Variáveis limnológicas

A transparência da coluna da água foi mensurada utilizando um disco de Secchi. Amostras de água foram filtradas em filtros Whatman GF/F, sob baixa pressão (< 0,5 atm) e mantidas a -20°C para determinação, em laboratório, das concentrações ($\mu\text{g L}^{-1}$) das frações dissolvidas de fósforo (ortofosfato; de acordo com Mackereth *et al.* 1978) e

nitrogênio (nitrato e amônia de acordo com Giné *et al.* 1980 e Koroleff 1976, respectivamente). As frações dissolvidas de nitrogênio foram somadas e consideradas como nitrogênio inorgânico nas análises. Para quantificar os teores de clorofila-a da água ($\mu\text{g L}^{-1}$), alíquotas da água foram filtradas em filtros Whatman GF/F, sob baixa pressão ($< 0,5$ atm). Posteriormente, os filtros foram mantidos congelados até a extração da clorofila-a e os teores dessa molécula foram determinados por espectrofotometria de acordo com métodos descritos em Golterman *et al.* (1978). A clorofila-a constitui uma medida indireta da biomassa dos organismos autotróficos (Wetzel & Likens 1991) e pode ser um indicador da produtividade dos ambientes. Os parâmetros limnológicos foram medidos e cedidos pelo Laboratório de Limnologia Básica do Núcleo de Pesquisa em Limnologia, Ictiologia e Aquicultura – Nupélia, da Universidade Estadual de Maringá.

2.2.4 Comunidades planctônicas e de macrófitas aquáticas

A despeito das comunidades perifíticas e fitoplanctônicas possuírem espécies exclusivas, as algas de um modo geral podem ocorrer sobre superfícies e suspensas na coluna da água (Stevenson 1996a). Dessa forma, o número de espécies fitoplanctônicas pode ser um indicador do conjunto regional de espécies que potencialmente podem colonizar o perifíton. A amostragem da comunidade fitoplanctônica foi realizada na sub-superfície da coluna da água (20 cm de profundidade) da região pelágica dos ambientes. As amostras foram coletadas diretamente com frascos de Wheaton de 150 mL, fixadas com solução de Lugol acético a 5% e mantidas no escuro (Bicudo & Menezes 2006). As análises foram realizadas em microscópio invertido com objetivas de 40x. A riqueza de espécies foi considerada como sendo o número de táxons presentes em cada amostra quantitativa. A comunidade fitoplanctônica foi coletada, analisada e os dados foram cedidos pelo Laboratório de Ecologia de Fitoplâncton do Núcleo de Pesquisa em Limnologia, Ictiologia e Aquicultura – Nupélia, da Universidade Estadual de Maringá.

Algas perifíticas constituem um importante recurso alimentar para organismos zooplanctônicos (Burks *et al.* 2002; Maia-Barbosa *et al.* 2008), tendo em vista que a maioria destas espécies ocorre tanto na região litorânea quanto pelágica (Walseng *et al.* 2006). A densidade desses organismos pode ser utilizada para estimar a pressão de herbivoria. Assim, a comunidade zooplanctônica foi amostrada na sub-superfície da

região pelágica dos ambientes. Para cada amostra foram filtrados mil litros de água com auxílio de moto-bomba e de uma rede de plâncton de 68 μm . O material coletado foi acondicionado em frascos identificados de polietileno e fixado em solução de formaldeído a 4%, tamponada com carbonato de cálcio. A abundância do zooplâncton foi determinada com auxílio da câmara Sedgewick-Rafter em microscópio óptico. Os organismos foram quantificados por meio da contagem de três sub-amostras de 2,5 mL, obtida com auxílio de pipeta tipo Hensen-Stempel, sendo enumerado o mínimo de 80 indivíduos para cada sub-amostra (Bottrell *et al.* 1976). A densidade total de espécies do zooplâncton que potencialmente consomem algas perifíticas (de acordo com Allan 1976 e consultando especialista) foi expressa em termos de indivíduos por metro cúbico (ind.m^{-3}). A comunidade zooplanctônica foi coletada, analisada e os dados foram cedidos pelo Laboratório de Ecologia de Zooplâncton do Núcleo de Pesquisa em Limnologia, Ictiologia e Aquicultura – Nupélia, da Universidade Estadual de Maringá.

Macrófitas aquáticas com diferentes estruturas morfológicas favorecem a heterogeneidade de micro-habitat para a comunidade perifítica (Biolo & Rodrigues 2013) e sua riqueza pode ser um indicador da heterogeneidade ambiental. A riqueza de macrófitas aquáticas foi registrada com o barco em movimento, a uma velocidade lenta e constante, ao longo de toda a região litorânea. Plantas submersas foram amostradas com auxílio de um ancinho durante 10 minutos. A identificação foi baseada em Cook (1990), Velasquez (1994), Pott & Pott (2000) e Lorenzi (2000). A riqueza das macrófitas aquáticas foi avaliada e os dados foram cedidos pelo Laboratório de Macrófitas Aquáticas do Núcleo de Pesquisa em Limnologia, Ictiologia e Aquicultura – Nupélia, da Universidade Estadual de Maringá.

2.2.5 Variáveis espaciais

As coordenadas geográficas dos locais de coleta foram utilizadas para criar uma matriz de conectividade com base no critério de Delaunay (Borcard *et al.* 2011) que é adequado quando a distribuição dos locais de coleta em uma região é irregular. De acordo com esse critério, trios de locais de coletas são conectados por um triângulo se e somente um círculo circunscrito (i.e., o círculo unindo os três locais) não incluir nenhum outro ponto (Legendre & Legendre 1998). Esta matriz foi utilizada para a obtenção dos filtros espaciais (autovetores) realizada por meio do método Mapas de Autovetores de Moran (MEM; Dray *et al.* 2006). Os autovetores extraídos da matriz de

conectividade representam as relações espaciais entre os pontos de coleta em diferentes escalas e podem ser utilizados como variáveis (explanatórias) espaciais (Diniz-Filho & Bini 2005; Griffith & Peres-Neto 2006). Os autovetores foram obtidos pela função “tri2nb” disponível no pacote “spacemakeR” (Dray *et al.* 2006).

2.2.6 Análise dos dados

As variáveis limnológicas e os dados de riqueza do fitoplâncton, densidade do zooplâncton herbívoro e de riqueza de macrófitas aquáticas consistiram nas variáveis explanatórias. Os dados das comunidades fitoplanctônica, zooplanctônica e de macrófitas aquáticas foram utilizados como substitutos para o conjunto de espécies potencialmente colonizadoras, herbivoria e heterogeneidade de hábitat, respectivamente. A concentração de clorofila-a foi utilizada como substituto para a produtividade. As variáveis respostas desse estudo consistiram na riqueza das classes taxonômicas e das estratégias de aderência. Para cada variável resposta, modelos de regressão linear parcial (Lobo *et al.* 2002; Legendre 2008) foram estimados considerando dois conjuntos de variáveis explanatórias. O primeiro conjunto foi formado pela matriz biótica-ambiental composta pelas variáveis limnológicas e dados das outras comunidades aquáticas. O segundo conjunto de variáveis (matriz espacial) foi formado pelos escores extraídos dos Mapas de Autovetores de Moran (como explicado acima).

A seleção das variáveis explanatórias utilizadas nas análises de regressão parcial foi realizada pelo método proposto por Blanchet *et al.* (2008). Este procedimento de seleção é realizado em duas etapas para corrigir dois problemas que ocorrem com o método tradicional (i.e., “forward selection”) – aumento da probabilidade de erro Tipo I e superestimação da variância explicada. Na primeira etapa, um modelo global, utilizando todas as variáveis explanatórias de um determinado conjunto, é testado e a análise prossegue somente se o resultado for significativo ($P < 0,05$). Se esse critério for respeitado, a seleção de variáveis prossegue, mas considerando dois critérios: (1) o nível de significância da variável explanatória testada e (2) o coeficiente de determinação múltiplo ajustado (R^2_{ajustado}) do modelo global. Assim, uma variável explanatória somente é selecionada se $P < 0,05$ e se o seu R^2_{ajustado} não for superior ao R^2_{ajustado} do modelo global. Quando qualquer um desses critérios não é satisfeito para alguma variável, a mesma é descartada e o procedimento é interrompido.

A análise de regressão parcial permite a decomposição da variação total de cada

variável resposta em frações que indicam a importância dos fatores [a] ambientais puros, [b] ambientais que são espacialmente estruturados (fração compartilhada), [c] espaciais puros e a [d] variação não explicada. Os resultados da partição de variância foram baseados nas frações ajustadas (R^2 , Peres-Neto *et al.*, 2006). As análises estatísticas foram realizadas utilizando o software R.2.15 (R Core Team, 2013). A seleção das variáveis explanatórias e as análises de regressões parciais foram realizadas, respectivamente, por meio da função “forward.sel” e “varpart” disponíveis nos pacotes “packfor” (Dray *et al.* 2007) e “vegan” (Oksanen *et al.* 2010), respectivamente.

2.3 RESULTADOS

2.3.1 Riqueza das classes taxonômicas e das estratégias de aderência das algas perifíticas

A comunidade de algas perifíticas apresentou elevada riqueza de espécies (392 táxons) distribuída em 121 gêneros. Zygnemaphyceae apresentou a maior riqueza de espécies (136 táxons), seguida de Chlorophyceae (82 táxons), Bacillariophyceae (67 táxons), Cyanophyceae (51 táxons), Euglenophyceae (21 táxons), Xanthophyceae (14 táxons), Chrysophyceae (8 táxons), Oedogoniophyceae (6 táxons), Craspedomonadophyceae (3 táxons), Dinophyceae e Rhodophyceae (2 táxons cada). Zygnemaphyceae e Euglenophyceae apresentaram a maior variação do número de táxons e, Bacillariophyceae e Rhodophyceae a menor. De forma geral, classes com elevada riqueza de espécies apresentaram ampla distribuição geográfica em relação aquelas com menores riquezas (Tabela 2).

Com relação à estratégia de aderência, a riqueza de espécies das algas frouxamente aderidas preponderou sobre as firmemente aderidas. A maior diferença foi registrada em relação aos valores máximos de riqueza, 124 para as frouxamente aderidas e 47 para as firmemente aderidas (Tabela 2).

Tabela 2. Variação da riqueza de espécies e frequência de ocorrência das classes de algas perifíticas na planície de inundação do Alto rio Paraná (n = 30). Valores mínimos e máximos registrados, média e desvio padrão.

| | Mínimo | Máximo | Média | Desvio padrão | Coefficiente de Variação | Frequência de ocorrência (%) |
|--------------------------------|--------|--------|-------|---------------|--------------------------|------------------------------|
| Todos os táxons | 51 | 158 | 93,56 | 30,31 | 32 | 100 |
| Classes | | | | | | |
| Cyanophyceae | 5 | 20 | 11,40 | 3,74 | 33 | 100 |
| Chlorophyceae | 2 | 41 | 20,47 | 9,63 | 47 | 100 |
| Zygnemaphyceae | 7 | 56 | 24,83 | 14,17 | 57 | 100 |
| Oedogoniophyceae | 1 | 5 | 2,80 | 0,85 | 30 | 100 |
| Euglenophyceae | 1 | 12 | 4,57 | 2,94 | 64 | 77 |
| Dinophyceae | 1 | 2 | 1,25 | 0,46 | 37 | 27 |
| Xanthophyceae | 1 | 6 | 2,43 | 1,37 | 57 | 93 |
| Chrysophyceae | 1 | 4 | 1,62 | 0,92 | 57 | 70 |
| Craspedomonadophyceae | 1 | 3 | 1,31 | 0,60 | 46 | 53 |
| Bacillariophyceae | 21 | 36 | 25,70 | 3,61 | 14 | 100 |
| Rhodophyceae | 1 | 2 | 1,08 | 0,29 | 27 | 40 |
| Estratégia de aderência | | | | | | |
| Firmemente aderida | 25 | 47 | 32,70 | 5,57 | 17 | 100 |
| Frouxamente aderida | 26 | 124 | 60,87 | 26,82 | 44 | 100 |

2.3.2 Variação dos parâmetros limnológicos e de outras comunidades aquáticas

As variáveis limnológicas e os dados das comunidades fitoplanctônica, zooplanctônica e de macrófitas aquáticas variaram amplamente entre os ambientes da planície de inundação do Alto rio Paraná. Os maiores valores do coeficiente de variação, dentre as variáveis limnológicas, foram registrados para nitrogênio inorgânico e clorofila-a, seguidos da profundidade do disco de Secchi e ortofosfato (Tabela 3). Em relação às outras comunidades avaliadas, os maiores coeficientes de variação foram registrados para a abundância da comunidade zooplanctônica e riquezas das comunidades fitoplanctônicas e de macrófitas aquáticas (Tabela 3).

Tabela 3. Valores mínimos, máximos, médias e coeficientes de variação das variáveis limnológicas e das comunidades fitoplanctônica, macrófitas aquáticas e zooplanctônica em ambientes da planície de inundação do Alto rio Paraná ($n = 30$).

| Variável | Mínimo | Máximo | Média | Coeficiente Variação (%) |
|--|--------|-----------|----------|--------------------------|
| Secchi (m) | 0,06 | 2,45 | 1,31 | 37,87 |
| N-inorgânico ($\mu\text{g L}^{-1}$) | 0,05 | 360,4 | 68,9 | 150,38 |
| PO ₄ ($\mu\text{g L}^{-1}$) | 13,9 | 68,43 | 35,48 | 35,09 |
| Clorofila-a ($\mu\text{g L}^{-1}$) | 0,8 | 23,58 | 5,75 | 105,6 |
| Fitoplâncton (riqueza) | 3 | 59 | 27,3 | 51,52 |
| Macrófitas (riqueza) | 10 | 34 | 22,1 | 31,47 |
| Zooplâncton (ind.m^{-3}) | 748 | 136.890,3 | 20.675,8 | 147,39 |

2.3.3 Partição da variância da riqueza das classes taxonômicas e estratégias de aderência das algas perifíticas

Nenhuma variável espacial foi significativamente correlacionada com a riqueza total da comunidade perifítica (i.e., conjunto de dados sem desconstrução). As variáveis ambientais selecionadas (riqueza de fitoplâncton e macrófitas) explicaram 22% da variação da riqueza total de algas perifíticas. O modelo global ambiental foi significativo para a maior parte dos grupos taxonômicos e das estratégias de aderência.

O modelo global espacial associado com autovalores positivos, por outro lado, foi significativo para poucas classes taxonômicas e o espacial associado com autovalores negativos não foi significativo para nenhuma das classes ou formas de aderência. Em Oedogoniophyceae, Dinophyceae, Bacillariophyceae, Rhodophyceae e para o grupo de estrategistas firmemente aderidas os modelos globais associados com os dois conjuntos de variáveis (ambiental e espacial) não foram significativos. Os modelos

totais, representado pela soma da fração ambiental pura [a], espacial pura [c] e compartilhada [b], gerados para as classes taxonômicas apresentam valores superiores de explicação em relação aos modelos gerados para as estratégias de aderência, com poucas exceções. No entanto, o valor da fração ambiental do grupo “frouxamente aderidas” foi menor apenas que o de Chrysophyceae (Tabela 4).

Os modelos gerados para riqueza de Cyanophyceae, Chlorophyceae e Euglenophyceae apresentaram os maiores valores em relação a todos os outros grupos. Para estas classes, os modelos globais ambientais e espaciais foram significativos. Teores de nitrogênio inorgânico, clorofila-a, densidade de zooplâncton e três autovetores espaciais foram significativos para Cyanophyceae e explicaram 58% da variabilidade de riqueza, sendo 29% correspondente ao componente ambiental espacialmente estruturado. Em Chlorophyceae, o modelo ambiental incluiu a riqueza de fitoplâncton e de macrófitas aquáticas e teor de clorofila-a. O modelo espacial foi composto por três autovetores de médias e amplas escalas. Estas variáveis explicaram 58% da variabilidade desta classe, sendo 27% correspondente ao componente ambiental espacialmente estruturado e apenas a fração representada pelo componente espacial puro (fração [c]) foi significativa. Em Euglenophyceae, as porcentagens de explicação do componente ambiental puro, que incluiu nitrogênio inorgânico, clorofila-a e ortofosfato, e espacial puro, com dois autovetores correspondendo a amplas escalas, foram significativas. Para esta classe, o componente ambiental espacialmente estruturado representou 39% da variabilidade da riqueza e o componente ambiental puro preponderado sobre o espacial puro.

Para Zygnemaphyceae, Xanthophyceae e Chrysophyceae apenas o modelo global ambiental foi significativo. A riqueza de Zygnemaphyceae esteve positivamente associada com a riqueza de fitoplâncton e de macrófitas aquáticas. A fração ambiental pura explicou 28% da riqueza nesta classe, no entanto, não foi significativa. Nitrogênio inorgânico explicou 18% da variação da riqueza de Xanthophyceae. A variação da riqueza de Chrysophyceae foi explicada preponderantemente (38%) pela riqueza de fitoplâncton, densidade de zooplâncton e riqueza de macrófitas aquáticas. Para Craspedomonadophyceae, composta por táxons firmemente aderidos de *Salpingoeca*, apenas o modelo global espacial foi significativo e a variabilidade de sua riqueza foi explicada por duas variáveis espaciais de amplas e médias escalas.

Com relação à estratégia de aderência, o modelo global ambiental foi significativo para as algas frouxamente aderidas. A variabilidade da riqueza deste grupo

foi explicada, preponderantemente, pelo componente ambiental puro que incluiu teores de nitrogênio inorgânico e representou significativamente 33% da variabilidade da riqueza (Tabela 4).

Em geral, as variáveis, nitrogênio inorgânico e densidade de zooplâncton foram negativamente relacionadas com a riqueza e, todas as demais variáveis ambientais, e.g., riqueza de fitoplâncton, macrófitas aquáticas, ortofosfato e clorofila-a, apresentaram uma associação positiva com a riqueza das classes.

Tabela 4. Resultado da partição de variância para a riqueza das classes taxonômicas e estratégia de aderência das algas perifíticas. $P G_{amb}$ (valores de P para o modelo global ambiental), $P G_{esp+}$ e $P G_{esp-}$ (modelo global espacial associado aos autovetores com autovalores positivos e negativos, respectivamente), Amb. ret. (variáveis ambientais retidas), Esp. ret. (variáveis espaciais retidas), [a] (fração ambiental pura), [b] (fração ambiental espacialmente estruturada), [c] (fração espacial pura), (*) Indica frações ajustadas significativas ($P < 0,05$). (-) Indica que a fração não foi estimada (considerando os resultados dos modelos globais). Fitop. (fitoplâncton), macrof. (macrófita aquática), zoop. (zooplâncton), clorof. (teor de clorofila-*a*), PO_4 (ortofosfato), N-inor (nitrogênio inorgânico).

| | $p G_{amb}$ | $p G_{espa+}$ | $p G_{espa-}$ | Amb. ret. | Esp. ret. | [a] | [b] | [c] | [a+b+c] % |
|--------------------------------|-------------|---------------|---------------|--------------------------|-----------|-------|------|-------|-----------|
| Todos os táxons | 0,00 | 0,07 | 0,95 | Fitop., macrof. | - | 0,22 | - | - | 22 |
| Classes | | | | | | | | | |
| Cyanophyceae | 0,00 | 0,02 | 0,99 | N-inor., clorof., zoop. | 2, 1, 8 | 0,24* | 0,29 | 0,04* | 58 |
| Chlorophyceae | 0,00 | 0,05 | 0,94 | Fitop., macrof., clorof. | 9, 2, 6 | 0,19 | 0,27 | 0,12* | 58 |
| Zygnemaphyceae | 0,01 | 0,30 | 0,72 | Fitop., macrof. | - | 0,28 | - | - | 28 |
| Oedogoniophyceae | 0,67 | 0,22 | 0,78 | - | - | - | - | - | - |
| Euglenophyceae | 0,00 | 0,01 | 1 | N-inor., clorof., PO_4 | 1, 2 | 0,19* | 0,39 | 0,04* | 62 |
| Dinophyceae | 0,27 | 0,20 | 0,82 | - | - | - | - | - | - |
| Xanthophyceae | 0,03 | 0,36 | 0,67 | N-inor. | - | 0,18 | - | - | 18 |
| Chrysophyceae | 0,01 | 0,05 | 0,95 | Fitop., zoop., macrof. | - | 0,38* | - | - | 38 |
| Craspedomonadophyceae | 0,08 | 0,03 | 0,97 | - | 9, 1 | - | - | 0,27* | 27 |
| Bacillariophyceae | 0,97 | 0,70 | 0,35 | - | - | - | - | - | - |
| Rhodophyceae | 0,63 | 0,64 | 0,41 | - | - | - | - | - | - |
| Estratégia de aderência | | | | | | | | | |
| Firmemente | 0,12 | 0,16 | 0,86 | - | - | - | - | - | - |
| Frouxamente | 0,00 | 0,15 | 0,90 | N-inor. | - | 0,33* | - | - | 33 |

2.4 DISCUSSÃO

De modo geral, os resultados obtidos nesse estudo apontaram que a variação da riqueza de espécies das algas perifíticas foi associada com as variações nas riquezas de espécies de macrófitas aquáticas, de fitoplâncton e clorofila-a e, com menor frequência, com teores de nutrientes e densidade de zooplâncton (ver Tabela 4). Apesar das dificuldades no estabelecimento de relações de causa e efeito em estudos observacionais (Cardinale *et al.* 2006), esses resultados coadunam com estudos prévios que detectaram relações entre a variação da riqueza de espécies perifíticas e o tamanho do conjunto de potenciais colonizadores (como indicado pela riqueza de espécies de fitoplâncton) (Vyverman *et al.* 2007; Soininen *et al.* 2009; Passy 2009) ou heterogeneidade ambiental (como indicado pela riqueza de macrófitas aquáticas) (Hinojosa-Garro *et al.* 2010; Schneck *et al.* 2011; Biolo & Rodrigues 2013).

Os movimentos da água promovem o intercâmbio de células algais entre as comunidades aderida e suspensa na coluna da água (MacIntyre *et al.* 1996; Stevenson 1996b). Assim, amostras do plâncton podem conter várias espécies perifíticas (De Jonge & Van Beusekom 1992; Rakocevic 2012) e ambientes com maior riqueza de espécies nas amostras planctônicas podem ser aqueles que mais contribuem com potenciais colonizadores para a matriz perifítica (Brown & Austin 1973). Assumindo que, pelo menos, parte da variação da riqueza de espécies perifíticas é mediada ou causada pela variação da riqueza do conjunto “regional”, considerando os efeitos do processo de colonização e da densidade de propágulos, esses resultados demonstrariam a importância de variáveis explanatórias obtidas em escalas maiores que aquelas onde as amostras do perifíton são tomadas (i.e., micro-escala). Assim, em geral, os resultados aqui obtidos para Chlorophyceae, Zygnemaphyceae e Chrysophyceae coadunam, de forma indireta, com aqueles obtidos em outros estudos que demonstram a importância da riqueza regional sobre a riqueza local de algas perifíticas (Vyverman *et al.* 2007; Soininen *et al.* 2009; Passy 2009).

A relação entre riqueza de Chlorophyceae, Zygnemaphyceae e Chrysophyceae com a riqueza de macrófitas aquáticas sugere que essa comunidade contribui fortemente com a heterogeneidade ambiental, elevando os valores de riqueza de espécies. Embora esse estudo tenha sido realizado apenas com a comunidade perifítica associada com *E. azurea*, é provável que a variação da riqueza de macrófitas esteja relacionada com a criação de diferentes condições ambientais requeridas pelas espécies perifíticas que

umentam, dentro de um mesmo ambiente, o número de potenciais colonizadores. As macrófitas aquáticas podem promover o aumento da heterogeneidade ambiental, em diferentes escalas espaciais, por apresentarem diferentes arquiteturas e texturas (Laugaste & Reunanen 2005; Messyasz *et al.* 2009; Biolo & Rodrigues 2013) e, possivelmente favorecem o desenvolvimento e a coexistência de diferentes espécies de algas perifíticas.

A relação entre riqueza de espécies e produtividade (geralmente avaliada pela biomassa) tem sido amplamente investigada na literatura ecológica (Whittaker 2010; Adler *et al.* 2011). Existem vários exemplos de relações lineares (positivas), quadráticas ou mesmo a ausência dessas relações (Šímová *et al.* 2013). Em geral, essa variação da forma da relação está associada com as escalas dos estudos. Nesse estudo, a relação entre riqueza de espécies de dois grupos (clorofíceas e euglenofíceas) e clorofila-a foi positiva. Em escala local, a relação positiva pode ser interpretada pela “hipótese de mais indivíduos”. Nesse caso, deveria existir também uma relação positiva entre a densidade e concentração de clorofila-a, bem como uma relação positiva entre riqueza de espécies e densidade. De fato, esses resultados foram encontrados (Algarte *et al. in prep.* - relação entre a densidade de clorofíceas e euglenofíceas com clorofila-a foram, respectivamente, $r = 0,41$ e $r = 0,51$, entre a riqueza e a densidade de clorofíceas e euglenofíceas, respectivamente, $r = 0,59$ e $r = 0,81$, sendo todas essas relações significativas com $P < 0,03$). O efeito da amostragem tem sido sugerido para explicar essas relações (i.e., entre riqueza e produtividade, densidade e riqueza e densidade e produtividade). Neste e em vários estudos, a área amostrada foi, no entanto, padronizada. Assim, a razão pela qual o efeito de amostragem é frequentemente utilizado para explicar essas relações é incerta. Alternativamente, a relação positiva entre riqueza e produtividade pode ser explicada em função das menores taxas de extinção local em ambientes mais produtivos que, em geral, apresentam maiores tamanhos populacionais. Tendo em vista a padronização da área de estudo, essa explicação parece tão ou mais plausível que aquela baseada num simples artefato estatístico.

Considerando que as algas perifíticas podem constituir uma alternativa alimentar para organismos zooplânctônicos em regiões litorâneas (Burks *et al.* 2002), a associação negativa entre a densidade de zooplâncton e a riqueza de Chrysophyceae e Cyanophyceae pode indicar, que os táxons pertencentes a estas classes podem ter sido mais suscetíveis ao consumo ou a remoção ocasional de espécies, em relação a táxons

pertencentes a outras classes algais, possivelmente devido a características relacionadas com tamanho, morfologia ou até mesmo forma de crescimento (unicelulares, cocóides e flageladas), assim como com a disposição dentro da matriz perifítica (Allan 1976; Steinman 1996). Esta justificativa seria aceitável mesmo em relação às formas filamentosas de cianofíceas, que poderiam ser menos atrativas, tendo em vista que os rotíferos e os copépodes têm a habilidade de cortar e encurtar filamentos algais e torná-los disponíveis para espécies de pequeno porte, e.g., cladóceros (Bouvy *et al.* 2001). Por outro lado, por estas classes exibirem maior possibilidade de possuir organismos menos palatáveis e com maiores tamanhos, em comparação a outras classes algais, esta relação negativa pode indicar um efeito temporal do processo de herbivoria, no qual estes táxons representam o restante do que foi consumido pelo zooplâncton. Esta justificativa pode ser provável considerando que a seletividade de partículas algais menores (Allan 1976) e mais palatáveis (Cisneros *et al.* 1991), pode aumentar dominância de organismos resistentes à ação do zooplâncton e refletir uma redução dos valores de riqueza.

Ambientes com maiores concentrações de ortofosfato são aqueles que possuem maior riqueza de euglenofíceas, como sugerido pela associação positiva, possivelmente por propiciar o desenvolvimento abundante na densidade de espécies deste grupo. As euglenofíceas ocorrem sob uma variedade de condições ambientais e podem se beneficiar em concentrações mais elevadas de nutrientes (Rosowski 2003). Por outro lado, maiores valores de riqueza de Cyanophyceae, Euglenophyceae, Xanthophyceae e do grupo das algas frouxamente aderidas em menores concentrações de nitrogênio inorgânico, como indicado pela associação negativa, pode ser explicado pelo aumento adicional dos teores de nitrogênio que ocorre dentro na matriz perifítica ocasionado por algumas cianofíceas fixadoras de nitrogênio (Biggs & Smith 2002) que possivelmente favoreça o desenvolvimento de outras espécies neste espaço.

A despeito da preponderância dos efeitos ambientais sobre a riqueza da comunidade de algas perifíticas, a decomposição desta comunidade em grupos taxonômicos e segundo a estratégia de aderência das espécies revelou, conforme o predito, maiores coeficientes de determinação. Ainda, revelou a importância do componente espacial na variação da riqueza de Cyanophyceae, Chlorophyceae, Euglenophyceae e Craspedomonadophyceae. Esses resultados sugerem que a abordagem de desconstrução da comunidade pode melhorar a compreensão dos processos que controlam a variação da riqueza das algas perifíticas. O reconhecimento

de que algas perifíticas difiram pelo menos em um aspecto, e.g., seja morfológico ou funcional, pode evidenciar os mecanismos que conduzem as variações dentro de um sistema, muitas vezes mascaradas quando todas as espécies são consideradas equivalentes (Marquet *et al.* 2004). Assim, aliar as características compartilhadas das espécies com a variabilidade ambiental do sistema parece ser útil na avaliação da variação da riqueza das algas perifíticas nesta planície de inundação, por refletir as preferências ambientais ou por recursos e a limitação em propagar para outros ambientes.

Divergindo do esperado, as classes taxonômicas apresentaram coeficientes de determinação mais elevados do que grupos baseados nos traços biológicos. Isto sugere que grupos formados a partir de uma única semelhança, como estratégia de aderência, não refletiram a relação esperada da riqueza das algas perifíticas com os efeitos dos fatores ambientais e da dispersão. As classes taxonômicas apresentam grande combinação de traços, e.g., estruturais, morfológicos e fisiológicos, que determinam a história de vida de cada espécie (Burliga *et al.* 2004), o que possivelmente conduziram melhores respostas frente aos efeitos de diferentes fatores. O menor refinamento na formação dos grupos baseados nos aspectos morfológicos podem ter influenciado esses resultados. O uso de diversos aspectos algais associados, e.g., forma de crescimento, aderência, formato e tamanho da célula, fixação de nitrogênio e resistência aos distúrbios, tem sido eficiente na descrição da comunidade perifítica em relação aos aspectos ambientais (Biggs *et al.* 1998; Burliga *et al.* 2004; Ferragut & Bicudo 2010).

Como esperado, os fatores locais foram mais importantes na determinação da riqueza do grupo “frouxamente aderido” e de Zygnemaphyceae, composto preponderantemente por algas livres de estratégias de fixação, enquanto os relacionados com o espaço foram preponderantes apenas para Craspedomonadophyceae. Esses resultados sugerem que apesar de apresentarem um modo passivo de dispersão, a presença ou a ausência das estratégias de aderência conferem diferentes habilidades dispersivas para táxons perifíticos (Wetzel *et al.* 2012). Esse fato implica em fortes padrões espaciais devido a menor suscetibilidade de dispersão ou por diferentes respostas aos efeitos de variáveis ambientais e coadunam com estudos prévios realizados com algas perifíticas (Cerná 2010; Heino *et al.* 2010; Tang *et al.* 2013).

2.5 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Este estudo demonstrou, de forma geral, que os fatores ambientais, principalmente a riqueza de macrófitas aquáticas e da comunidade fitoplanctônica são importantes na manutenção da riqueza da comunidade de algas perifíticas em ambientes de planície de inundação. A abordagem de desconstrução da comunidade de algas perifíticas pode auxiliar na elucidação dos processos que determinam a variação da riqueza em rios-planícies de inundação. No entanto, os baixos coeficientes de determinação registrados para os grupos baseados nas estratégias de aderência sugerem a necessidade de decompor a comunidade considerando mais de um atributo, assim como incluir outras variáveis ambientais que possam afetar o desenvolvimento de algum grupo algal específico.

AGRADECIMENTOS

Agradeço a equipe dos laboratórios de Macrófitas Aquáticas, Ecologia de Fitoplâncton, Ecologia de Zooplâncton e ao laboratório de Limnologia Básica por cederem os dados utilizados neste estudo. Ao Victor Lemes Landeiro pelo auxílio nas análises dos dados. Ao Jaime Luiz Lopes Pereira pela criação do mapa da área de estudo. A UEM/PEA/CAPES/PROEX pelo suporte financeiro. Este estudo esteve inserido no programa de “Pesquisas Ecológicas de Longa Duração – PELD/CNPq, sítio 6”.

REFERÊNCIAS

- Adler, PB., Seabloom EW., Borer ET. & Hillebrand H. et al. 2011. Productivity Is a Poor Predictor of Plant Species Richness. *Science* 333: 1750-1752.
- Agostinho, AA., Pelicice FM. & Gomes LC. 2008. Dams and the fish fauna of the Neotropical region: impacts and management related to diversity and fisheries. *Brazilian Journal of Biology* 68 (4): 1119-1132.
- Agostinho AA., Thomaz SM., Minte-Vera CV. & Winemiller KO. 2000. Biodiversity in the high Paraná river floodplain. In *Biodiversity in wetlands: assessment, function and conservation* (Ed. by Gopal B., Junk WJ. & Davis JA.), volume 1, pp. 89-118. Backhuys Publishers: Leiden.
- Anagnostidis, K. & Komárek J. 1988. Morden approach to the classification system of Cyanophytes 3 – Oscillatoriales. *Archiv Hydrobiology Supplement* 80 (1-4): 327-472.
- Allan, JD. 1976. Life History Patterns in Zooplankton. *The American Naturalist* 110 (971): 165-180.

- Bicudo, CEM. & Menezes M. 2006. Gêneros de algas de águas continentais do Brasil: Chave de identificação e descrições. RiMA, São Carlos. 489 pp.
- Biggs, BJF., Stevenson RJ. & Lowe RL. 1998. A habitat matrix conceptual model for stream periphyton. *Archiv für Hydrobiologie* 143 (1): 21-56.
- Biggs, BJ. & Smith RA. 2002. Taxonomic richness of stream benthic algae: Effects of flood disturbance and nutrients. *Limnology and Oceanography* 47 (4): 1175-1186.
- Bini, LM., Diniz-Filho JAF. & Hawkins BA. 2004. Macroecological explanations for differences in species richness gradients: a canonical analysis of South American birds. *Journal of Biogeography* 31: 1819-1827.
- Biolo, S & Rodrigues L. 2013. Comparison of the structure of the periphytic community in distinct substrates from a neotropical floodplain. *International Research Journal of Plant Science* 4 (3): 64-75.
- Blanchet, FG., Legendre P. & Borcard D. 2008. Forward Selection of Explanatory Variables. *Ecology* 89(9) 2623-2632.
- Borcard, D. & Legendre P. 2002. All-scale spatial analysis of ecological data by means of principal coordinates of neighbour matrices. *Ecological Modelling* 153: 51-68.
- Borcard, D., Gillet F. & Legendre L. 2011. *Numerical Ecology with R*. Springer, New York. 306 pp.
- Bottrel, HH., Duncan A., Gliwicz Z., Grygierek E., Herzig A., Hillbricht-Ilkowska A., Kurasawa H., Larsson P. & Weglenska T. 1976. A review of some problems in zooplankton production studies. *Norwegian Journal of Zoology* 24 (4): 419-456.
- Bouvy, M., Pagano M. & Troussellier M. 2001. Effects of a cyanobacterial bloom (*Cylindrospermopsis raciborskii*) on bacteria and zooplankton communities in Ingazeira reservoir (northeast Brazil). *Aquatic Microbial Ecology* 25 (3): 215-227.
- Brown, S-D. & Austin AP. 1973. Diatom Succession and Interaction in Littoral Periphyton and Plankton. *Hydrobiologia* 43 (3-4): 333-356.
- Brown, RL., Jacobs LA. & Peet RK. 2007. Species richness: small scale. *Encyclopedia of Life Sciences* 1-8.
- Burliga, ALM., Schwarzbald A., Lobo EA. & Pillar VD. 2004. Functional types in epilithon algae communities of the Maquiné River, Rio Grande do Sul, Brazil. *Acta Limnologica Brasiliensia* 16 (4): 369-380.
- Burks, RL., Lodge DM., Jeppensen E. & Lauridsen TL. 2002. Diel horizontal migration of zooplankton: costs and benefits of inhabiting the littoral. *Freshwater Biology* 47: 343-365.

- Cardinale, B.J., Hillebrand H & Charles DF. 2006. Geographic patterns of diversity in streams are predicted by a multivariate model of disturbance and productivity. *Journal of Ecology* 94: 609-618.
- Cerná, K. 2010. Small-scale spatial variation of benthic algal assemblages in a peat bog. *Limnologica* 40: 315-321.
- Cisneros, R., Hooker E. & Velasques LE. 1991. Natural diet of herbivorous zooplankton in lake Xolotlán (Managua). *Hydrobiological Bulletin* 25 (2): 163-167.
- Cottingham, KL. & Carpenter SR. 1998. Population, community, and ecosystem variates as ecological indicators: phytoplankton responses and whole-lake enrichment. *Ecological Applications* 8 (2): 508-530.
- Cook, CDK. 1990. Origin, autecology, and spread of some of the world's most troublesome aquatic weeds. In *Aquatic weeds: the ecology and management of nuisance aquatic vegetation* (Ed. by Pieterse, AH. & Murphy KJ.), pp. 31-38. Oxford Science Publications, Oxford.
- Cornell, HV. & Lawton JH. 1992. Species interactions, local and regional processes, and limits to the richness of ecological communities: a theoretical perspective. *Journal of Animal Ecology* 61 (1): 1-12.
- Croasdale, H. & Flint EA. 1986. *Flora of New Zealand: freshwater Algae, Chlorophyta, Desmidiaceae*. Government Printer, Wellington. 132 pp.
- Croasdale, H. & Flint EA. 1988. *Flora of New Zealand: Freshwater algae, Chlorophyta, Desmidiaceae*. Government Printer, Wellington. 147 pp.
- De Jonge, VN. & Van Beusekom JEE. 1992. Contribution of resuspended microphytobenthos to total phytoplankton in the EMS estuary and its possible role for grazers. *Netherlands Journal of Sea Research* 30: 91-105.
- Dillard, GE. 1990. *Freshwater Algae of the Southeastern United States. Part 3. Chlorophyceae: Zygnematales: Mesotaeniaceae and Desmidiaceae (Section 1)*. *Bibliotheca phycologica*, v. 85. Cramer, Berlin. 172 pp.
- Dillard, GE. 1991. *Freshwater Algae of the Southeastern United States. Part 4. Chlorophyceae: Zygnematales: Desmidiaceae (Section 2)*. *Bibliotheca phycologica*, v. 89. Cramer, Berlin. 205 pp.
- Diniz-Filho, JAF. & Bini LM. 2005. Modelling geographical patterns in species richness using eigenvector-based spatial filters. *Global Ecology and Biogeography* 14: 177-185.
- Dray, S., Legendre P. & Blanchet FG. 2007. packfor: Forward selection with permutation. R package version 0.0-9. Disponible em: <http://r-forge.r-project.org/R/group_id=195>

Dray, S., Legendre P. & Peres-Neto P. 2006. Spatial modelling: a comprehensive framework for principal coordinate analysis of neighbour matrices (PCNM). *Ecological Modelling* 196: 483-493.

Ferragut, C. & Bicudo DC. 2010. Periphytic algal community adaptive strategies in N and P enriched experiments in a tropical oligotrophic reservoir. *Hydrobiologia* 646: 295-309.

Giné, MF., Bergamin FH., Zagatto EAG. & Reis BF. 1980. Simultaneous determination of nitrate and nitrite by flow injection analysis. *Analytica Chimica Acta* 114: 191-197.

Golterman, HL., Clymo RS. & Ohmstad MAM. 1978. *Methods for physical and chemical analysis of freshwater*. Blackwell Scientific, Oxford. 214 pp.

Griffith, DA. & Peres-Neto PR. 2006. Spatial modeling in ecology: the flexibility of eigenfunction spatial analyses. *Ecology* 87: 2603-2613.

Hanski, I. 1997. Be diverse, be predictable. *Nature* 390: 440-441.

Heino, J., Bini LM., Karjalainen SM., Mykra H., Soininen J., Vieira LCG. & Diniz-Filho JAF. 2010. Geographical patterns of micro-organismal community structure: are diatoms ubiquitously distributed across boreal streams? *Oikos* 119: 129-137.

Hillebrand, H. 2002. Top-down versus bottom-up control of autotrophic biomass—a meta-analysis on experiments with periphyton. *Journal of the North American Benthological Society (Freshwater Science)* 21 (3): 349-369.

Hillebrand, H. 2003. Opposing effects of grazing and nutrients on diversity. *Oikos* 100: 592-600.

Hillebrand, H., Gruner DS., Borer ET., Bracken MES., Cleland EE., Elser JJ., Harpole WS., Ngai JT., Seabloom EW., Shurin JB. & Smith JE. 2007. Consumer versus resource control of producer diversity depends on ecosystem type and producer community structure. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104 (26): 10904-10909.

Hillebrand, H., Watermann F., Karez R. & Berninger U-G. 2001. Differences in species richness patterns between unicellular and multicellular organisms. *Oecologia* 126: 114-124.

Hinojosa-Garro, D., Mason CF. & Underwood GJC. 2010. Influence of macrophyte spatial architecture on periphyton and macroinvertebrate community structure in shallow water bodies under contrasting land management. *Fundamental and Applied Limnology* 177 (1): 19-37.

Hoagland, KD., Roemer SC. & Rosowski JR. 1982. Colonization and community structure of two periphyton assemblages, with emphasis on the diatoms Bacillariophyceae. *American Journal of Botany* 69: 188-213.

- Komárek, J. & Anagnostidis K. 1986. Modern approach to the classification system of Cyanophytes 2 – Chroococcales. *Archiv für Hydrobiologie* 73: 157-226.
- Komárek, J. & Anagnostidis K. 1989. Modern approach to the classification system of Cyanophytes 4 – Nostocales. *Archiv für Hydrobiologie* 82: 247-345.
- Krammer, K. & Lange-Bertalot H. 1986. Bacillariophyceae: Naviculaceae. In *Süßwasser flora von Mitteleuropa* (Ed. by Ettl, H., Gerloff J., Heyning H., Mollenhauer D.), vol. 2, n. 1, 876 pp. Gustav Fischer, Stuttgart.
- Krammer, K. & Lange-Bertalot H. 1988. Bacillariophyceae: Bacillariaceae, Epithemiaceae, Surirellaceae. In *Süßwasser flora von Mitteleuropa* (Ed. by Ettl, H., Gerloff J., Heyning H., Mollenhauer D.), vol. 2, n. 2, 596 pp. Gustav Fischer, Stuttgart.
- Krammer, K. & Lange-Bertalot H. 1991. Bacillariophyceae: Centrales, Fragilariaceae, Eunotiaceae. In *Süßwasser flora von Mitteleuropa* (Ed. by Ettl, H., Gerloff J., Heyning H., Mollenhauer D.), vol. 2, n. 3, 576 pp. Gustav Fischer, Stuttgart.
- Koroleff, KJH. 1976. Determination of ammonia. In *Methods of Seawater Analysis* (Ed. by Grasshoff, E. & Kremling E.), 117-181pp. Verlag Chemie Wheinhein, New York.
- Larson, CA. & Passy SI. 2012. Taxonomic and functional composition of the algal benthos exhibits similar successional trends in response to nutrient supply and current velocity. *FEMS Microbiology Ecology* 80: 352-362.
- Laugaste, R. & Reunanen M. 2005. The composition and density of epiphyton on some macrophyte species in the partly meromictic Lake Verevi. *Hydrobiologia* 547:137-150.
- Legendre, P. 2008. Studying beta diversity: ecological variation partitioning by multiple regression and canonical analysis. *Journal of Plant Ecology* 1 (1): 3-8.
- Legendre, P. & Legendre L. 1998. *Numerical Ecology*. Elsevier, Amsterdam. 853 pp.
- Liess, A., Lange K., Schulz F., Piggott JJ., Matthaei CD. & Townsend CR. 2009. Light, nutrients and grazing interact to determine diatom species richness via changes to productivity, nutrient state and grazer activity. *Journal of Ecology* 97: 326-336.
- Lobo, JM., Lumaret JP. & Jay-Robert, P. 2002. Modelling the species richness distribution of French dung beetles (Coleoptera, Scarabaeidae) and delimiting the predictive capacity of different groups of explanatory variables. *Global Ecology & Biogeography* 11: 265-277.
- Loreau, M. 2000. Are communities saturated? On the relationship between α , β and γ diversity. *Ecology Letters* 3: 73-76.
- Lorenzi, H. 2000. *Plantas daninhas do Brasil: terrestres, aquáticas, parasitas e tóxicas*. 3 ed. Instituto Plantarum de Estudos da Flora, Nova Odessa. 608 pp.

MacIntyre, HL., Geider RJ. & Miller DC. 1996. Microphytobenthos: the ecological role of the “Secret Garden” of unvegetated, shallow-water marine habitats I, Distribution, Abundance and Primary Production. *Estuaries* 19 (2A): 186-201.

Mackereth, FYH., Heron JG. & Talling JJ. 1978. Water analysis some revised methods for limnologist. Freshwater Biological Association, Scientific Publication, Ambleside. 120 pp.

Magurran, AE. 2004. Measuring biological diversity. Blackwell Publishing company, Malden, 72-98 pp.

Maia-Barbosa, PM., Peixoto RS. & Guimarães AS. 2008. Zooplankton in littoral waters of a tropical lake: a revisited biodiversity. *Brazilian Journal of Biology* 68(4, Suppl.): 1069-1078.

Marquet, AP., Fernández M., Navarreta SA. & Valdovinos C. 2004. Diversity emerging: toward a deconstruction of biodiversity patterns. In *Frontiers of biogeography: new directions in the geography of nature* (Ed. by Lomolino, M. & Haeney L.), pp. 191-210. Sinauer Associates: Massachusetts.

Messyasz B, Kuczynska-Kippen N & Nagengast B. 2009. The epiphytic communities of various ecological types of aquatic vegetation of five pastoral ponds. *Biologia* 64(1): 88-96.

Nabout, JC., Siqueira T., Bini LM. & Nogueira IS. 2009. No evidence for environmental and spatial processes in structuring phytoplankton communities. *Acta Oecologica* 35: 720-726.

O'Malley, MA. 2007. The nineteenth century roots of “everything is everywhere”. *Nature Reviews* 5: 647-651.

Oksanen, J., Blanchet FG., Kindt R., Legendre P., O'hara RG., Simpson GL., Solymos P., Henry M., Stevens H. & Wagner H. 2010. *Vegan: Community Ecology Package*. Disponível em: <<http://CRAN.R-project.org/package=vegan>>

Padiál, AA., Siqueira T., Heino J., Vieira LCG., Bonecker CC., Lansac-Tôha FA., Rodrigues LC., Takeda AM., Train S., Velho LFM. & Bini LM. 2012. Relationships between multiple biological groups and classification schemes in a Neotropical floodplain. *Ecological Indicators* 12: 55-65.

Passy, SI. 2007. Diatom ecological guilds display distinct and predictable behavior along nutrient and disturbance gradients in running waters. *Aquatic Botany* 86: 171-178.

Passy, SI. 2009. The relationship between local and regional diatom richness is mediated by the local and regional environment. *Global Ecology and Biogeography* 18: 383-391.

Passy, SI. 2010. A distinct latitudinal gradient of diatom diversity is linked to resource supply. *Ecology* 91(1): 36-41.

- Peres-Neto, PR., Legendre P., Dray S. & Borcard D. 2006. Variation partitioning of species data matrices estimation and comparison of fractions. *Ecology* 87 (10): 2614-2625.
- Pott, VJ. & Pott A. 2000. *Plantas aquáticas do Pantanal*. Embrapa, Brasília. 404 pp.
- Prescott, GW. 1982. *Algae of the western great lakes area*. Otto Koeltz Science Publishers, Koenigstein/W-Germany. 977 pp.
- Prescott, GW., Bicudo CEM. & Vinyard WC. 1982. A Synophysis of North American Desmids. Part II. Desmidiaceae: Placodermae. Section 4. In *Desmidiaceae* (Ed. by Prescott, GW.). University Nebraska Press, Lincoln. 698 pp.
- Prescott, GW., Croasdale HT., Vinyard WC. & Bicudo CEM. 1981. A Synophysis of North American Desmids. Part II. Desmidiaceae: Placodermae. Section 3. In *Desmidiaceae* (Ed. by Prescott, GW.). University Nebraska Press, Lincoln. 720 p.
- R Core Team. 2013. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0. URL <http://www.R-project.org/>.
- Rakocevic, J. 2012. Spatial and temporal distribution of phytoplankton in lake Skadar. *Archives of Biological Science Belgrade* 64 (2): 585-595.
- Roberto, MC., Santana NF. & Thomaz SM. 2009. Limnology in the Upper Paraná River floodplain: large-scale spatial and temporal patterns, and the influence of reservoirs. *Brazilian Journal of Biology* 69 (2 Suppl.): 717-725.
- Rosowski, JR. 2003. Photosynthetic euglenoids. In *Freshwater Algae of North America: Ecology and Classification* (Ed. by Wehr, JD. & Sheath RG.), pp. 383-416. Academic Press, San Diego.
- Round, FE. 1965. *The biology of the algae*. Edward Arnold (Publishers) Ltd, London. 269 pp.
- Round, FE. 1971. The taxonomy of the Chlorophyta, 2. *British Phycological Journal* 6 (2): 235-264.
- Schneck, F., Schwarzbald A. & Melo AS. 2011. Substrate roughness affects stream benthic algal diversity, assemblage, composition and nestedness. *Journal North American Benthological Society (Freshwater Science)* 30 (4): 1049-1056.
- Schwarzbald, A. 1990. Métodos ecológicos aplicados ao estudo do perifíton. *Acta Limnologica Brasiliensia* 3 (1): 545-592.
- Šimová, I., Li YM. & Storch D. 2013. Relationship between species richness and productivity in plants: the role of sampling effect, heterogeneity and species pool. *Journal of Ecology* 101: 161-170.

- Soininen, J. 2007. Environmental and spatial control of freshwater diatoms: a review. *Diatom Research* 22 (2): 473-490.
- Soininen, J. & Heino J. 2007. Variation in niche parameters along the diversity gradient of unicellular eukaryote assemblages. *Protist* 158: 181-191.
- Soininen, J., Heino J., Kokocinski M. & Muotka T. 2009. Local–regional diversity relationship varies with spatial scale in lotic diatoms. *Journal of Biogeography* 36: 720-727.
- Steinman, AD. 1996. Effects of grazers on freshwater benthic algal. In *Algal ecology: freshwater benthic ecosystem* (Ed. by Stevenson, RJ., Bothwell ML. & Lowe RL), pp. 341-373. Academic Press: San Diego.
- Stevenson, RJ. 1996a. An introduction to algal ecology in freshwater benthic habitats. In *Algal ecology: freshwater benthic ecosystem* (Ed by Stevenson, RJ, Bothwell ML. & Lowe, RL.), pp. 3-26. Academic Press: San Diego.
- Stevenson, RJ. 1996b. The Stimulation and Drag os Current. In *Algal ecology: freshwater benthic ecosystem* (Ed by Stevenson, RJ, Bothwell ML. & Lowe, RL.), pp. 321-340. Academic Press: San Diego.
- Tang, T., Wu N., Li F., Fu X. & Cai Q. 2013. Disentangling the roles of spatial and environmental variables in shaping benthic algal assemblages in rivers of central and northern China. *Aquatic Ecology* DOI 10.1007/s10452-013-9458-8
- Terribile, LC., Olalla-Tárraga MA., Morales-Castilla I., Rueda M., Vidanes RM., Rodríguez MA. & Diniz-Filho JAF. 2009. Global richness patterns of venomous snakes reveal contrasting influences of ecology and history in two different clades. *Oecologia* 159: 617-626.
- Thomaz, SM., Pagioro TA., Bini LM., Roberto MC. & Rocha RRA. 2004. Limnological characterization of the aquatic environments and the influence of hydrometric levels. In *The Upper Paraná River floodplain: physical aspects, ecology and conservation* (Ed by Thomaz, SM., Agostinho AA. & Hahn NS.), pp. 75-102. Backhuys Publishers, Leiden.
- Tuji, A. 2000. Observation of developmental processes in loosely attached diatom (Bacillariophyceae) communities. *Phycological Research* 48: 75-84.
- Vanormelingen, P., Cottenie K., Michels E., Muylaert K., Vyverman W. & De Meester L. 2008. The relative importance of dispersal and local processes in structuring phytoplankton communities in a set of highly interconnected ponds. *Freshwater Biology* 53: 2170-2183.
- Velasquez, J. 1994. *Plantas acuáticas vasculares Venezuela*. Caracas: Universidad Central de Ven Consejo de Desarrollo Científico y Humanístico. 992p.
- Vyverman, W., Verleyen E., Sabbe K., Vanhoutte K., Sterken M., Hodgson DA., Mann DG., Juggins S., Vijver BV., Jones V., Flower R., Roberts D., Chepurnov VA.,

Vanormelinger P. & Wever A. 2007. Historical processes constrain patterns in global diatom diversity. *Ecology* 88: 1925-1931.

Walseng, B., Hessen DO., Halvorsen G. & Schartau AK. 2006. Major contribution from littoral crustaceans to zooplankton species richness in lakes. *Limnology and Oceanography* 51 (6): 2600-2606.

Wetzel, R.G., 1983. *Periphyton of Freshwater Ecosystems*. Dr. W. Junk Publishers, The Hague.

Wetzel, CE., Bicudo DC., Ector L., Lobo EA., Soininen J., Landeiro VL. & Bini LM. 2012. Distance decay of similarity in Neotropical diatom communities. *Plos One* 7 (9): 1-8 (e45071).

Wetzel, RG. & Likens GE. 1991. *Limnological analysis*. Springer. 384 pp.

Whittaker, RJ. 2010. Meta-analyses and mega-mistakes: calling time on meta-analysis of the species richness-productivity relationship. *Ecology* 91 (9): 2522-2533.

3 PARTICIÃO DA VARIAÇÃO DE COMUNIDADES PERIFÍTICAS DESCONSTRUÍDAS: O USO DE TRAÇOS BIOLÓGICOS IMPORTA?

RESUMO

A utilização das características das espécies oferece uma promissora abordagem para a compreensão dos principais processos que conduzem aos padrões de metacomunidades. Nós analisamos amostras de algas perifíticas de 30 ambientes da planície de inundação do Alto rio Paraná, no sudeste do Brasil, para testar as hipóteses de que a variação na composição de espécies de grupos de algas com baixa habilidade de dispersão seria principalmente explicada por variáveis espaciais, por outro lado, grupos de algas com alta habilidade de dispersão seriam explicados melhor por variáveis ambientais. A variação na estrutura da comunidade foi principalmente correlacionada com as variáveis ambientais. Este resultado está de acordo com o grande número de evidências que indicam um predominante papel do processo *species-sorting*. A predição mais específica de que as variáveis espaciais se tornariam as mais importantes através do gradiente de aderência ou tamanho, entretanto, não foi suportada pelas nossas análises. Ainda, a grande variação não explicada sugere que estas comunidades foram reunidas por eventos idiossincráticos ou que outras variáveis negligenciadas em estudos de metacomunidades aquáticas precisam ser incluídas.

Palavras-chave: metacomunidade, perifíton, pRDA, variáveis ambientais, comunidades aquáticas, planície de inundação

ABSTRACT

The use of species traits offers a promising approach to the understanding of the main processes underlying metacommunity patterns. We analyzed samples of periphytic algae in 30 environments of the Upper Paraná River floodplain in southeastern Brazil, to test the hypotheses that variation in species composition of algal groups with low dispersal abilities would be mainly explained by spatial variables; on the other hand, algal groups with higher dispersal abilities would be better explained by environmental variables. The variation in community structure was mainly correlated with environmental variables. This result is in line with a growing body of evidence indicating a predominant role of species-sorting processes. The more-refined prediction that the spatial variables would gradually become more important across a gradient of adherence or size was, however, not supported by our analyses. Also, the large unexplained variation suggested that these periphytic communities were assembled by idiosyncratic events, or that other variables that are often neglected in studies of aquatic metacommunities needed to be included.

Keywords: metacommunity, periphyton, pRDA, environmental variables, aquatic communities, floodplain

3.1 INTRODUÇÃO

O termo metacomunidade foi criado por Wilson (1992) em um trabalho de simulação onde o autor já expunha alguns elementos básicos (e.g., ambientes homogêneos e equivalência ecológica das espécies) da teoria neutra unificada da biodiversidade proposta por Hubbell (2001). De acordo com Wilson (1992), uma metacomunidade é composta por comunidades separadas em diferentes manchas que formam um mosaico. Embora essa definição não tenha a precisão necessária, minimamente, ela reconhece a existência ou importância da dimensão espacial em estudos de ecologia de comunidades. Posteriormente, diversos estudos apresentaram definições mais precisas. Por exemplo, Leibold et al. (2004) definiram uma metacomunidade como sendo “um conjunto de comunidades locais que estão ligadas pela dispersão de múltiplas espécies que potencialmente interagem” (ver também Hubbell, 2001 para definição virtualmente idêntica).

O objetivo geral da teoria de metacomunidade consiste, por um lado, em verificar como a dispersão dos organismos entre comunidades locais altera as dinâmicas locais e, posteriormente, a estrutura das comunidades (Mihaljevic, 2012). Por outro lado, a teoria de metacomunidade pressupõe que gradientes ambientais também podem influenciar as taxas demográficas das espécies e, portanto, as estruturas das comunidades locais. Leibold et al. (2004) criaram, nesse contexto, quatro modelos ou tipos de metacomunidades - “dinâmica de manchas” (PD), “species sorting” (SS), “efeito de massa” (ME) e modelo neutro (NM) – que diferem principalmente em dois tipos de suposições: se as manchas são homogêneas ou heterogêneas em relação à condições abióticas, se as condições de dispersão dos organismos entre as manchas é limitada, eficiente ou alta (Holyoak et al., 2005). Uma metacomunidade do tipo SS é caracterizada por diferenças nas abundâncias das espécies entre as comunidades locais em função da interação de espécies e qualidade da mancha (por exemplo, recursos e condições ambientais). Por outro lado, a metacomunidade pode ser composta por indivíduos que possuem semelhantes habilidades competitivas e dispersão e, que a variação na composição da comunidade é principalmente determinada pela limitação da dispersão, especiação e extinção (NM). Winegardner et al. (2012) recentemente propuseram que os outros dois modelos – PD e ME – são casos especiais do tipo SS. Em PD as espécies diferem umas das outras pela especialização como competidoras ou colonizadoras dentro de um ambiente uniforme. Em um ambiente heterogêneo, fortes

efeitos prioritários (Winegardner et al., 2012), causados por bons dispersores, podem alterar a dinâmica da comunidade. Em ME, a alta dispersão de uma mancha de alta qualidade promove um constante suplemento de indivíduos para manchas de baixa qualidade, de modo que, uma população pode ser mantida fora da sua amplitude ambiental (Mouquet & Loreau, 2003). Winegardner et al. (2012) sugeriram que, por considerarem PD e ME como casos especiais do modelo tipo SS, os ecólogos não percebem os modelos de metacomunidade como quatro paradigmas discretos, mas sim como a interação dos mecanismos por trás dos padrões de metacomunidade. Assim, estes autores sugeriram que os ecólogos pensem as metacomunidades como neutra, e “species sorting” com limitada (PD), eficiente (SS) e alta dispersão (ME, sensu Leibold et al., 2004).

A partição de variância baseado em análises canônicas é o método mais utilizado em estudos que objetivam estimar o papel relativo dos fatores ambientais e preditores espaciais em determinar a variação em metacomunidades (e.g., Gilbert & Lechowicz, 2004; Cottenie, 2005; Heino et al., 2010; Siqueira et al., 2012). Entretanto, recentes estudos têm revelado limitações para o uso da partição de variância, como uma forma inequívoca de distinguir entre modelos de metacomunidade (Gilbert & Bennett, 2010; Smith & Lundholm, 2010; mas ver Diniz-Filho et al., 2012). Atualmente, os pesquisadores evitam interpretar o componente ambiental e espacial como expressões diretas de nicho e, especialmente, relacionadas ao processo neutro, respectivamente. Existe também o problema dos baixos coeficientes de determinação que são estimados em muitos dos trabalhos recentes (Melo et al., 2011). A justificativa mais frequente, para os baixos valores de explicação que são comumente encontrados, é baseada no fato que alguma variável importante não foi incluída na matriz explanatória ou que os dados foram coletados em um único momento (Beisner et al., 2006).

Outra justificativa para os baixos valores de explicação pode ser simplesmente porque, nos estudos de metacomunidades, estar-se-ia misturando “laranjas com maçãs”. Em outras palavras, as matrizes respostas (espécies x locais) seriam compostas por espécies que respondem a diferentes tipos de variáveis explanatórias. Em busca de testes de hipóteses específicas, que vão além da dicotomia simplista entre processos neutros e determinadas pelo nicho, estudos recentes dividiram as matrizes respostas considerando diferentes traços das espécies (e.g., modos de dispersão, tamanho como substituto para capacidade de dispersão, raridade e origem: se nativa ou exótica) que compõem as comunidades locais (Thompson & Townsend, 2006; Pandit et al., 2009).

Siqueira et al., 2012; De Bie et al., 2012). Por exemplo, Pandit et al. (2009) testaram a hipótese de que as variáveis ambientais explicariam alta proporção da variação na abundância e distribuição de espécies especialistas, no entanto, as variáveis espaciais seriam relativamente mais importante para espécies generalistas.

De acordo com o princípio de L. Baas Becking (ver O'Malley, 2007), organismos pequenos apresentam dispersão passiva eficiente e sua distribuição é principalmente controlada por variáveis ambientais. Entretanto, recentes estudos demonstram que microalgas apresentam diferentes padrões espaciais, provavelmente relacionados com a limitação de dispersão (Vanormelingen et al., 2008; Cerná, 2010; Heino et al., 2010). A relação entre os traços ecológicos das espécies e a habilidade de dispersão tem sido investigada na tentativa de compreender os padrões de diferentes grupos de organismos. Desse modo, por exemplo, organismos menores são mais susceptíveis a dispersar de forma passiva e, possivelmente possuem menores tendências de exibirem padrões espaciais, quando comparados com organismos maiores (Hájek et al., 2011; De Bie et al., 2012). Entretanto, quando se compara grupos de organismos (e.g., algas perifíticas) que possuem similar modo de dispersão e requerimentos ambientais, pode ser útil avaliar tanto seus traços biológicos (e.g., tamanho), quanto suas estratégias adaptativas (e.g., forma de aderência no substrato). Com essa abordagem, a possibilidade de padrões espaciais espúrios, causados por diferentes respostas às condições ambientais é descartado (Wetzel et al., 2012). Ainda, esta pode ser uma perspectiva promissora quando comunidades específicas são desconstruídas.

As algas perifíticas constituem um excelente modelo para o teste de hipóteses relacionadas com os diferentes modelos de metacomunidades. Nas matrizes perifíticas, as algas compreendem um diverso grupo de organismos fotoautotróficos que colonizam e se desenvolvem sobre qualquer tipo de substrato submerso, orgânico ou inorgânico (Wetzel, 1983). Estes organismos apresentam diferentes traços biológicos, variando de tamanho, forma de crescimento (unicelular, filamentosa e colonial) e, forma de aderência no substrato (frouxamente aderida e firmemente aderida). Assim, espera-se que diferentes grupos de espécies apresentem respostas diferenciadas aos gradientes ambientais (Biggs et al., 1998). Por exemplo, ambientes com elevada correnteza, é esperado suportar alta abundância de algas unicelulares prostradas, do que formas frouxamente aderidas, como as filamentosas (Passy, 2007). Portanto, é provável que, devido a estas características compartilhadas, resultados mais evidentes que relacionem a importância das variáveis ambientais e espaciais sejam obtidos com o uso de uma

abordagem de desconstrução, quando comparado com análises da comunidade como um todo.

Nós investigamos a importância relativa das variáveis ambientais e de preditores espaciais em explicar a variação da comunidade de algas perifíticas de modo geral e, depois de desconstruir esta comunidade de acordo com os traços biológicos (e.g., forma de aderência no substrato e tamanho). Particularmente, o tamanho das espécies e suas formas de aderência foram utilizadas como substitutos para a dispersão passiva das algas perifíticas. Primeiro, esperamos que as variáveis ambientais possam ser mais importantes em explicar a variação da comunidade total de algas perifíticas, dado que esta comunidade responde fortemente aos gradientes ambientais. Segundo, depois de desconstruída a comunidade de acordo com a forma de aderência ao substrato (e.g., firmemente aderida x frouxamente aderida), nós predizemos alta importância relativa das variáveis espaciais para o grupo composto por algas firmemente aderidas, em relação ao grupo composto pelas algas frouxamente aderidas. Esta predição assume que, algas firmemente aderidas possuem a menor possibilidade de serem removidas da matriz perifítica pelas correntes de água e dispersar passivamente (Passy, 2007, Wetzel et al. 2012). Terceiro, de acordo com recentes estudos que sugerem que, para organismos que dispersam passivamente, a eficiência da dispersão decresce com o aumento do tamanho do propágulo (Hájek et al., 2011; De Bie et al., 2012), nós predizemos que as variáveis espaciais podem ser menos importantes para algas menores (com alto potencial para dispersar passivamente) do que para as maiores, algas menores são mais facilmente carregadas pelas massas de água, pela ação do vento e por outros organismos.

3.2 MATERIAL E MÉTODOS

3.2.1 Área de estudo

O rio Paraná é considerado o décimo maior do mundo em relação à vazão. Seus trechos alto e parte do médio estão totalmente inseridos em território brasileiro (Stevaux, 1994). O Alto rio Paraná está associado a uma extensa planície de inundação (22°40'-22°50'S; 53°10'-53°24'W), representando um importante centro de diversidade. Em 30 de setembro de 1997, um trecho de aproximadamente 200 km dessa região foi oficialmente designado como uma área de proteção ambiental (APA Ilhas e Várzeas do rio Paraná). Essa área está inserida em um trecho livre de represamento, a jusante da

represa de Porto Primavera e a montante do reservatório da UHE Itaipu (Stevaux et al., 2009). Dois importantes tributários, os rios Ivinhema e Baía, constituem dois grandes subsistemas desta planície (Padial et al., 2012). Os ambientes aquáticos dessa planície apresentam grande variabilidade morfométrica e limnológica, além de diferentes graus de conectividade com a calha do rio principal (Souza-Filho et al., 2004).

A área de estudo constituiu um trecho de aproximadamente 60 km de extensão e incluiu ambientes associados aos rios Paraná, Ivinhema e Baía (Figura 1). Este estudo compreendeu 30 ambientes, entre lagoas, rios e canais, que possuíam a macrófita aquática *Eichhornia azurea* (Sw.) Kunth que serve de substrato para a colonização da comunidade perifítica. Tendo em vista que essa espécie é frequentemente registrada nesta planície, sua escolha permitiu representar as variações das condições abióticas locais e a comparação entre os ambientes deste estudo.

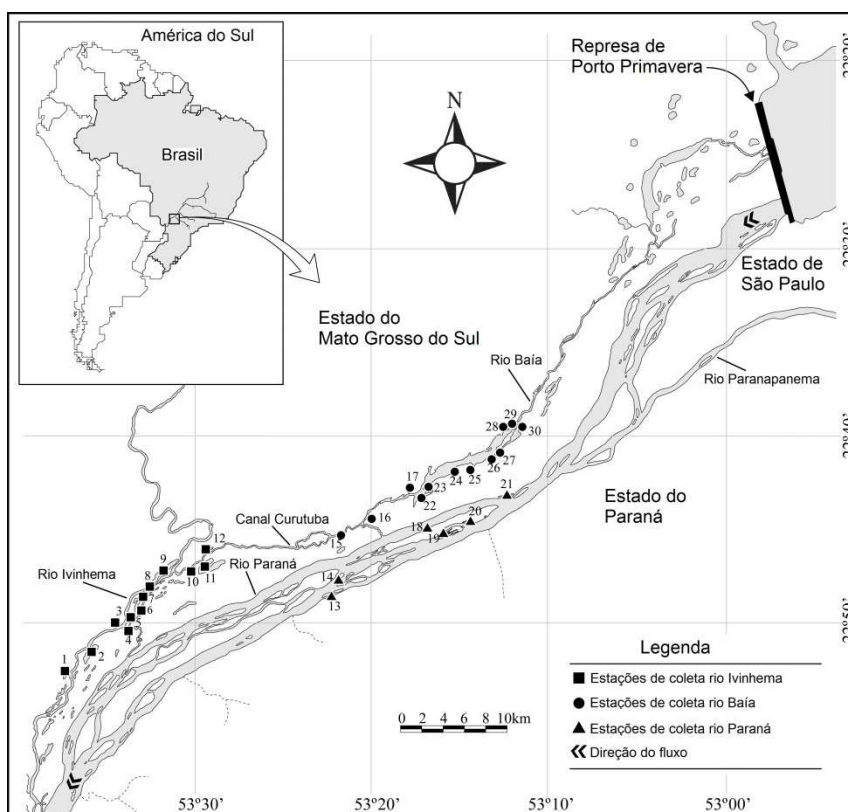


Figura 1. Planície de inundação do Alto rio Paraná com a localização dos ambientes estudados.

As amostras das variáveis limnológicas e da comunidade de algas perifíticas foram obtidas durante o período de águas altas, março de 2010. Este período foi

precedido por um grande pulso de inundação, quando a variação do nível fluviométrico atingiu o valor máximo de 6,70 m (Figura 2).

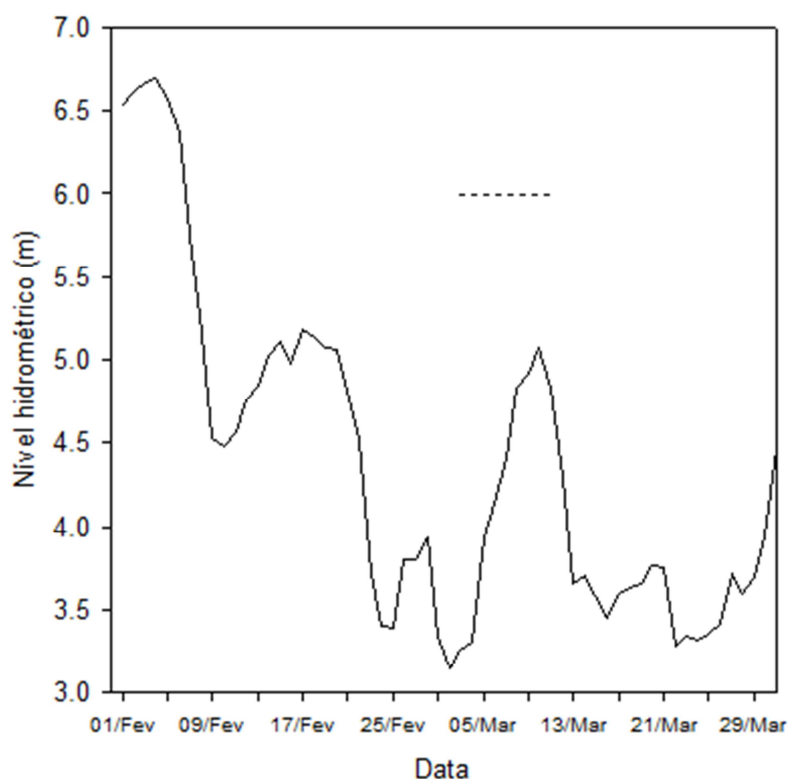


Figura 2. Variação do nível da água na planície de inundação do alto rio Paraná em fevereiro e março de 2010. A linha pontilhada indica o período amostral.

3.2.2 Variáveis ambientais

Em cada área de amostragem, as seguintes variáveis foram medidas em campo: profundidade do disco de Secchi, profundidade média (batimetria), temperatura da água ($^{\circ}\text{C}$; aparelho digital portátil marca YSI), condutividade elétrica ($\mu\text{S cm}^{-1}$) e pH (potenciômetros digitais de campo da marca Digimed). Amostras de água foram filtradas em filtros Whatman GF/F, sob baixa pressão ($< 0,5 \text{ atm}$) e mantidas a -20°C para determinação, em laboratório, das concentrações ($\mu\text{g L}^{-1}$) das frações dissolvidas de fósforo (ortofosfato; de acordo com Mackereth et al., 1978) e nitrogênio (nitrato e amônia de acordo com Giné et al., 1980 e Koroleff, 1976, respectivamente). As frações dissolvidas de nitrogênio foram somadas e consideradas como nitrogênio inorgânico nas análises.

3.2.3 Amostragem da comunidade perifítica

As amostras da comunidade de algas perifíticas foram obtidas com a raspagem de pecíolos em estágio adulto de *E. azurea*. As amostras da comunidade de algas perifíticas foram obtidas com a raspagem de pecíolos em estágio adulto de *E. azurea*. Dois pecíolos coletados em cada local de amostragem (60 no total) foram acondicionados em frascos de Wheaton de 150 mL e mantidos no gelo até a remoção do material perifítico com auxílio de lâmina de aço inoxidável envoltas em papel alumínio e jatos de água destilada. O material removido foi fixado e preservado com solução de Lugol acético a 5%, para as amostras quantitativas. A área do substrato raspado (cm²) foi calculada a partir das medidas de comprimento e largura obtidas de cada pecíolo. A contagem das algas perifíticas foi realizada em campos aleatórios utilizando um microscópio invertido (400x) de acordo com Utermöhl (1958) e em câmaras de sedimentação seguindo Lund et al. (1958) até atingir, no mínimo, 100 indivíduos do táxon predominante e a estabilização da curva de espécies (Bicudo, 1990). As identificações foram realizadas até o menor nível taxonômico possível (usualmente espécies) de acordo com literatura clássica (e.g., Prescott et al., 1981, 1982; Prescott, 1982; Croasdale & Flint, 1986, 1988; Komárek & Anagnostidis, 1986, 1989; Krammer & Lange-Bertalot, 1986, 1988, 1991; Anagnostidis & Komárek, 1988; Dillard, 1990, 1991).

3.2.4 Desconstrução da comunidade perifítica

Traços biológicos (e.g., tamanho do corpo e tamanho do propágulo, Hájek et al., 2011; De Bie et al., 2012) e estratégias adaptativas (e.g., formas de aderência, Wetzel et al., 2012) são possivelmente relacionadas a dispersão passiva. As algas perifíticas apresentam ampla variedade de estratégias adaptativas que determinam um arranjo particular dentro do biofilme. Considerando essas estratégias, as algas foram divididas em 12 grupos para a formação das matrizes respostas, de acordo com a combinação dos seguintes traços (dado por Round et al., 1990; Biggs et al., 1998; Graham & Wilcox, 2000; Burliga et al., 2004; Ferragut & Bicudo, 2010): (1) forma de aderência no substrato (frouxamente aderidas aquelas que possuem algum mecanismos de locomoção e não exibem mecanismos de aderência e, firmemente aderidas aquelas que não possuem mecanismos de locomoção e exibem mecanismos de aderência); (2) forma de

crescimento (flagelado, unicelular, filamentosos ou colonial); (3) forma de aderência (prostrada ou ereta, com ou sem pedúnculo) e tamanho de célula [(nano (0-20 μm), micro (20-70 μm), meso (70-120 μm) e macro (>120 μm)]. Desta forma, foram criados três grandes grupos que incluem subgrupos como segue: i) frouxamente aderida (flagelada, unicelular, colonial e filamentosos), ii) fortemente aderida (filamentosa, com pedúnculo, sem pedúnculo e prostrada) e iii) tamanho algal (nano, micro, meso e macroperifíton).

Em grupos que dispersam passivamente, a limitação para a dispersão aumenta com o tamanho do propágulo (Hájek et al., 2011; De Bie et al., 2012) tão bem como para a intensidade de aderência (Passy, 2007; Wetzel et al., 2012). Assim, foi assumido que (i) espécies menores e frouxamente aderidas são mais susceptíveis a dispersarem passivamente do que espécies maiores e firmemente aderidas; (ii) dentro do grupo frouxamente aderido, o potencial da dispersão passiva decresce da forma flagelada para a forma filamentosa e, (iii) dentro do grupo firmemente aderido, o potencial de dispersão decresce da forma filamentosa para a prostrada.

3.2.5 Variáveis espaciais

As coordenadas geográficas foram utilizadas para criar uma matriz de conectividade com base no critério de Delaunay (Borcard et al., 2011) que é adequado quando a disposição dos ambientes em uma região é irregular. De acordo com esse critério, trios de locais de coletas são conectados por um triângulo se e somente se um círculo circunscrito (i.e., o círculo unindo os três locais) não incluir nenhum outro ponto (Legendre & Legendre, 1998). Esta matriz foi utilizada para a obtenção dos filtros espaciais (autovetores) realizada por meio do método Mapas de Autovetores de Moran (MEM, Dray et al., 2006). Os autovetores extraídos da matriz de conectividade representam as relações espaciais entre os pontos de coleta em diferentes escalas e podem ser utilizados como variáveis (explanatórias) espaciais (Diniz-Filho & Bini, 2005; Griffith & Peres-Neto, 2006).

3.2.6 Análise dos dados

Os dados ambientais foram sumarizados com uma análise de componentes principais (PCA, Legendre & Legendre, 1998) com os dados previamente

transformados em logaritmos (excetuando-se pH) e padronizados. A seleção dos eixos para a interpretação dos resultados seguiu o critério de Broken Stick (Jackson, 1993). Análises de redundância parciais (pRDA, Legendre & Legendre, 1998) foram utilizadas para particionar a variação total das matrizes respostas (comunidade total e de grupos de algas definidos de acordo com estratégias de vida e tamanho celular) em relação aos efeitos dos fatores ambientais e espaciais. A pRDA permite a decomposição da variação total em frações que indicam a importância dos fatores [a] locais (variáveis ambientais), [b] locais e espaciais (fração compartilhada), [c] espaciais e a [d] variação não explicada. Os resultados da partição de variância foram baseados nas frações ajustadas (Peres-Neto et al., 2006). As análises foram realizadas com a densidade das algas perifíticas Hellinger transformadas (Legendre & Gallagher, 2001).

A seleção das variáveis espaciais foi realizada pelo método proposto por Blanchet et al. (2008). Este procedimento de seleção é realizado em duas etapas para corrigir dois problemas que ocorrem com o método tradicional (i.e., "forward selection"), aumento da probabilidade de erro Tipo I e superestimação da variância explicada. Na primeira etapa da seleção de variáveis, o modelo global, utilizando todas as variáveis explanatórias, é testado e a análise prossegue se e somente se o resultado for significativo ($P < 0,05$). Se esse critério for respeitado, a seleção de variáveis prossegue, mas considerando dois critérios: (1) o nível de significância da variável explanatória testada e (2) o coeficiente de determinação múltiplo ajustado (R^2_{ajustado}) calculado com todas as variáveis. Assim, uma variável explanatória somente é selecionada se $P < 0,05$ e se o seu R^2_{ajustado} não for superior ao R^2_{ajustado} do modelo global. Quando qualquer um desses critérios não é satisfeito para alguma variável, esta variável é descartada e o procedimento é interrompido. As análises estatísticas foram realizadas utilizando o software livre R (R Core Team, 2013).

3.3 RESULTADOS

Foram registrados 392 táxons que totalizaram 2.309,6 indivíduos $\times 10^3/\text{cm}^2$. Independente do subsistema, as algas fortemente aderidas sem pedúnculo seguidas das com pedúnculo predominaram sobre as demais formas de aderência. Assim como as algas pertencentes à faixa do microperifíton (20-70 μm) em relação aos demais tamanhos (Figura 3). As espécies de diatomáceas fortemente aderidas pedunculadas, *Gomphonema parvulum* (Kützing) Kützing e *G. gracile* Ehrenberg, sem pedúnculo,

Fragilaria capucina Desmazières e *Encyonema minutum* (Hilse) Mann, e unicelular frouxamente aderida, *Navicula* cf. *cryptocephala* Kützing, foram as espécies mais abundantes, compreendendo 46,09% da densidade total da comunidade de algas perifíticas. Os grupos “unicelular” de algas frouxamente aderidas e “microperifíton” apresentaram as maiores riquezas de espécies (Figura 3).

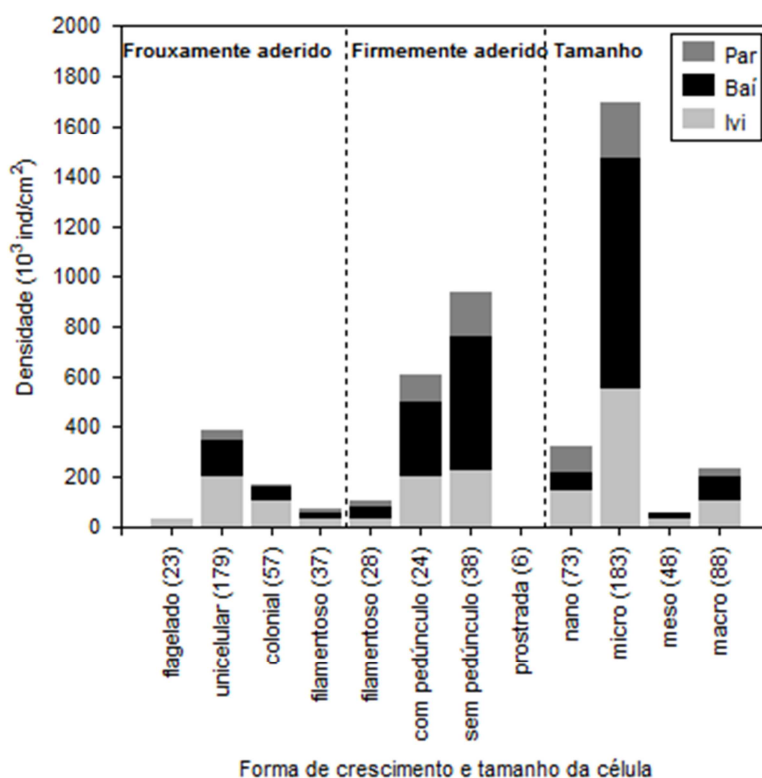


Figura 3. Densidade dos grupos algais em relação ao modo de vida e tamanho celular nos subsistemas Paraná, Baía e Ivinhema da planície de inundação do Alto rio Paraná, em março de 2010. O valor entre parênteses indica o número de espécies do grupo.

Os dois primeiro eixos da análise de componentes principais (PCA) foram retidos segundo o critério broken stick. O primeiro eixo (explicou 37% da variação dos dados limnológicos) foi positivamente correlacionado com pH ($r = 0,87$), nitrogênio inorgânico ($r = 0,86$), condutividade ($r = 0,84$) e alcalinidade ($r = 0,72$) e, negativamente correlacionado com temperatura ($r = -0,62$). O segundo eixo (24%) foi positivamente correlacionada com transparência da coluna da água ($r = 0,72$) e negativamente correlacionada com profundidade média ($r = -0,62$) e ortofosfato ($r = -0,55$). Assim, em geral, as áreas do subsistema do rio Paraná (com positivos escores sobre o primeiro eixo) apresentaram águas mais alcalinas, com alta condutividade e concentrações de nitrogênio inorgânico do que aqueles pertencentes ao subsistema

Ivinhema e Baía (com negativos escores sobre o primeiro eixo). As áreas do subsistema Ivinhema (com negativos escores sobre o eixo 2) foram mais profundas em relação a outras áreas e foram caracterizadas por altas concentrações de ortofosfato (Figura 4).

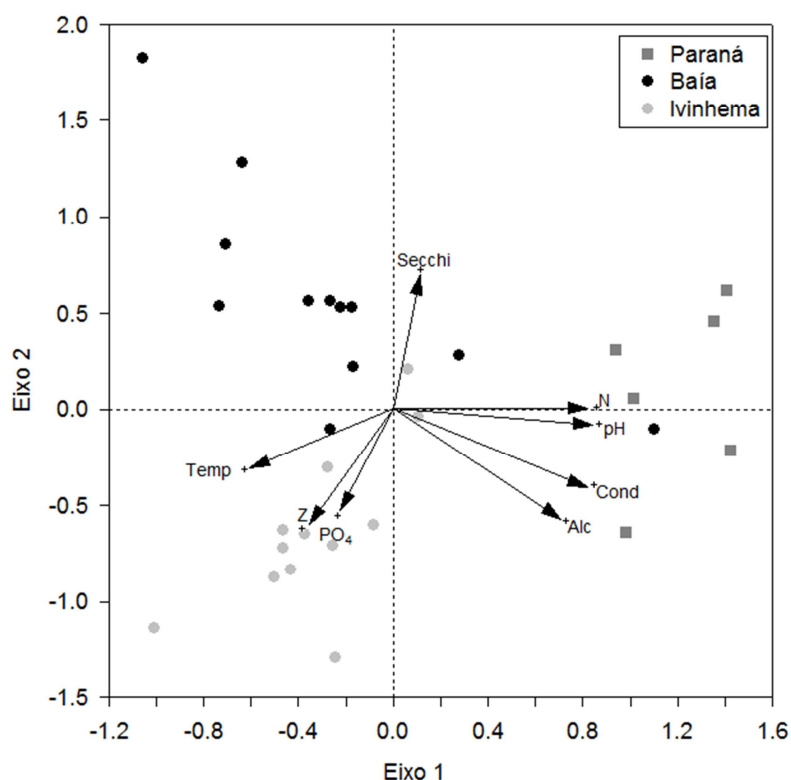


Figura 4. Escores das  reas derivadas da an lise de componentes principais aplicados aos dados limnol gicos. As setas indicam as correla es de Pearson entre as vari veis originais e escores de ordena o. (alc = alcalinidade; cond = condutividade; Z = profundidade m dia; PO₄ = ortofosfato; N = nitrog nio inorg nico; Secchi = transpar ncia de coluna da  gua; temp = temperatura).

O modelo global ambiental derivado de uma RDA n o foi significativo para a forma frouxamente aderida filamentosa e para as formas fortemente aderidas com ped nculo e prostrada (Tabela 1). O modelo global espacial (considerando autovetores associados com autovalores positivos) foi significativo para a comunidade total e para as algas frouxamente aderidas unicelulares, fortemente aderidas com e sem ped nculo e para o micro e macro epif ton. Os modelos globais espaciais associados com autovetores negativos n o foram significativos em todos os casos (Tabela 1).

Em geral, o efeito ambiental puro (fra o [a]) foi significativo para a maioria dos grupos (Tabela 1). Considerando apenas os casos onde somente o modelo global ambiental foi significativo, os maiores coeficientes de determina o ajustados foram

estimados para algas flageladas frouxamente aderidas (9,6 %) e coloniais frouxamente aderidas (6,3 %). A fração espacial pura foi significativa e predominante para as algas com e sem pedúnculo (Tabela 1 e Figura 5). Os efeitos do componente ambiental espacialmente estruturado (fração [b]) foram pronunciados para a comunidade total (9 %), para as algas unicelulares frouxamente aderidas e fortemente aderidas sem pedúnculo (respectivamente, 10 % e 13 %) (Figura 5).

Com relação ao tamanho algal, o efeito espacial puro representou 6 % da variabilidade nas microalgas perifíticas. Para as macroalgas perifíticas, esta fração não foi significativa ($P > 0,05$). O efeito ambiental puro foi altamente significativo para as diferentes classes de tamanhos celulares. O componente ambiental espacialmente estruturado apresentou o maior poder de explicação para micro e macroperifíton (Figura 5).

Tabela 1. Resultado da análise de redundância parcial para a comunidade de algas perifíticas e para os modos de vida. pGamb = valores globais de p para as variáveis ambientais; pGspa+ e pGspa- = valores globais de p para as variáveis espaciais associadas com autovalores positivos e negativos, respectivamente; amb. ret. = variáveis ambientais retidas pelo método de seleção de variáveis de Blanchet et al. 2008; spa. ret. = variáveis espaciais retidas; p[a] = valores de p para a fração ambiental pura e p[c] = valores de p para a fração espacial pura; Nível de significância $P < 0,05$ está indicado em negrito. Alc. = alcalinidade, N-inorg. = nitrogênio inorgânico; PO₄ = ortofosfato; Cond. = condutividade.

| | | pGamb | pGspa+ | pGspa- | amb. ret. | spa. ret. | R ² ajustado | p[a] | p[c] |
|-------------|---------------|--------------|--------------|--------|------------------------------|---------------|-------------------------|--------------|--------------|
| Frouxamente | Total | 0,000 | 0,000 | 1,000 | Cond., pH, N-inorg. | 2, 1, 6, 9, 5 | 0,168 | 0,000 | 0,268 |
| | Aderido | | | | | | | | |
| | Flagelada | 0,010 | 0,380 | 0,610 | pH, Cond. | - | 0,096 | 0,005 | - |
| | Unicelular | 0,000 | 0,000 | 1,000 | pH, PO ₄ , Secchi | 1, 2, 6, 9, 5 | 0,159 | 0,000 | 0,481 |
| | Colonial | 0,000 | 0,100 | 0,910 | pH, Cond., Secchi | - | 0,063 | 0,000 | - |
| | Filamento | 0,070 | 0,240 | 0,730 | - | - | - | - | - |
| Fortemente | Aderido | | | | | | | | |
| | Filamento | 0,000 | 0,130 | 0,860 | pH | - | 0,051 | 0,000 | - |
| | Com Pedúnculo | 0,200 | 0,020 | 0,990 | - | 2, 3 | 0,065 | - | 0,005 |
| | Sem Pedúnculo | 0,000 | 0,000 | 1,000 | pH, Cond. | 2, 1, 6, 9, 5 | 0,230 | 0,000 | 0,002 |
| | Prostrado | 0,330 | 0,200 | 0,810 | - | - | - | - | - |
| Tamanho | Nano | 0,000 | 0,100 | 0,900 | pH, N-inorg. | - | 0,030 | 0,000 | |
| | Micro | 0,000 | 0,000 | 1,000 | pH, Cond. | 1, 2, 9, 6 | 0,181 | 0,000 | 0,001 |
| | Meso | 0,000 | 0,100 | 0,900 | pH, Secchi | - | 0,044 | 0,048 | |
| | Macro | 0,000 | 0,010 | 0,990 | pH, PO ₄ | 5, 6, 2, 8, 1 | 0,168 | 0,000 | 0,368 |

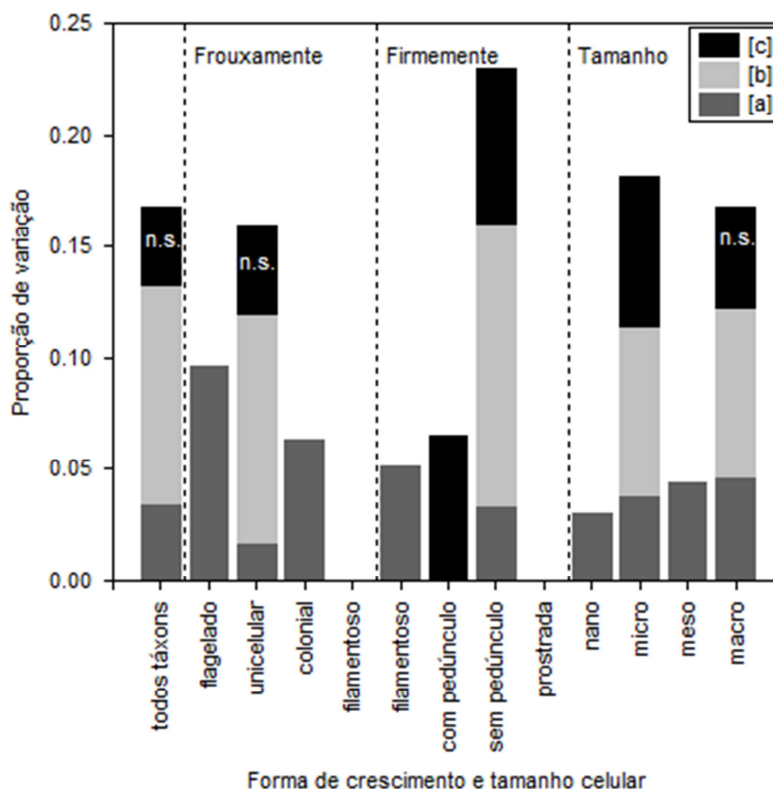


Figura 5. Partição da variação de toda a comunidade de algas perifíticas e das comunidades delimitadas pela forma de crescimento e tamanho celular. [a] fração pura ambiental; [b] fração compartilhada; [c] fração pura espacial. n.s. = não significante.

Em geral, pH, condutividade, ortofosfato, transparência da coluna da água e nitrogênio inorgânico foram significantes variáveis selecionadas. Variáveis espaciais que representam amplas e médias escalas foram as mais importantes para explicar a estrutura dos grupos algais (Tabela 1).

3.4 DISCUSSÃO

Os resultados suportam a predição de que a comunidade perifítica (considerando todos os táxons) é mais fortemente correlacionada com as variáveis ambientais do que com variáveis espaciais. Assim, os resultados estão de acordo com o crescente número de evidências para ambientes aquáticos (e.g., Cottenie, 2005; Siqueira et al., 2012) e sistemas terrestres (Brunbjerg et al., 2012; Landeiro et al., 2012a; Özkan et al., 2013) indicando a importância do “species sorting” em estruturar as comunidades (Van der Gucht et al., 2007). A predição mais refinada de que as variáveis espaciais seriam

gradualmente mais importantes através dos gradientes de aderência ou tamanho, entretanto, não foi suportada pelas análises.

A maior importância do modelo de seleção de espécies (“species sorting”) na estruturação da metacomunidade de algas perifíticas na planície de inundação do Alto rio Paraná coaduna com os resultados obtidos para diversas comunidades aquáticas, tais como, bactérias (Van der Gucht, 2007), fitoplâncton (Vanormelingen et al., 2008), caramujos (Hoverman et al., 2011), briófitas e macroinvertebrados (Heino et al., 2012, Landeiro et al., 2012b; Siqueira et al., 2012). Assim, os resultados do presente estudo reforçam o maior poder preditivo desse modelo em explicar a estrutura das comunidades aquáticas. Variáveis reconhecidamente importantes para o desenvolvimento das algas, como pH, condutividade, transparência da água e nutrientes (Soininen et al., 2004; Cerná, 2010; Heino et al., 2010; 2012), foram as que melhor explicaram a variação da estrutura das algas perifíticas. Os fatores locais são particularmente importantes para determinar os padrões de distribuição em comunidades que apresentam elevadas taxas de renovação (Vanormelingen et al., 2008) como, por exemplo, algas perifíticas. Convergindo com os resultados deste estudo, gradientes ambientais, incluindo teores de nutrientes e concentração de íons, foram os principais determinantes da estrutura de diatomáceas bênticas em distintas regiões geográficas (Soininen et al., 2004; Pan et al., 2010).

As comunidades dificilmente aderem à apenas um dos modelos de metacomunidade (Leibold et al., 2004; Tompson & Townsend, 2006; Logue et al., 2011), uma vez que o efeito da dispersão limitada pode ocorrer com diferentes intensidades. Neste estudo, apesar da predominância dos processos ambientais, a desconstrução da comunidade perifítica permitiu observar a influência dos efeitos espaciais sobre o microperifíton e sobre as algas mais fortemente aderidas. Assim, nossas expectativas de que as algas deste último grupo apresentassem um sinal espacial foram corroboradas, por serem mais resistentes aos movimentos das massas de água e apresentarem menores possibilidades de dispersão do que as algas que são frouxamente aderidas (Passy, 2007). Este resultado coaduna com os obtidos para diatomáceas perifíticas em riachos de regiões boreais, nos quais os efeitos ambientais apresentaram menor poder de explicação em relação aos espaciais (Heino et al., 2010). Ademais, a detecção de um efeito espacial, no entanto, é interessante por si só uma vez que um crescente número de trabalhos tem demonstrado que microrganismos também podem apresentar comunidades espacialmente estruturadas (e.g., Heino et al., 2010; Passy,

2012). Assim, em relação ao princípio de L. Baas Becking (“everything is everywhere: but the environment selects”; ver O’Malley, 2007), nossos resultados aparentemente divergem da primeira parte do princípio (“everything is everywhere”), mas coadunam fortemente com a segunda parte (“but the environment selects”).

Os coeficientes de determinação estimados (e.g., R^2 ajustado = 16,8 % para toda a comunidade de algas perifíticas) foram comparáveis aos encontrados em outros trabalhos que utilizaram organismos aquáticos como modelos de estudos (e.g., R^2 ajustados = 38% e 24%, 23% a 25%, 24 %, 9%, 29 %, 24 %, ~10% a 18%, estimados por Soininen et al., 2004; Langenheder & Ragnarsson, 2007; Pandit et al., 2009; Soininen & Weckström, 2009; Heino et al., 2010; Cerná, 2010, Hájek et al., 2011, respectivamente). Em geral, os elevados valores da fração residual (frequentemente maior que 60 % em estudos de metacomunidades aquáticas: ver Cerná, 2010; De Bie et al., 2012; Heino et al., 2010; 2012) podem ser atribuídos a diferentes causas. Por exemplo, as espécies raras, nas comunidades naturais, superam as consideradas comuns (Siqueira et al., 2012). A comunidade de algas perifíticas da planície foi composta, predominantemente (98,7 % das espécies), por espécies que apresentaram baixa densidade e frequência de ocorrência. Apenas algumas espécies de diatomáceas foram consideradas comuns e apresentaram elevada abundância. Assim, os baixos coeficientes de determinação ajustados (ou a elevada fração residual) podem estar relacionados com a dominância destas espécies, cujas distribuições são de difícil modelagem devido aos altos níveis de ruídos (Heino et al., 2010; Siqueira et al., 2012). Elevadas frações residuais são frequentemente atribuídas a ausência de variáveis explanatórias que, em geral, são de difícil mensuração, tais como interações bióticas (e.g., pressão de herbivoria, ver Abe et al., 2007), eventos de alterações fluviométricas (Nabout et al., 2009) ou ainda aos efeitos indiretos de variáveis que atuam principalmente sobre o crescimento do substrato (e.g., efeito da distância livre para a ação do vento sobre o aguapé; Thomaz et al., 2003). No entanto, elevadas frações residuais tem sido encontrada mesmo com a utilização de variáveis espaciais baseadas em autovetores (Borcard & Legendre, 2002; Diniz-Filho & Bini, 2005), que podem representar os efeitos de fatores ambientais espacialmente estruturados que, de fato, não foram mensurados. Similarmente, é importante destacar que diferentes variáveis que são usualmente descritas como importantes determinantes da estrutura de comunidades de algas perifíticas foram, de fato, mensuradas nesse estudo. Ainda, a extensão espacial da área de estudo foi o suficiente para gerar amplos gradientes ambientais. Portanto, com

base nos resultados e considerando a multiplicidade de processos estocásticos e determinísticos que controlam a composição de espécies, estamos longe de ter modelos da comunidade com alto poder de previsão, pelo menos para as comunidades de algas perifíticas.

Embora as espécies de algas perifíticas difiram no modo da utilização do hábitat, a desconstrução desta comunidade de acordo com seus traços ecológicos não aumentou o poder de compreensão de sua dinâmica em relação aos efeitos ambientais e espaciais (Tabela 1). Não foi registrado, como esperado, o aumento consistente do controle espacial para as algas mais aderidas e de maiores tamanhos, nem mesmo aumento do controle ambiental nas algas mais frouxamente aderidas e de menores tamanhos. Vários estudos têm demonstrado que o uso das características ecológicas das espécies pode facilitar as interpretações ecológicas acerca dos processos que atuam na distribuição das comunidades, porém não aumenta a percentagem de variação explicada da análise (Tompson & Townsend, 2006; Pandit et al., 2009; Astorga et al., 2012; Hájek et al., 2011; De Bie et al., 2012). Por exemplo, em um estudo comparativo entre plantas vasculares, moluscos, briófitas e diatomáceas o valor do R^2 ajustado não superou 21%, mas apontou que os organismos que apresentam maiores propágulos (plantas e os moluscos) são estruturados principalmente por fatores espaciais em relação aqueles de menores propágulos (briófitas e diatomáceas) (Hájek et al., 2011). De Bie et al. (2012) ao estudar 12 grupos de organismos aquáticos, de bactérias a peixes, demonstraram que organismos maiores, que dispersam passivamente apresentaram fortes padrões espaciais, em relação a organismos menores que apresentam o mesmo modo de dispersão, sugerindo que o efeito da limitação da dispersão aumenta com o aumento do tamanho corporal. Embora os resultados não tenham suportado essa predição, eles sugerem que a abordagem de desconstrução é uma forma útil para testar hipóteses que vão além da simples avaliação da importância relativa do efeito espacial e baseado nos processos de nicho na formação da estrutura da comunidade.

Os resultados obtidos neste estudo corroboram a hipótese de preponderância dos processos ambientais estruturando as comunidades de algas perifíticas. Portanto, espécies com as mais diversas características morfológicas e estratégias de vida respondem predominantemente aos fatores ambientais. Como destacado acima, a estratégia de desconstrução das matrizes respostas mostrou ter sido promissora em estudos prévios (Pandit et al., 2009; Siqueira et al., 2012). No entanto, os resultados obtidos após o uso dessa estratégia apontaram que diferenças entre o modo de vida,

tamanho celular e tipo de aderência das algas perifíticas não foram aspectos relevantes, no sentido de melhorar a compreensão da estruturação desta comunidade em ambiente de planície de inundação. Como um todo, os resultados sugerem que a inclusão de outras variáveis explanatórias, em diferentes escalas espaciais (e.g., velocidade da água, exposição a condições de dessecação, diversidade de herbívoros, frequência, intensidade e amplitude dos pulsos de inundação, sazonalidade e uso do solo) é o melhor caminho para não somente detectar os modelos de metacomunidades que explicam as estruturas das comunidades locais de algas perifíticas, mas também aumentar o poder de predição desses modelos. No presente estudo, os resultados podem ter sido indiretamente influenciados por fatores ambientais que controlam a distribuição do substrato. É importante enfatizar que estes resultados, baseados na comunidade de algas perifíticas associadas à *Eichhornia azurea*, não podem ser facilmente extrapolados para outras espécies de macrófitas. Assim, investigar a importância relativa das variáveis espaciais e ambientais na previsão da estrutura das comunidades perifíticas associados a espécies de macrófitas aquáticas com diferentes formas de crescimento (e.g., submerso, livre flutuante) pode consistir uma interessante direção para estudos futuros.

AGRADECIMENTOS

Agradecemos a Jaime Luiz Lopes Pereira por criar o mapa, a CAPES pela concessão da bolsa de estudos para o primeiro autor. Gostaríamos de agradecer aos dois revisores anônimos por seus comentários sobre o manuscrito. Este estudo foi suportado pelo programa de Pesquisas Ecológicas de Longa Duração – PELD/CNPq. Liliana Rodrigues e Luis Mauricio Bini foram apoiados pelo CNPq com bolsa de produtividade.

REFERÊNCIAS

- Abe, S., K. Uchida, T. Nagumo & J. Tanaka, 2007. Alterations in the biomass-specific productivity of periphyton assemblages mediate by fish grazing. *Freshwater Biology* 52: 1486–1493.
- Anagnostidis, K. & J. Komárek, 1988. Morden approach to the classification system of Cyanophytes. 3. Oscillatoriales. *Archiv für Hydrobiologie (Algological Studies)* 50–53 (suppl. 80): 327–472.

- Astorga, A., J. Oksanen, M. Luoto, J. Soininen, R. Virtanen & T. Muotka, 2012. Distance decay of similarity in freshwater communities: do macro- and microorganisms follow the same rules? *Global Ecology and Biogeography* 21: 365–375.
- Beisner, B. E., P. R. Peres-Neto, E. S. Lindstrom, A. Barnett & M. L. Longhi, 2006. The role of environmental and spatial processes in structuring lake communities from bacteria to fish. *Ecology* 87: 2985–2991.
- Bicudo, D. C., 1990. Considerações sobre metodologia de contagem de algas do perifíton. *Acta Limnologica Brasiliensia* 3: 459–475.
- Biggs, B. J. F., R. J. Stevenson & R. L. Lowe, 1998. A habitat matrix conceptual model for stream periphyton. *Archiv für Hydrobiologie* 143: 21–56.
- Blanchet, F. G., P. Legendre & D. Borcard, 2008. Forward selection of explanatory variables. *Ecology* 89: 2623–2632.
- Borcard, D. & P. Legendre, 2002. All-scale spatial analysis of ecological data by means of principal coordinates of neighbour matrices. *Ecological Modelling* 153: 51–68.
- Borcard, D., F. Gillet & L. Legendre, 2011. *Numerical Ecology with R*. Springer, New York.
- Brunbjerg, A. N., R. Ejrnaes & J.-C. Svenning, 2012. Species sorting dominates plant metacommunity structure in coastal dunes. *Acta Oecologica* 39: 33–42.
- Burliga, A. L. M., A. Schwarzbald, E. A. Lobo & V. D. Pillar, 2004. Functional types in epilithon algae communities of the Maquiné River, Rio Grande do Sul, Brazil. *Acta Limnologica Brasiliensia* 16: 369–380.
- Cerná, K., 2010. Small-scale spatial variation of benthic algal assemblages in a peat bog. *Limnologica* 40: 315–321.
- Cottenie, K., 2005. Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics. *Ecology Letters* 8: 1175–1182.
- Croasdale, H. T. & E. A. Flint, 1986. *Flora of New Zealand: Freshwater Algae, Chlorophyta, Desmids with Ecological Comments on their Habitats, 1*. Government Printing Office, Wellington.
- Croasdale, H. T. & E. A. Flint, 1988. *Flora of New Zealand: Freshwater Algae, Chlorophyta, Desmids with Ecological Comments on their Habitats, 2*. The Caxton Press, Christchurch.
- De Bie, T., L. De Meester, L. Brendonck, K. Martens, B. Goddeeris, D. Ercken, H. Hampel, L. Denys, L. Vanhecke, K. Van der Gucht, J. Van Wichelen, W. Vyverman & S. A. J. Declerck, 2012. Body size and dispersal mode as key traits determining metacommunity structure of aquatic organisms. *Ecology Letters* 15: 740–747.

- Dillard, G. E., 1990. Freshwater algae of the Southeastern United States. Part 3. Chlorophyceae: Zygnematales: Zygnemataceae, Mesotaeniaceae and Desmidiaceae (Section 1). *Bibliotheca Phycologica* 85: 1–172.
- Dillard, G. E., 1991. Freshwater algae of the Southeastern United States. Part 4. Chlorophyceae: Zygnematales: Desmidiaceae (Section 2). *Bibliotheca Phycologica* 89: 1–205.
- Diniz-Filho, J. A. F. & L. M. Bini, 2005. Modelling geographical patterns in species richness using eigenvector-based spatial filters. *Global Ecology and Biogeography* 14: 177–185.
- Diniz-Filho, J. A. F., T. Siqueira, A. A. Padial, T. F. Rangel, V. L. Landeiro & L. M. Bini, 2012. Spatial autocorrelation analysis allows disentangling the balance between neutral and niche processes in metacommunities. *Oikos* 121: 201–210.
- Dray, S., P. Legendre & P. Peres-Neto, 2006. Spatial modelling: a comprehensive framework for principal coordinate analysis of neighbour matrices (PCNM). *Ecological Modelling* 196: 483–493.
- Ferragut, C. & D. C. Bicudo, 2010. Periphytic algal community adaptive strategies in N and P enriched experiments in a tropical oligotrophic reservoir. *Hydrobiologia* 646:295–309.
- Gilbert, B. & J. R. Bennett, 2010. Partitioning variation in ecological communities: do the numbers add up? *Journal of Applied Ecology* 47: 1071–1082.
- Gilbert, B. & M. J. Lechowicz, 2004. Neutrality, niches, and dispersal in a temperate forest understory. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 101: 7651–7656.
- Giné, M. F., H. Bergamin, E. A. G. Zagatto & B. F. Reis, 1980. Simultaneous determination of nitrite and nitrate by flow injection analysis. *Analytica Chimica Acta* 114: 191–197.
- Graham, L. E. & L. W. Wilcox, 2000. *Algae*. Prentice Hall, Upper Saddle River, NJ.
- Griffith, D. A. & P. R. Peres-Neto, 2006. Spatial modeling in ecology: the flexibility of eigenfunction spatial analyses. *Ecology* 87: 2603–2613.
- Hájek, M., J. Roleček, K. Cottenie, K. Kintrová, M. Horsák, A. Poulíčková, P. Hájková, M. Fránková & D. Díte, 2011. Environmental and spatial controls of biotic assemblages in a discrete semi-terrestrial habitat: comparison of organisms with different dispersal abilities sampled in the same plots. *Journal of Biogeography* 38: 1683–1693.
- Heino, J., L. M. Bini, S. M. Karjalainen, H. Mykra, J. Soininen, L. C. G. Vieira & J. A. F. Diniz-Filho, 2010. Geographical patterns of micro-organismal community structure: are diatoms ubiquitously distributed across boreal streams? *Oikos* 119: 129–137.

Heino, J., M. Grönroos, J. Soininen, R. Virtanen & T. Muotka, 2012. Context dependency and metacommunity structuring in boreal headwater streams. *Oikos* 121: 537–544.

Holyoak, M., M. A. Leibold & R. D. Holt, 2005. *Metacommunities: Spatial Dynamics and Ecological Communities*. The University of Chicago Press, Chicago.

Hoverman, J. T., C. J. Davis, E. E. Werner, D. K. Skelly, R. A. Relyea & L. Yurewicz, 2011. Environmental gradients and the structure of freshwater snail communities. *Ecography* 34: 1049–1058.

Hubbell, S. P., 2001. *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, NJ.

Jackson, D. A., 1993. Stopping rules in principal components analysis: a comparison of heuristical and statistical approaches. *Ecology* 74: 2204–2214.

Komárek, J. & K. Anagnostidis, 1986. Modern approach to the classification system of Cyanophytes. 2. Chroococcales. *Archiv für Hydrobiologie (Algological Studies)* 43 (suppl. 73): 157–226.

Komárek, J. & K. Anagnostidis, 1989. Modern approach to the classification system of Cyanophytes. 4. Nostocales. *Archiv für Hydrobiologie (Algological Studies)* 56 (suppl. 82): 247–345.

Koroleff, K. J. H., 1976. Determination of ammonia. In Grasshoff, E. & E. Kremling (eds), *Methods of Seawater Analysis*. Verlag Chemie Weinheim, New York: 117–181.

Krammer, K. & H. Lange-Bertalot, 1986. Bacillariophyceae: Naviculaceae. In Ettl, H., J. Gerloff, H. Heyning & D. Mollenhauer (eds), *Süßwasser flora von Mitteleuropa*, Band 2/1. Gustav Fischer Verlag, Heidelberg.

Krammer, K. & H. Lange-Bertalot, 1988. Bacillariophyceae: Bacillariaceae, Epithemiaceae, Surirellaceae. In Ettl, H., J. Gerloff, H. Heyning & D. Mollenhauer (eds), *Süßwasser flora von Mitteleuropa*, Band 2/2. Gustav Fischer Verlag, Heidelberg.

Krammer, K. & H. Lange-Bertalot, 1991. Bacillariophyceae: Centrales, Fragilariaceae, Eunotiaceae. In Ettl, H., J. Gerloff, H. Heyning & D. Mollenhauer (eds), *Süßwasser flora von Mitteleuropa*, Band 2/3. Gustav Fischer Verlag, Heidelberg.

Landeiro, V. L., L. M. Bini, F. R. C. Costa, E. Franklin, A. Nogueira, J. L. P. de Souza, J. Moraes & W. E. Magnusson, 2012a. How far can we go in simplifying biomonitoring assessments? An integrated analysis of taxonomic surrogacy, taxonomic sufficiency and numerical resolution in a megadiverse region. *Ecological Indicators* 23: 366–373.

Landeiro, V. L., L. M. Bini, A. S. Melo, A. M. O. Pes & W. E. Magnusson, 2012b. The roles of dispersal limitation and environmental conditions in controlling caddisfly (Trichoptera) assemblages. *Freshwater Biology* 57: 1554–1564.

Langenheder, S. & H. Ragnarsson, 2007. The role of environmental and spatial factors for the composition of aquatic bacterial communities. *Ecology* 88: 2154–2161.

Legendre, P. & E. D. Gallagher, 2001. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia* 129: 271–280.

Legendre, P. & L. Legendre, 1998. *Numerical Ecology*. Elsevier, Amsterdam.

Leibold, M. A., M. Holyoak, N. Mouquet, P. Amarasekare, J. M. Chase, M. F. Hoopes, R. D. Holt, J. B. Shurin, R. Law, D. Tilman, M. Loreau & A. Gonzalez, 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters* 7: 601–613.

Logue, J. B., N. Mouquet, H. Peter & H. Hillebrand, 2011. Empirical approaches to metacommunities: a review and comparison with theory. *Trends in Ecology and Evolution* 26: 482–491.

Lund, J. W. G., C. Kipling & E. D. Le Cren, 1958. The inverted microscope method of estimating algal numbers and statistical basis of estimation by counting. *Hydrobiologia* 11: 143–170.

Mackereth, F. J. H., J. Heron & J. F. Talling, 1978. *Water Analysis: Some Revised Methods for Limnologists*. Freshwater Biological Association, New York.

Melo, A. S., F. Schneck, L. U. Hepp, N. R. Simões, T. Siqueira & L. M. Bini, 2011. Focusing on variation: methods and applications of the concept of beta diversity in aquatic ecosystems. *Acta Limnologica Brasiliensia* 23: 318–331.

Mihaljevic, J. R., 2012. Linking metacommunity theory and symbiont evolutionary ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 27: 323–329.

Mouquet, N. & M. Loreau, 2003. Community patterns in sourcesink metacommunities. *American Naturalist* 162: 544–557.

Nabout, J. C., T. Siqueira, L. M. Bini & I. S. Nogueira, 2009. No evidence for environmental and spatial processes in structuring phytoplankton communities. *Acta Oecologica* 35: 720–726.

O'Malley, M. A., 2007. The nineteenth century roots of 'everything is everywhere'. *Nature Reviews* 5: 647–651.

Özkan, K., J.-C. Sevenning & E. Jeppensen, 2013. Environmental species sorting dominates forest-bird community assembly across scales. *Journal of Animal Ecology* 82: 266–274.

Padial, A. A., T. Siqueira, J. Heino, L. C. G. Vieira, C. C. Bonecker, F. A. Lansac-Tôha, L. C. Rodrigues, A. M. Takeda, S. Train, L. M. V. Velho & L. M. Bini, 2012. Relationships between multiple biological groups and classification schemes in a Neotropical floodplain. *Ecological Indicators* 13: 55–65.

- Pan, Y., R. J. Stevenson, B. H. Hill & A. T. Herlihy, 2010. Ecoregions and benthic diatom assemblages in MidAtlantic Highlands streams, USA. *Journal of the North American Benthological Society* 19: 518–540.
- Pandit, S. N., J. Kolasa & K. Cottenie, 2009. Contrasts between habitat generalists and specialists: an empirical extension to the basic metacommunity framework. *Ecology* 90: 2253–2262.
- Passy, S. I., 2007. Diatom ecological guilds display distinct and predictable behavior along nutrient and disturbance gradients in running waters. *Aquatic Botany* 86: 171–178.
- Passy, S. I., 2012. A hierarchical theory of macroecology. *Ecology Letters* 15: 923–934.
- Peres-Neto, P. R., P. Legendre, S. Dray & D. Borcard, 2006. Variation partitioning of species data matrices: estimation and comparison of fractions. *Ecology* 87: 2614–2625.
- Prescott, G. W., 1982. *Algae of the Western Great Lakes Area*. Otto Koeltz Science Publishers, Königstein. Prescott, G. W., C. E. M. Bicudo & W. C. Vinyard, 1982. A Synopsis of North American Desmids. Part 2. Desmidiaceae: Placodermae. Section 4. In Prescott, G. W. (ed.), *Desmidiales*. University Nebraska Press, Lincoln.
- Prescott, G. W., C. E. M. Bicudo & W. C. Vinyard, 1982. A Synopsis of North American Desmids. Part 2. Desmidiaceae: Placodermae. Section 4. In Prescott, G. W. (ed.), *Desmidiales*. University Nebraska Press, Lincoln.
- Prescott, G. W., H. T. Croasdale, W. C. Vinyard & C. E. M. Bicudo, 1981. A Synopsis of North American Desmids. Part 2. Desmidiaceae: Placodermae. Section 3. In Prescott, G. W. (ed.), *Desmidiales*. University Nebraska Press, Lincoln.
- R Core Team, 2013. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0. URL <http://www.R-project.org/>.
- Round, F. E., R. M. Crawford & D. G. Mann, 1990. *The Diatoms: Biology and Morphology of the Genera*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Siqueira, T., L. M. Bini, F. O. Roque, S. R. M. Couceiro, S. Trivinho-Strixino & K. Cottenie, 2012. Common and rare species respond to similar niche processes in macroinvertebrate metacommunities. *Ecography* 35: 183–192.
- Smith, T. W. & J. T. Lundholm, 2010. Variation partitioning a tool to distinguish between niche and neutral process. *Ecography* 33: 648–655.
- Soininen, J. & J. Weckström, 2009. Diatom community structure along environmental and spatial gradients in lakes and streams. *Fundamental and Applied Limnology* 174: 205–213.

- Soininen, J., R. Paavola & T. Muotka, 2004. Benthic diatom communities in boreal streams: community structure in relation to environmental and spatial gradients. *Ecography* 27: 330–342.
- Souza-Filho, E. E., P. C. Rocha, E. Comunello & J. C. Stevaux, 2004. Effects of the Porto Primavera Dam on Physical environment of the downstream floodplain. In Thomaz, S. M., A. A. Agostinho & N. S. Hahn (eds), *The Upper Paraná River and its Floodplain: Physical Aspects, Ecology and Conservation*. Backhuys Publishers, Leiden: 55–74.
- Stevaux, J. C., 1994. The upper Paraná River (Brazil): Geomorphology, sedimentology and paleoclimatology. *Quaternary International* 21: 143–161.
- Stevaux, J. C., D. P. Martins & M. Meurer, 2009. Changes in a large regulated tropical river: the Parana River downstream from the Porto Primavera Dam, Brazil. *Geomorphology* 113: 230–238.
- Thomaz, S. M., D. C. Souza & L. M. Bini, 2003. Species richness and beta diversity of aquatic macrophytes in a large subtropical reservoir (Itaipu Reservoir, Brazil): the influence of limnology and morphometry. *Hydrobiologia* 505: 119–128.
- Thompson, R. & C. Townsend, 2006. A truce with neutral theory: local deterministic factors, species traits and dispersal limitation together determine patterns of diversity in stream invertebrates. *Journal of Animal Ecology* 75: 476–484.
- Utermöhl, H., 1958. Zur Vervollkmmnung der quantitativen phytoplankton-methodic. *Mitteilungen Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie* 9: 1–38.
- Van der Gucht, K., K. Cottenie, K. Muylaert, N. Vloemans, S. Cousin, S. Declerck, E. Jeppesen, J. M. Conde-Porcuna, K. Schwenk, G. Zwart, H. Degans, W. Vyverman & L. De Meester, 2007. The power of species sorting: local factors drive bacterial community composition over a wide range of spatial scales. *Proceedings of the National Academic Science* 104: 20404–20409.
- Vanormelingen, P., K. Cottenie, E. Michels, K. Muylaert, W. Vyverman & L. De Meester, 2008. The relative importance of dispersal and local processes in structuring phytoplankton communities in a set of highly interconnected ponds. *Freshwater Biology* 53: 2170–2183.
- Wetzel, R. G., 1983. *Periphyton of Freshwater Ecosystems*. Dr. W. Junk Publishers, The Hague.
- Wetzel, C. E., D. C. Bicudo, L. Ector, E. A. Lobo, J. Soininen, V. L. Landeiro & L. M. Bini, 2012. Distance decay of similarity in Neotropical diatom communities. *Plos One* 7: e45071.
- Wilson, D. S., 1992. Complex interactions in metacommunities, with implications for biodiversity and higher levels of selection. *Ecology* 73: 1984–2000.

Winegardner, A. K., B. K. Jones, I. S. Y. Ng, T. Siqueira & K. Cottenie, 2012. The terminology of metacommunity ecology. *Trends in Ecology & Evolution* 27: 253–254.

4 CONSIDERAÇÕES FINAIS

A despeito da importância da comunidade de algas perifíticas para o funcionamento e manutenção da diversidade dos sistemas aquáticos, muitos aspectos relacionados com ecologia desta comunidade ainda são pouco compreendidos. Nesse contexto, os resultados contribuíram para um maior entendimento sobre o padrão de estruturação, assim como dos fatores relacionados com a variação desta comunidade em múltiplas escalas nos ambientes de uma planície de inundação.

Enfatizaram a importância dos fatores ambientais enquanto potenciais determinantes da variação desta comunidade, bem como, destacaram a influência da heterogeneidade de hábitat e do conjunto regional de espécies para a manutenção da riqueza das algas perifíticas. Ainda apresentaram que determinados traços biológicos das espécies podem conferir menor habilidade dispersiva e propiciar uma forte estruturação espacial dessa comunidade.

Por fim, a desconstrução da comunidade de algas perifíticas em grupos baseados nos traços biológicos pode ser uma ferramenta valiosa nos estudos que objetivam a compreensão dos processos que ocasionam variações na estrutura desta comunidade em ampla escala de estudo. Portanto, explorar os mais variados aspectos da comunidade de algas perifíticas em distintas escalas é fundamental para um maior entendimento de sua ecologia e para o estabelecimento de padrões gerais relacionados com a variação da estrutura e diversidade.

Hydrobiologia (2014) 722:279–290
 DOI 10.1007/s10750-013-1711-6

PRIMARY RESEARCH PAPER

Variance partitioning of deconstructed periphyton communities: does the use of biological traits matter?

Vanessa M. Algarte · Liliana Rodrigues ·
 Victor L. Landeiro · Tadeu Siqueira ·
 Luis Mauricio Bini

Received: 7 May 2013 / Revised: 28 September 2013 / Accepted: 5 October 2013 / Published online: 23 October 2013
 © Springer Science+Business Media Dordrecht 2013

Abstract The use of species traits offers a promising approach to the understanding of the main processes underlying metacommunity patterns. We analyzed samples of periphytic algae in 30 environments of the Upper Paraná River floodplain in southeastern Brazil, to test the hypotheses that variation in species composition of algal groups with low dispersal abilities would be mainly explained by spatial variables; on the other hand, algal groups with higher dispersal abilities would be better explained by environmental variables. The variation in community structure was mainly correlated with environmental variables. This result is in line with a growing body of evidence indicating a predominant role of species-sorting processes. The more-refined prediction that the spatial variables

would gradually become more important across a gradient of adherence or size was, however, not supported by our analyses. Also, the large unexplained variation suggested that these periphytic communities were assembled by idiosyncratic events, or that other variables that are often neglected in studies of aquatic metacommunities needed to be included.

Keywords Metacommunity · Periphyton · pRDA · Environmental variables · Aquatic communities · Floodplain

Introduction

The term metacommunity was created by Wilson (1992) in an article in which the author anticipated some basic elements (e.g., homogeneous environments and ecological equivalence of species) of the unified neutral theory of biodiversity, proposed later by Hubbell (2001). According to Wilson (1992), a metacommunity is a set of local communities inhabiting different patches that form a mosaic. Although this definition lacks the required precision, it recognizes the existence of the spatial dimension in studies of community ecology. Subsequently, Leibold et al. (2004) provided a more precise definition by considering a metacommunity as a “set of local communities linked by dispersal of multiple potentially interacting species” (see also Hubbell, 2001 for a nearly identical definition).

Handling editor: Luigi Naselli-Flores

V. M. Algarte (✉) · L. Rodrigues
 Departamento de Biologia, Nupélia, Universidade
 Estadual de Maringá, Maringá, Paraná, Brazil
 e-mail: vanialgarte@hotmail.com

V. L. Landeiro
 Departamento de Botânica e Ecologia, Universidade
 Federal de Mato Grosso, Cuiabá, Mato Grosso, Brazil

T. Siqueira
 Departamento de Ecologia, Universidade Estadual
 Paulista, Rio Claro, São Paulo, Brazil

L. M. Bini
 Departamento de Ecologia, Universidade Federal de
 Goiás, Goiânia, Goiás, Brazil

A major goal of metacommunity theory consists in explaining how the dispersal of organisms between patches acts together with local dynamics in structuring communities (Mihaljevic, 2012). Metacommunity theory also assumes that environmental gradients can influence demographic properties of species and, therefore, the structure of local communities. Leibold et al. (2004) organized within a unique framework four models or types of metacommunities—the patch dynamic (PD), the species sorting (SS), the mass effects (ME), and the neutral model (NM)—that differ mainly in two types of assumptions: whether patches are similar or heterogeneous in respect to abiotic conditions, and whether the degree of organism dispersal among patches is limited, efficient, or high (Holyoak et al., 2005). A SS metacommunity is characterized by differences in species abundances among local communities as a function of local species interaction and patch quality (e.g., resources and environmental conditions). On the other hand, a metacommunity can be theoretically composed of individuals that are similar in their competitive ability, dispersal, and fitness, and that variation in community composition is driven mainly by dispersal limitation, speciation, and extinction (NM). Winegardner et al. (2012) recently proposed that the other two models—patch dynamic and mass effects—are special cases of the species-sorting model. In PD, the interacting species differ from each other by specializing as competitors or colonizers within a uniform environment. Within a heterogeneous environment, strong priority effects (Winegardner et al., 2012) caused by good dispersers can alter the community dynamics. In ME, high dispersal from a source patch provides a constant supply of individuals to a sink patch so that a population can be maintained outside of its environmental range (Mouquet & Loreau, 2003). Winegardner et al. (2012) suggested that by viewing PD and ME as special cases of SS, ecologists would not perceive metacommunity models as four discrete paradigms, but rather as the interaction between the mechanisms behind metacommunity patterns. Thus, they suggested that ecologists think of metacommunities as neutral, and species sorting with limited (patch dynamics), efficient (species sorting), and high dispersal (mass effects, *sensu* Leibold et al., 2004).

Variation partitioning based on canonical analysis is the method that is most often used in studies aiming to estimate the relative role of environmental and

spatial predictors in determining variation in metacommunities (e.g., Gilbert & Lechowicz, 2004; Cottenie, 2005; Heino et al., 2010; Siqueira et al., 2012). Recent studies, however, have revealed limitations of the use of variation partitioning as a way to unambiguously distinguish among different metacommunity models (Gilbert & Bennett, 2010; Smith & Lundholm, 2010; but see Diniz-Filho et al., 2012). Investigators now avoid interpreting environmental and spatial components as direct expressions of niche and, especially, neutral related processes, respectively. There is also the problem of the low coefficients of determination that were estimated in many recent studies (Melo et al., 2011). Most frequently, the low explanation values that are usually found are attributed to the disregard of some important variable in the explanatory matrix or in data gathered in snapshot sampling schemes (Beisner et al., 2006).

Another reason for the low explanation values may be simply that studies on metacommunities are mixing “oranges with apples.” In other words, response matrices (species \times sites) would be composed of species responding to different types of explanatory variables. In search of specific hypotheses beyond the simplistic dichotomy between neutral versus niche processes, recent studies have deconstructed response matrices considering different traits of species (e.g., dispersal modes; size as a surrogate for dispersal ability; rarity; and origin, if native or exotic) that comprise local communities (Thompson & Townsend, 2006; Pandit et al., 2009; De Bie et al., 2012; Siqueira et al., 2012). For example, Pandit et al. (2009) tested the hypothesis that environmental variables would explain a higher proportion of the variation in the abundance and spatial distribution of habitat specialists, whereas spatial variables would be relatively more important for habitat generalists.

According to the principle of L. Baas Becking (see O'Malley, 2007), small-sized organisms have efficient passive dispersal and their spatial distributions are mainly controlled by environmental variables. However, recent studies demonstrate that microalgae show different spatial patterns, likely related with dispersal limitation (Vanormelingen et al., 2008; Cerná, 2010; Heino et al., 2010). The relationship between species traits and dispersal capacity has been investigated in an attempt to understand biogeographic patterns of different organism groups. Thus, for instance, small-bodied organisms are more prone to be passively

dispersed and probably less likely to show spatial patterns when compared to large-bodied organisms (Hájek et al., 2011; De Bie et al., 2012). However, when comparing organism groups (e.g., periphytic algae) with both similar dispersal modes and environmental requirements it may be helpful to evaluate both their biological traits (e.g., size) and their adaptive strategies (e.g., form of attachment to the substrate). By doing so, one may rule out the possibility of spurious spatial patterns caused by different responses to environmental conditions (Wetzel et al., 2012). Moreover, this may be a promising perspective when specific communities are deconstructed.

Periphytic algae represent an excellent group of organisms for testing hypotheses related to the different metacommunity models. In the periphytic biofilm, algae comprise a diverse group of photoautotrophic organisms that colonize and live attached to any type of submerged substrate, organic, or inorganic (Wetzel, 1983). These organisms have different biological traits, varying in size, growth form (unicellular, filamentous and colonial), and strength of adherence to the substrate (from firmly attached to loosely attached). Thus, it is expected that different groups of species will show different responses to environmental gradients (Biggs et al., 1998). For instance, environments with strong currents would be expected to support a higher abundance of firmly attached algae, such as prostrate unicellular algae, than loosely attached forms such as filamentous algae (Passy, 2007). It is likely, therefore, that due to shared traits, clearer results regarding the relative importance of environmental and spatial variables would be obtained with the use of a deconstructive approach, when compared to analyses of the community as a whole.

We investigated the relative importance of environmental and spatial predictors in explaining variation in the entire periphytic algae community and after deconstructing this community according to species traits (e.g., the form of attachment to the substrate and size). Particularly, the species size and their forms of adherence to the substrate were used as proxies to the rates of passive dispersal of periphytic algae. First, we expected that environmental variables would be more important than spatial variables in explaining the variation in the periphytic algae community as a whole, given that this community is thought to be strongly responsive to environmental gradients. Second, after deconstructing the species data table

according to the form of adherence to the substrate (i.e., firmly \times loosely attached algae), we predicted a higher relative importance of spatial variables for the group composed by firmly attached algae, when compared to the group composed by loosely attached algae. This prediction assumes that firmly attached algae are less likely to be displaced from the periphytic matrix by water current and disperse passively (Passy, 2007; Wetzel et al., 2012). Third, in line with recent studies suggesting that for passive dispersers the efficiency of dispersal decreases with increasing propagule size (Hájek et al., 2011; De Bie et al., 2012), we predicted that spatial variables would be less important for small-sized algae (with high potential for passive dispersal) than for larger ones, as water currents, wind action, and other organisms more easily transport smaller algae.

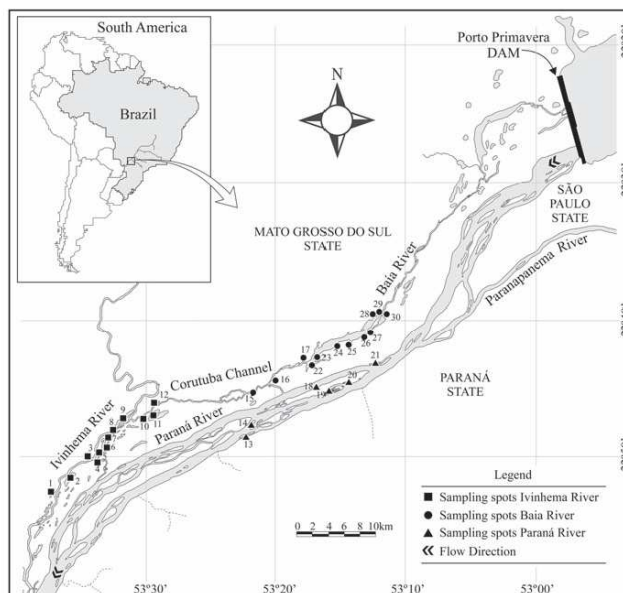
Materials and methods

Study area

The Paraná River is the tenth largest river worldwide in relation to water discharge (Agostinho et al., 2007). The upper and part of the middle stretches are completely within Brazilian territory (Stevaux, 1994). The Upper Paraná River has an extensive floodplain (22°40′–22°50′S; 53°10′–53°24′W), which is an important center of diversity. On September 30 1997, a stretch of approximately 200 km in this region was officially designated as a protected area. This area is within a dam-free stretch, downstream from the Porto Primavera Reservoir and upstream from the Itaipu Reservoir (Stevaux et al., 2009). Two important tributaries, the Ivinhema and Baía rivers, form two large subsystems of this floodplain (Padial et al., 2012). Aquatic environments in this floodplain have wide morphometric and limnological variability, as well as different degrees of connectivity with the main river channel (Souza-Filho et al., 2004).

The study area comprised a stretch about 60 km long, and included environments associated with the Paraná, Ivinhema, and Baía rivers (Fig. 1). This study encompassed 30 environments (lakes, rivers, and channels) that had the macrophyte *Eichhornia azurea* (Sw.) Kunth, which serves as a substrate for periphyton colonization. Because *E. azurea* is common in this floodplain, using this species allowed us to

Fig. 1 Upper Paraná River floodplain and location of the environments studied



represent variations of local abiotic conditions and to make comparisons among the environments. Samples were gathered during the high-water period, in March 2010. A large flood pulse preceded this period, during which the water level reached 6.70 m (Fig. 2).

Environmental variables

At each sampling site (30 in total; see Fig. 1), the following variables were measured in the field: Secchi depth, mean depth (bathymetry), water temperature ($^{\circ}\text{C}$; YSI thermistor coupled to an oximeter), electrical conductivity ($\mu\text{S cm}^{-1}$), and pH (Digimed digital potentiometers). Water samples were filtered through Whatman GF/F filters, under low pressure (<0.5 atm) and stored at -20°C for later determination of the concentrations ($\mu\text{g l}^{-1}$) of dissolved fractions of phosphorus (orthophosphate; according to Mackereth et al., 1978) and nitrogen (nitrate and ammonia; according to Giné et al., 1980 and Koroleff, 1976,

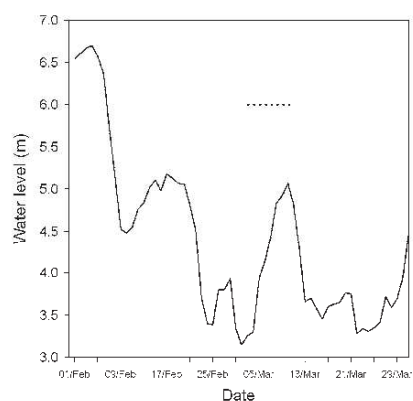


Fig. 2 Water level variation in the Upper Paraná River floodplain in February and March 2010. The dashed line indicates the sampling period

respectively). Dissolved fractions of nitrogen were summed and considered as inorganic nitrogen in the analysis.

Periphyton sampling

Samples of the periphytic algal communities were taken by scraping mature petioles of *E. azurea*. Two petioles collected at each sampling site were placed in 150 ml-Wheaton bottles and kept on ice until the periphytic material was removed by means of a stainless-steel blade wrapped in aluminum foil and by jets of distilled water. The material removed was preserved with acetic Lugol's solution for later counting (Bicudo & Menezes, 2006). The area of the substrate scraped (cm^2) was calculated from measurements of the length and width of each petiole. Counting was performed in random fields, using an inverted microscope (400 \times) according to Utermöhl (1958) and sedimentation time in chamber following Lund et al. (1958) until at least 100 individuals of the predominant taxon were counted and the species accumulation curve stabilized (Bicudo, 1990). Identifications were made to the lowest possible taxonomic level (usually species) according to the classical literature (e.g., Prescott et al., 1981, 1982; Prescott, 1982; Croasdale & Flint, 1986, 1988; Komárek & Anagnostidis, 1986, 1989; Krammer & Lange-Bertalot, 1986, 1988, 1991; Anagnostidis & Komárek, 1988; Dillard, 1990, 1991).

Deconstructing the periphyton community

Biological traits (e.g., body size and propagule size, Hájek et al., 2011; De Bie et al., 2012) and adaptive strategies (e.g., adherence forms, Wetzel et al., 2012) are likely related to the likelihood of passive dispersal. Periphytic algae have a wide variety of adaptive strategies that determine a particular arrangement in the biofilm. Based on these strategies, species were divided into 12 groups to form the response matrices, according to the combination of the following traits (given by Round et al., 1990; Biggs et al., 1998; Graham & Wilcox, 2000; Burliga et al., 2004; Ferragut & Bicudo, 2010): (1) form of adherence to the substrate (loosely attached are those that possess some locomotion mechanism and firmly attached are those without any locomotion mechanism), (2) form of growth (flagellate, unicellular, filamentous, or colonial), (3) form of attachment (prostrate or erect, with or

without a stalk), and (4) cell size [nano (0–20 μm), micro (20–70 μm), meso (70–120 μm), or macro (>120 μm)]. In this way, we created three large groups including subgroups, as follows: (i) loosely attached (flagellate, unicellular, colonial, and filamentous), (ii) firmly attached (filamentous, with stalk, without stalk, and prostrate), and (iii) cell size (nano-, micro-, meso-, and macroperiphyton).

In passively dispersing groups, dispersal limitation increases with increasing propagule size (Hájek et al., 2011; De Bie et al., 2012), as well with the strength of adherence (Passy, 2007; Wetzel et al., 2012). Thus, we assume that (i) smaller and loosely attached species are more prone to disperse passively than larger and firmly attached species; (ii) within the loosely attached group, the passive dispersal potential decreases from flagellate to filamentous form; and (iii) within the firmly attached group, the dispersal potential decreases from filamentous to prostrate form.

Spatial variables

Geographic coordinates were used to generate a connectivity matrix based on the Delaunay criterion (Borcard et al., 2011), which is suitable when the arrangement of environments in a region is irregular (Legendre & Legendre, 1998). According to this criterion, triplets of sampling sites are connected by a triangle if and only if a circumscribed circle (i.e., a circle joining the three sites) does not include any other site (Legendre & Legendre, 1998). Using this matrix, spatial variables (Moran's Eigenvector Maps—MEMs) were extracted (Dray et al., 2006). MEMs represent spatial relationships among sampling sites on different scales, and can be used as explanatory variables of community variation (Dimiz-Filho & Bini, 2005; Griffith & Peres-Neto, 2006).

Data analysis

Environmental data were summarized with a principal components analysis (PCA, Legendre & Legendre, 1998) with variables previously log-transformed (except pH) and standardized. The selection of axes for the interpretation of the results was based on the Broken-Stick criterion (Jackson, 1993). A partial redundancy analysis (pRDA, Legendre & Legendre, 1998) was used to partition the total variation of

response matrices (total community and groups of algae defined according to life strategies and cell size) into environmental and spatial fractions. A pRDA allows the total variation to be decomposed into fractions that indicate the importance of [a] “pure” environmental variables, [b] spatially structured environmental variation (shared fraction), [c] “pure” spatial variables, and [d] unexplained variation (Peres-Neto et al., 2006). Analyses of periphytic algal density were performed after the Hellinger transformation (Legendre & Gallagher, 2001).

A subset of explanatory variables was selected using the method proposed by Blanchet et al. (2008). This selection procedure is performed in two steps to control for probability of Type I error and overestimation of the explained variance. In the first step, the overall model using all explanatory variables is tested, and the analysis continues if and only if the result is significant ($P < 0.05$). If this criterion holds, the selection of variables continues, but considering two other criteria: (1) the significance level of each explanatory variable and (2) the adjusted coefficient of multiple determination (R^2_{adjusted}) calculated with all variables, i.e., the R^2_{adjusted} of the full model. Thus, an explanatory variable is retained if $P < 0.05$ and if its R^2_{adjusted} is not higher than the R^2_{adjusted} of the full model. If these criteria are not met, the set of variables is non-significant and the procedure is halted. All statistical analyses were performed using R statistical software (R Core Team, 2013).

Results

We recorded 392 taxa, with a density of $2,309.6 \times 10^3$ individuals/cm². Firmly attached algae without a stalk, followed by those with a stalk, were more abundant than other forms of attachment. Also, microperiphyton (20–70 μm) outnumbered other class sizes (Fig. 3). *Gomphonema parvulum* (Kützing) Kützing, *G. gracile* Ehrenberg (both stalked and firmly attached diatoms), *Fragilaria capucina* Desmazzières, *Encyonema minutum* (Hilse) Mann (both unstalked), and *Navicula cf. cryptocephala* Kützing (unicellular and loosely attached) were the most abundant species, comprising 46.1% of the total density. The groups with the greatest number of taxa were composed of unicellular, loosely attached algae, and microperiphyton (Fig. 3).

Two principal components axes were retained, according to the broken-stick criterion. The first axis (explaining 37% of the total variation in the limnological data) was positively correlated with pH ($r = 0.87$), inorganic nitrogen ($r = 0.86$), conductivity ($r = 0.84$), and alkalinity ($r = 0.72$) and negatively correlated with temperature ($r = -0.62$). The second axis (24%) was positively correlated with water transparency ($r = 0.72$) and negatively correlated with mean depth ($r = -0.62$) and orthophosphate ($r = -0.55$). Thus, in general, sites in the Paraná subsystem (with positive scores on the first axis) had more-alkaline waters, with higher conductivity and concentrations of inorganic nitrogen than those in the Ivinheima and Baía subsystems (with negative scores on the first axis). The sites in the Ivinheima subsystem (with negative scores on the second axis) were deeper than the other sites and characterized by high orthophosphate concentration (Fig. 4).

The environmental model derived from an RDA was not significant for filamentous loosely attached, or for firmly-attached algae with a stalk and prostrate (Table 1). The spatial model (considering eigenvectors associated with positive eigenvalues) was significant for the total community and for unicellular, loosely attached algae; firmly-attached algae with and without a stalk; and for micro- and macroperiphyton. Spatial

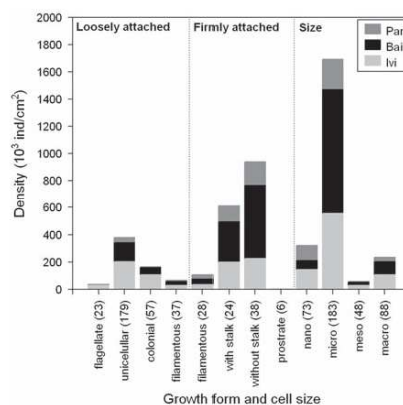


Fig. 3 Density of algal groups according to growth form and cell size in the Paraná, Baía, and Ivinheima subsystems (Upper Paraná River floodplain) in March 2010. The values in parentheses indicate the total number of species of the groups

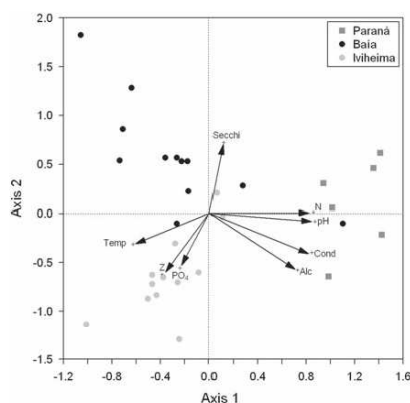


Fig. 4 Site scores derived from a principal component analysis applied to the limnological dataset. *Arrows* indicate the Pearson correlations between original variables and ordination scores. (*alk.* alkalinity, *cond.* conductivity, *Z* mean depth, *PO₄* orthophosphate, *N* inorganic nitrogen, *Secchi* water transparency, *Temp.* temperature)

models associated with negative eigenvectors were never significant (Table 1).

In general, the pure environmental fraction [a] was significant for most groups (Table 1). Considering only the cases in which the global environmental model was significant, higher adjusted coefficients of determination were estimated for flagellate, loosely attached algae (9.6%) and colonial, loosely attached algae (6.3%). The pure spatial fraction was significant for algae with and without a stalk (Table 1 and Fig. 5). Relatively high spatially structured environmental fractions [b] were detected for the total community (9%); unicellular, loosely attached algae; and firmly-attached algae without a stalk (respectively, 10 and 13%) (Fig. 5).

The pure spatial fraction ([c] = 6%) was significant for microperiphyton. For macroperiphyton, this fraction was not significant ($P > 0.05$). The pure environmental fraction [a] was highly significant for the different size classes. Most of the variation in the community structure of micro- and macroperiphyton was explained by the spatially structured environmental variables (Fig. 5).

Table 1 Results of the partial redundancy analysis for the whole periphytic algal community (all taxa), for the growth form of algae, and size

| | <i>PGenv</i> | <i>PGspa+</i> | <i>PGspa-</i> | <i>env. sel.</i> | <i>spa. sel.</i> | <i>R² adjusted</i> | <i>P[a]</i> | <i>P[c]</i> |
|---------------|--------------|---------------|---------------|------------------------------|------------------|-------------------------------|--------------|--------------|
| All taxa | 0.000 | 0.000 | 1.000 | Cond., pH, N | 2, 1, 6, 9, 5 | 0.168 | 0.000 | 0.268 |
| Loosely | | | | | | | | |
| Flagellate | 0.010 | 0.380 | 0.610 | pH, Cond. | – | 0.096 | 0.005 | – |
| Unicellular | 0.000 | 0.000 | 1.000 | pH, PO ₄ , Secchi | 1, 2, 6, 9, 5 | 0.159 | 0.000 | 0.481 |
| Colonial | 0.000 | 0.100 | 0.910 | pH, Cond., Secchi | – | 0.063 | 0.000 | – |
| Filamentous | 0.070 | 0.240 | 0.730 | – | – | – | – | – |
| Firmly | | | | | | | | |
| Filamentous | 0.000 | 0.130 | 0.860 | pH | – | 0.051 | 0.000 | – |
| With stalk | 0.200 | 0.020 | 0.990 | – | 2, 3 | 0.065 | – | 0.005 |
| Without stalk | 0.000 | 0.000 | 1.000 | pH, Cond. | 2, 1, 6, 9, 5 | 0.230 | 0.000 | 0.002 |
| Prostrate | 0.330 | 0.200 | 0.810 | – | – | – | – | – |
| Cell size | | | | | | | | |
| Nano | 0.000 | 0.100 | 0.900 | pH, N | – | 0.030 | 0.000 | – |
| Micro | 0.000 | 0.000 | 1.000 | pH, Cond. | 1, 2, 9, 6 | 0.181 | 0.000 | 0.001 |
| Meso | 0.000 | 0.100 | 0.900 | pH, Secchi | – | 0.044 | 0.048 | – |
| Macro | 0.000 | 0.010 | 0.990 | pH, PO ₄ | 5, 6, 2, 8, 1 | 0.168 | 0.000 | 0.368 |

P-values lower than 0.05 are indicated in bold

PGenv *P*-values of the global environmental models, *PGspa+* and *PGspa-* *P*-values of global spatial models including eigenvectors associated with positive and negative eigenvalues, respectively, *env. sel.* selected environmental variables; *spa. sel.* selected spatial variables, *P[a]* *P*-values associated with the pure environmental fractions, *P[c]* *P*-values associated with the pure spatial fractions, *Cond.* conductivity, *N* inorganic nitrogen, *PO₄* orthophosphate, *Secchi* water transparency

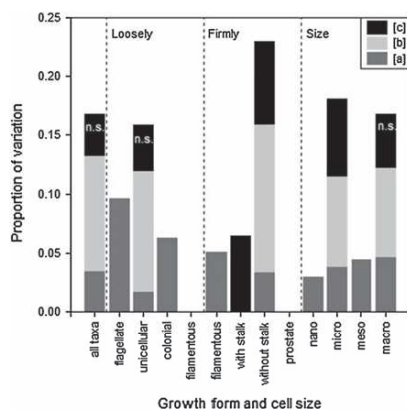


Fig. 5 Variance partitioning of the whole periphytic algal community (all taxa) and of communities delimited by their growth form and cell size. [a] pure environmental fraction, [b] shared fraction, and [c] pure spatial fraction. *n.s.* non-significant

In general, pH, conductivity, orthophosphate, Secchi depth, and inorganic N were selected as significant environmental variables. Spatial variables representing broad and medium scales were the most important in explaining the structure of the algal groups (Table 1).

Discussion

Our results supported the prediction that the whole periphytic algal community would be more strongly correlated with environmental variables than with spatial variables. Therefore, our results are in line with a growing body of evidence from both aquatic (e.g., Cottenie, 2005; Siqueira et al., 2012; see below) and terrestrial systems (Brunbjerg et al., 2012; Landeiro et al., 2012a; Özkan et al., 2013) indicating the “power of species sorting” in structuring communities (Van der Gucht et al., 2007). The more-refined prediction that the spatial variables would gradually become more important across a gradient of adherence or size was, however, not supported by our analyses.

The importance of species-sorting processes in structuring the whole periphyton metacommunity of the Upper Paraná River floodplain is consistent with results obtained for several aquatic communities such

as bacteria (Van der Gucht et al., 2007), phytoplankton (Vanormelingen et al., 2008), snails (Hoverman et al., 2011) bryophytes, and macroinvertebrates (Heino et al., 2012; Landeiro et al., 2012b; Siqueira et al., 2012). Therefore, our results strengthened the predictive power of this model in explaining the structure of periphytic communities. Variables known to be important for algal growth, such as pH, conductivity, water transparency, and nutrients (Soininen et al., 2004; Cerná, 2010; Heino et al., 2010, 2012) were those that better explained the variation in the structure of periphytic algae. Local environmental factors are particularly important to determine the distribution patterns in communities that exhibit high turnover rates (Vanormelingen et al., 2008), such as periphytic algae. In agreement with the results of our study, environmental gradients including nutrient and ion concentrations were the major determinants of benthic diatom structure in different geographic regions (Soininen et al., 2004; Pan et al., 2010).

Metacommunities rarely adhere to only one of the metacommunity models (Leibold et al., 2004; Thompson & Townsend, 2006; Logue et al., 2011). In this study, despite the predominance of environmental processes, the deconstruction of the periphyton community allowed us to evaluate the influence of spatial effects on microperiphyton and on more-firmly attached algae. Thus, our expectation that firmly attached algae would show a spatial signal was corroborated, by their being more resistant to movements of water masses and showing lower dispersal rates than loosely attached algae (Passy, 2007). This result is in line with those obtained for periphytic diatoms in boreal streams, where the explanatory power of environmental variables was lower than that of spatial ones (Heino et al., 2010). Furthermore, the detection of a significant spatial effect is interesting in itself, because an increasing number of studies have shown that microorganisms can also have spatially structured communities (e.g., Heino et al., 2010; Passy, 2012). Therefore, with respect to the principle of L. Baas Becking (*everything is everywhere; but the environment selects*; see O'Malley, 2007), apparently our results diverge from the first part of the principle (*everything is everywhere*), but strongly support the second part (*but the environment selects*).

The coefficients of determination estimated (e.g., adjusted $R^2 = 16.8\%$ for the whole community of periphytic algae) were comparable to those found in

other studies that used aquatic organisms as study models (e.g., adjusted $R^2 = 38\%$ and 24% , 23% , and 25% , 24% , 9% , 29% , 24% , $\sim 10\%$, and 18% , estimated by Soininen et al., 2004; Langenheder & Ragnarsson, 2007; Pandit et al., 2009; Soininen & Weckström, 2009; Heino et al., 2010; Cerná, 2010; Hájek et al., 2011, respectively). In general, high values of the residual fraction (frequently higher than 60% in studies of aquatic metacommunities: see Cerná, 2010; De Bie et al., 2012; Heino et al., 2010, 2012) can be ascribed to different causes. The periphytic algal community in the floodplain was predominantly composed by species with a low density and frequency of occurrence (98.7% of the species). Only some diatom species were considered common and abundant. Thus, low adjusted coefficients of determination (or the high residual fraction) can be related to the high number of rare species, whose distributions are more difficult to model (Heino et al., 2010; Siqueira et al., 2012). High residual fractions are also frequently associated with the lack of key explanatory variables that, in general, are difficult to measure, such as biotic interactions (e.g., grazing pressure, see Abe et al., 2007), water-level variation (Nabout et al., 2009), or even with the indirect effects of variables that mainly control the growth of the substrate (e.g., fetch; Thomaz et al., 2003). However, high residual fractions have been found even using multiple, eigenvector-based, spatial variables (Borcard & Legendre, 2002; Diniz-Filho & Bini, 2005), which can be considered as proxies for the effects of unmeasured, spatially structured environmental factors. Similarly, it is important to emphasize that the different variables that are usually regarded as important in determining the structure of periphytic algal communities were actually measured in our study. Also, the spatial extent of our study was large enough to generate broad environmental gradients (see PCA results). Therefore, based on our results and considering the multiplicity of stochastic and deterministic processes that determine species composition, we are far to have community models with high predictive power, at least for periphytic algal communities.

Different trait-based groups of algae are expected to respond differently to environmental gradients. However, the deconstructive approach that we used was ineffective in increasing the explanatory power of our RDA models (Table 1). Unlike our prediction, a consistent increase in the importance of spatial variables was not observed for attached and larger-sized algae; nor

was an increase of environmental control for loosely attached and smaller-sized algae observed. Several studies have demonstrated that the use of species traits can facilitate the elucidation of the processes that shape ecological communities (Thompson & Townsend, 2006; Pandit et al., 2009; Hájek et al., 2011; Astorga et al., 2012; De Bie et al., 2012). For example, a comparative study with vascular plants, mollusks, bryophytes, and diatoms showed that the adjusted R^2 values did not exceed 21% , but indicated that organisms with larger propagules (plants and mollusks) are mainly structured by spatial factors, in contrast to those with smaller propagules (bryophytes and diatoms) (Hájek et al., 2011). De Bie et al. (2012) examined 12 groups of aquatic organisms, from bacteria to fish, and showed that large-bodied organisms that are passively dispersed showed stronger spatial patterns than small-bodied organisms with a similar dispersal mode, suggesting that dispersal limitation increases with increasing body size. Although our prediction was not supported, we believe that the deconstructive approach is a fruitful way to test hypotheses that go beyond the simple assessment of the relative importance of spatial and niche-based processes in shaping community structure.

Our results support the hypothesis of the preponderance of environmental processes in structuring periphytic algal communities. Therefore, species with diverse morphological characteristics and life strategies respond mostly to variation in environmental factors. The deconstructive approach has been shown to be useful in previous studies (Pandit et al., 2009; Siqueira et al., 2012). Nevertheless, the results obtained after applying this strategy indicated that differences in the growth form, cell size and form of attachment of periphytic algae were not important to improve our understanding of the structure of this community in a floodplain environment. Taken together, our results suggest that the inclusion of other explanatory variables on different spatial scales (e.g., water velocity; exposure to desiccation; diversity of grazers; frequency, intensity, and amplitude of flood pulses; seasonality and land use) may increase the explanatory power and our understanding of the processes that shape metacommunities. Probably, our results can be also indirectly dependent on the environmental factors controlling the distribution of the substrate. It is also important to highlight that our results, which were based on the periphytic communities associated to *Eichhornia azurea*, cannot be easily extrapolated to other substrate species. Thus, an

interesting avenue for further studies would consist in investigating the relative importance of spatial and environmental variables in predicting the structure of periphytic communities associated to aquatic macrophyte species with different growth forms (e.g., submerged, free-floating).

Acknowledgments We thank Jaime Luiz Lopes Pereira for designing the map, and CAPES for granting a scholarship to the first author. We would like to thank two anonymous reviewers for their helpful comments on the manuscript. This study was supported by the “Long-Term Ecological Research” (LTER) program of CNPq. Lilianna Rodrigues and Luis Mauricio Bini have been supported by CNPq productivity grants.

References

- Abe, S., K. Uchida, T. Nagumo & J. Tanaka, 2007. Alterations in the biomass-specific productivity of periphyton assemblages mediate by fish grazing. *Freshwater Biology* 52: 1486–1493.
- Agostinho, A. A., F. M. Pelicice, A. C. Petry, L. C. Gomes & H. F. Júlio Jr., 2007. Fish diversity in the upper Paraná River basin: habitats, fisheries, management and conservation. *Aquatic Ecosystem Health & Management* 10: 174–186.
- Anagnostidis, K. & J. Komárek, 1988. Morden approach to the classification system of Cyanophytes. 3. Oscillatoriales. *Archiv für Hydrobiologie (Algological Studies)* 50–53 (suppl. 80): 327–472.
- Astorga, A., J. Oksanen, M. Luoto, J. Soiminen, R. Virtanen & T. Muotka, 2012. Distance decay of similarity in freshwater communities: do macro- and microorganisms follow the same rules? *Global Ecology and Biogeography* 21: 365–375.
- Beisner, B. E., P. R. Peres-Neto, E. S. Lindstrom, A. Barnett & M. L. Longhi, 2006. The role of environmental and spatial processes in structuring lake communities from bacteria to fish. *Ecology* 87: 2985–2991.
- Bicudo, D. C., 1990. Considerações sobre metodologia de contagem de algas do perifiton. *Acta Limnologica Brasiliensis* 3: 459–475.
- Bicudo, C. E. M. & M. Menezes, 2006. Gêneros de algas de águas continentais do Brasil: chave para identificação e descrições. *KiMa*, São Carlos.
- Biggs, B. J. F., R. J. Stevenson & R. L. Lowe, 1998. A habitat matrix conceptual model for stream periphyton. *Archiv für Hydrobiologie* 143: 21–56.
- Blanchet, F. G., P. Legendre & D. Borcard, 2008. Forward selection of explanatory variables. *Ecology* 89: 2623–2632.
- Borcard, D. & P. Legendre, 2002. All-scale spatial analysis of ecological data by means of principal coordinates of neighbour matrices. *Ecological Modelling* 153: 51–68.
- Borcard, D., F. Gillet & L. Legendre, 2011. *Numerical Ecology* with R. Springer, New York.
- Brunbjerg, A. N., R. Ejmaes & J.-C. Svenning, 2012. Species sorting dominates plant metacommunity structure in coastal dunes. *Acta Oecologica* 39: 33–42.
- Burliga, A. L. M., A. Schwarzbald, E. A. Lobo & V. D. Pillar, 2004. Functional types in epilithon algae communities of the Maquiné River, Rio Grande do Sul, Brazil. *Acta Limnologica Brasiliensis* 16: 369–380.
- Cerná, K., 2010. Small-scale spatial variation of benthic algal assemblages in a peat bog. *Limnologia* 40: 315–321.
- Cottenie, K., 2005. Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics. *Ecology Letters* 8: 1175–1182.
- Croasdale, H. T. & E. A. Flint, 1986. *Flora of New Zealand: Freshwater Algae, Chlorophyta, Desmids with Ecological Comments on their Habitats*, 1. Government Printing Office, Wellington.
- Croasdale, H. T. & E. A. Flint, 1988. *Flora of New Zealand: Freshwater Algae, Chlorophyta, Desmids with Ecological Comments on their Habitats*, 2. The Caxton Press, Christchurch.
- De Bie, T., L. De Meester, L. Brendonck, K. Martens, B. Goddeeris, D. Ercken, H. Hampel, L. Denys, L. Vanhecke, K. Van der Gucht, J. Van Wichelen, W. Vyverman & S. A. J. Declerck, 2012. Body size and dispersal mode as key traits determining metacommunity structure of aquatic organisms. *Ecology Letters* 15: 740–747.
- Dillard, G. E., 1990. Freshwater algae of the Southeastern United States. Part 3. Chlorophyceae: Zygnematales: Zygnemataceae, Mesotaeniaceae and Desmidiaceae (Section 1). *Bibliotheca Phycologica* 85: 1–172.
- Dillard, G. E., 1991. Freshwater algae of the Southeastern United States. Part 4. Chlorophyceae: Zygnematales: Desmidiaceae (Section 2). *Bibliotheca Phycologica* 89: 1–205.
- Diniz-Filho, J. A. F. & L. M. Bini, 2005. Modelling geographical patterns in species richness using eigenvector-based spatial filters. *Global Ecology and Biogeography* 14: 177–185.
- Diniz-Filho, J. A. F., T. Siqueira, A. A. Padijal, T. F. Rangel, V. L. Landeiro & L. M. Bini, 2012. Spatial autocorrelation analysis allows disentangling the balance between neutral and niche processes in metacommunities. *Oikos* 121: 201–210.
- Dray, S., P. Legendre & P. Peres-Neto, 2006. Spatial modelling: a comprehensive framework for principal coordinate analysis of neighbour matrices (PCNM). *Ecological Modelling* 196: 483–493.
- Ferragut, C. & D. C. Bicudo, 2010. Periphytic algal community adaptive strategies in N and P enriched experiments in a tropical oligotrophic reservoir. *Hydrobiologia* 646: 295–309.
- Gilbert, B. & J. R. Bennett, 2010. Partitioning variation in ecological communities: do the numbers add up? *Journal of Applied Ecology* 47: 1071–1082.
- Gilbert, B. & M. J. Lechowicz, 2004. Neutrality, niches, and dispersal in a temperate forest understory. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 101: 7651–7656.
- Giné, M. F., H. Bergamin, E. A. G. Zagatto & B. F. Reis, 1980. Simultaneous determination of nitrite and nitrate by flow injection analysis. *Analytica Chimica Acta* 114: 191–197.
- Graham, L. E. & L. W. Wilcox, 2000. *Algae*. Prentice Hall, Upper Saddle River, NJ.
- Griffith, D. A. & P. R. Peres-Neto, 2006. Spatial modeling in ecology: the flexibility of eigenfunction spatial analyses. *Ecology* 87: 2603–2613.
- Hájek, M., J. Roleček, K. Cottenie, K. Kintrová, M. Horská, A. Poulíčková, P. Hájková, M. Fránková & D. Díte, 2011.

- Environmental and spatial controls of biotic assemblages in a discrete semi-terrestrial habitat: comparison of organisms with different dispersal abilities sampled in the same plots. *Journal of Biogeography* 38: 1683–1693.
- Heino, J., L. M. Bini, S. M. Karjalainen, H. Mykka, J. Soininen, L. C. G. Vieira & J. A. F. Diniz-Filho, 2010. Geographical patterns of micro-organismal community structure: are diatoms ubiquitously distributed across boreal streams? *Oikos* 119: 129–137.
- Heino, J., M. Grönroos, J. Soininen, R. Virtanen & T. Muotka, 2012. Context dependency and metacommunity structuring in boreal headwater streams. *Oikos* 121: 537–544.
- Holyoak, M., M. A. Leibold & R. D. Holt, 2005. *Metacommunities: Spatial Dynamics and Ecological Communities*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Hoveman, J. T., C. J. Davis, E. E. Werner, D. K. Skelly, R. A. Relyea & L. Yurewicz, 2011. Environmental gradients and the structure of freshwater snail communities. *Ecography* 34: 1049–1058.
- Hubbell, S. P., 2001. *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Jackson, D. A., 1993. Stopping rules in principal components analysis: a comparison of heuristic and statistical approaches. *Ecology* 74: 2204–2214.
- Komárek, J. & K. Anagnostidis, 1986. Modern approach to the classification system of Cyanophytes. 2. Chroococcales. *Archiv für Hydrobiologie (Algological Studies)* 43 (suppl. 73): 157–226.
- Komárek, J. & K. Anagnostidis, 1989. Modern approach to the classification system of Cyanophytes. 4. Nostocales. *Archiv für Hydrobiologie (Algological Studies)* 56 (suppl. 82): 247–345.
- Koroleff, K. J. H., 1976. Determination of ammonia. In Grasshoff, E. & E. Kremling (eds), *Methods of Seawater Analysis*. Verlag Chemie Weinheim, New York: 117–181.
- Krammer, K. & H. Lange-Bertalot, 1986. Bacillariophyceae: Naviculaceae. In Ettl, H., J. Gerloff, H. Heyning & D. Mollenhauer (eds), *Süßwasser flora von Mitteleuropa*, Band 2/1. Gustav Fischer Verlag, Heidelberg.
- Krammer, K. & H. Lange-Bertalot, 1988. Bacillariophyceae: Bacillariaceae, Epithemiaceae, Surirellaceae. In Ettl, H., J. Gerloff, H. Heyning & D. Mollenhauer (eds), *Süßwasser flora von Mitteleuropa*, Band 2/2. Gustav Fischer Verlag, Heidelberg.
- Krammer, K. & H. Lange-Bertalot, 1991. Bacillariophyceae: Centrales, Fragilariaceae, Etonotiaceae. In Ettl, H., J. Gerloff, H. Heyning & D. Mollenhauer (eds), *Süßwasser flora von Mitteleuropa*, Band 2/3. Gustav Fischer Verlag, Heidelberg.
- Landeiro, V. L., L. M. Bini, F. R. C. Costa, E. Franklin, A. Nogueira, J. L. P. de Souza, J. Moraes & W. E. Magnusson, 2012a. How far can we go in simplifying biomonitoring assessments? An integrated analysis of taxonomic surrogacy, taxonomic sufficiency and numerical resolution in a megadiverse region. *Ecological Indicators* 23: 366–373.
- Landeiro, V. L., L. M. Bini, A. S. Melo, A. M. O. Pes & W. E. Magnusson, 2012b. The roles of dispersal limitation and environmental conditions in controlling caddisfly (Trichoptera) assemblages. *Freshwater Biology* 57: 1554–1564.
- Langenheder, S. & H. Ragnarsson, 2007. The role of environmental and spatial factors for the composition of aquatic bacterial communities. *Ecology* 88: 2154–2161.
- Legendre, P. & E. D. Gallagher, 2001. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia* 129: 271–280.
- Legendre, P. & L. Legendre, 1998. *Numerical Ecology*. Elsevier, Amsterdam.
- Leibold, M. A., M. Holyoak, N. Mouquet, P. Amarasekare, J. M. Chase, M. F. Hoopes, R. D. Holt, J. B. Shurin, R. Law, D. Tilman, M. Loreau & A. Gonzalez, 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters* 7: 601–613.
- Logez, J. B., N. Mouquet, H. Peter & H. Hillebrand, 2011. Empirical approaches to metacommunities: a review and comparison with theory. *Trends in Ecology and Evolution* 26: 482–491.
- Lund, J. W. G., C. Kipling & E. D. Le Cren, 1958. The inverted microscope method of estimating algal numbers and statistical basis of estimation by counting. *Hydrobiologia* 11: 143–170.
- Mackereth, F. J. H., J. Heron & J. F. Talling, 1978. *Water Analysis: Some Revised Methods for Limnologists*. Freshwater Biological Association, New York.
- Melo, A. S., F. Schneck, L. U. Hepp, N. R. Simões, T. Siqueira & L. M. Bini, 2011. Focusing on variation: methods and applications of the concept of beta diversity in aquatic ecosystems. *Acta Limnologica Brasiliensia* 23: 318–331.
- Mihaljevic, J. R., 2012. Linking metacommunity theory and symbiont evolutionary ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 27: 323–329.
- Mouquet, N. & M. Loreau, 2003. Community patterns in source-sink metacommunities. *American Naturalist* 162: 544–557.
- Nabou, J. C., T. Siqueira, L. M. Bini & I. S. Nogueira, 2009. No evidence for environmental and spatial processes in structuring phytoplankton communities. *Acta Oecologica* 35: 720–726.
- O'Malley, M. A., 2007. The nineteenth century roots of 'everything is everywhere'. *Nature Reviews* 5: 647–651.
- Özkan, K., J.-C. Severnig & E. Jeppensen, 2013. Environmental species sorting dominates forest-bird community assembly across scales. *Journal of Animal Ecology* 82: 266–274.
- Padial, A. A., T. Siqueira, J. Heino, L. C. G. Vieira, C. C. Bonecker, F. A. Lansac-Tôha, L. C. Rodrigues, A. M. Takeda, S. Train, L. M. V. Velho & L. M. Bini, 2012. Relationships between multiple biological groups and classification schemes in a Neotropical floodplain. *Ecological Indicators* 13: 55–65.
- Pan, Y., R. J. Stevenson, B. H. Hill & A. T. Herlihy, 2010. Ecoregions and benthic diatom assemblages in Mid-Atlantic Highlands streams, USA. *Journal of the North American Benthological Society* 19: 518–540.
- Pandit, S. N., J. Kolasa & K. Cottenie, 2009. Contrasts between habitat generalists and specialists: an empirical extension to the basic metacommunity framework. *Ecology* 90: 2253–2262.
- Passy, S. I., 2007. Diatom ecological guilds display distinct and predictable behavior along nutrient and disturbance gradients in running waters. *Aquatic Botany* 86: 171–178.
- Passy, S. I., 2012. A hierarchical theory of macroecology. *Ecology Letters* 15: 923–934.
- Peres-Neto, P. R., P. Legendre, S. Dray & D. Borcard, 2006. Variation partitioning of species data matrices: estimation and comparison of fractions. *Ecology* 87: 2614–2625.

- Prescott, G. W., H. T. Croasdale, W. C. Vinyard & C. E. M. Bicudo, 1981. A Synopsis of North American Desmids. Part 2. Desmidiaceae: Placodermatae. Section 3. In Prescott, G. W. (ed.), Desmidiatae. University Nebraska Press, Lincoln.
- Prescott, G. W., 1982. Algae of the Western Great Lakes Area. Otto Koeltz Science Publishers, Königstein.
- Prescott, G. W., C. E. M. Bicudo & W. C. Vinyard, 1982. A Synopsis of North American Desmids. Part 2. Desmidiaceae: Placodermatae. Section 4. In Prescott, G. W. (ed.), Desmidiatae. University Nebraska Press, Lincoln.
- R Core Team, 2013. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0. URL <http://www.R-project.org/>.
- Round, F. E., R. M. Crawford & D. G. Mann, 1990. The Diatoms: Biology and Morphology of the Genera. Cambridge University Press, Cambridge.
- Siqueira, T., L. M. Bini, F. O. Roque, S. R. M. Couceiro, S. Trivinho-Strixino & K. Cottenie, 2012. Common and rare species respond to similar niche processes in macroinvertebrate metacommunities. *Ecography* 35: 183–192.
- Smith, T. W. & J. T. Lundholm, 2010. Variation partitioning a tool to distinguish between niche and neutral process. *Ecography* 33: 648–655.
- Soininen, J. & J. Weckström, 2009. Diatom community structure along environmental and spatial gradients in lakes and streams. *Fundamental and Applied Limnology* 174: 205–213.
- Soininen, J., R. Paavola & T. Muotka, 2004. Benthic diatom communities in boreal streams: community structure in relation to environmental and spatial gradients. *Ecography* 27: 330–342.
- Souza-Filho, E. E., P. C. Rocha, E. Comunello & J. C. Stevaux, 2004. Effects of the Porto Primavera Dam on Physical environment of the downstream floodplain. In Thomaz, S. M., A. A. Agostinho & N. S. Hahn (eds), *The Upper Paraná River and its Floodplain: Physical Aspects, Ecology and Conservation*. Backhuys Publishers, Leiden: 55–74.
- Stevaux, J. C., 1994. The upper Paraná River (Brazil): Geomorphology, sedimentology and paleoclimatology. *Quaternary International* 21: 143–161.
- Stevaux, J. C., D. P. Martins & M. Meurer, 2009. Changes in a large regulated tropical river: the Paraná River downstream from the Porto Primavera Dam, Brazil. *Geomorphology* 113: 230–238.
- Thomaz, S. M., D. C. Souza & L. M. Bini, 2003. Species richness and beta diversity of aquatic macrophytes in a large subtropical reservoir (Itaipu Reservoir, Brazil): the influence of limnology and morphometry. *Hydrobiologia* 505: 119–128.
- Thompson, R. & C. Townsend, 2006. A truce with neutral theory: local deterministic factors, species traits and dispersal limitation together determine patterns of diversity in stream invertebrates. *Journal of Animal Ecology* 75: 476–484.
- Utermöhl, H., 1958. Zur Vervollkommnung der quantitativen phytoplankton-methode. *Mitteilungen Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie* 9: 1–38.
- Van der Gucht, K., K. Cottenie, K. Muylaert, N. Vloemans, S. Cousin, S. Declercq, E. Jeppesen, J. M. Conde-Porcuna, K. Schwenk, G. Zwart, H. Degans, W. Vyverman & L. De Meester, 2007. The power of species sorting: local factors drive bacterial community composition over a wide range of spatial scales. *Proceedings of the National Academic Science* 104: 20404–20409.
- Vanomelingen, P., K. Cottenie, E. Michels, K. Muylaert, W. Vyverman & L. De Meester, 2008. The relative importance of dispersal and local processes in structuring phytoplankton communities in a set of highly interconnected ponds. *Freshwater Biology* 53: 2170–2183.
- Wetzel, R. G., 1983. *Periphyton of Freshwater Ecosystems*. Dr. W. Junk Publishers, The Hague.
- Wetzel, C. E., D. C. Bicudo, L. Ector, E. A. Lobo, J. Soininen, V. L. Landeiro & L. M. Bini, 2012. Distance decay of similarity in Neotropical diatom communities. *Plos One* 7: e45071.
- Wilson, D. S., 1992. Complex interactions in metacommunities, with implications for biodiversity and higher levels of selection. *Ecology* 73: 1984–2000.
- Winegardner, A. K., B. K. Jones, I. S. Y. Ng, T. Siqueira & K. Cottenie, 2012. The terminology of metacommunity ecology. *Trends in Ecology & Evolution* 27: 253–254.