



Universidade Federal do Rio Grande  
Instituto de Ciências Biológicas  
Pós-graduação em Biologia de  
Ambientes Aquáticos Continentais



**A INTERAÇÃO ENTRE MESOHABITAT,  
GRAZERS E RUGOSIDADE DE SUBSTRATO  
AFETA A RIQUEZA DE ESPÉCIES,  
ABUNDÂNCIA E COMPOSIÇÃO DE  
DIATOMÁCEAS BÊNTECAS**

**Maria Gabriela Junqueira**

Orientadora: Fabiana Schneck

Rio Grande

2020



Universidade Federal do Rio Grande  
Instituto de Ciências Biológicas  
Pós-graduação em Biologia de Ambientes  
Aquáticos Continentais



**A INTERAÇÃO ENTRE MESOHABITAT, GRAZERS E  
RUGOSIDADE DE SUBSTRATO AFETA A RIQUEZA DE  
ESPÉCIES, ABUNDÂNCIA E COMPOSIÇÃO DE  
DIATOMÁCEAS BÊNÉTICAS**

**Aluna:** Maria Gabriela Junqueira

**Orientadora:** Fabiana Schneck

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Biologia de Ambientes Aquáticos Continentais como requisito parcial para a obtenção do título de Mestre em Biologia de Ambientes Aquáticos Continentais.

Rio Grande

2020

### Ficha Catalográfica

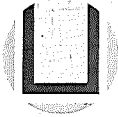
J95i      Junqueira, Maria Gabriela.  
A interação entre *mesohabitat*, *grazers* e rugosidade de substrato afeta a riqueza de espécies, abundância e composição de *diatomáceas bênticas* / Maria Gabriela Junqueira. – 2020.  
61 f.

Dissertação (mestrado) – Universidade Federal do Rio Grande – FURG, Programa de Pós-Graduação em Biologia de Ambientes Aquáticos Continentais, Rio Grande/RS, 2020.  
Orientadora: Dra. Fabiana Schneck.

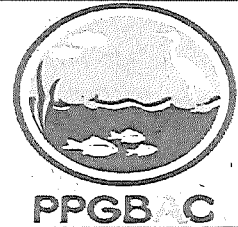
1. Ambientes lóticos 2. Diversidade beta 3. Grupos funcionais  
4. Heterogeneização 5. Peixes I. Schneck, Fabiana II. Título.

CDU 567

Catálogo na Fonte: Bibliotecário José Paulo dos Santos CRB 10/2344

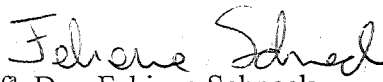


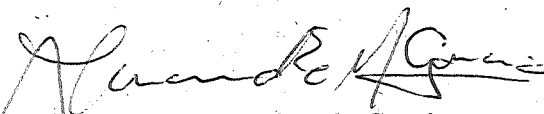
MINISTÉRIO DA EDUCAÇÃO  
UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE - FURG  
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS - ICB  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA DE AMBIENTES  
AQUÁTICOS CONTINENTAIS

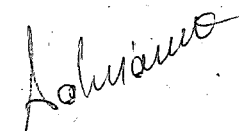


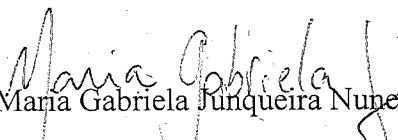
## ATA DE DEFESA DE DISSERTAÇÃO DE MESTRADO EM BIOLOGIA DE AMBIENTES AQUÁTICOS CONTINENTAIS – Nº 001/2020

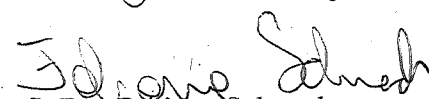
Às 14:00 hs (quatorze horas) do dia 20 (vinte) do mês de fevereiro de 2020 (dois mil e vinte) na Sala de Seminários do PPGBAC (Bloco 5 do ICB – Prédio da Ecologia, Botânica e Genética) do ICB-FURG reuniram-se docentes, discentes e comunidade em geral, para a Defesa Pública de Dissertação de Mestrado da acadêmica **Maria Gabriela Junqueira Nunes**. A dissertação intitulada “**A interação entre mesohabitat, grazers e rugosidade de substrato afeta a riqueza de espécies, abundância e composição de diatomáceas bênticas**” foi avaliada pela Banca Examinadora composta pela Prof<sup>ª</sup>. Dra. Fabiana Schneck (Orientadora e Presidente da Banca); Prof<sup>º</sup> Dr. Alexandre Miranda Garcia (FURG) e Prof<sup>º</sup> Dr. Adriano Sanches Melo (UFRGS). Após a defesa e arguição pública, a Banca Examinadora reuniu-se, para deliberação final, e considerou a acadêmica APROVADA. Desta forma, a acadêmica concluiu mais uma das etapas necessárias para a obtenção do grau de **MESTRE EM BIOLOGIA DE AMBIENTES AQUÁTICOS CONTINENTAIS**. Nada mais havendo a tratar, às 17h0 (Dezesseis horas) foi lavrada a presente ata, que lida e aprovada, foi assinada pelos membros da Banca Examinadora, pela Acadêmica e pela Coordenadora do Curso.

  
Prof<sup>ª</sup>. Dra. Fabiana Schneck

  
Prof<sup>º</sup> Dr. Alexandre Miranda Garcia

  
Prof<sup>º</sup> Dr. Adriano Sanches Melo

  
Maria Gabriela Junqueira Nunes

  
Prof<sup>ª</sup>. Dra. Fabiana Schneck  
Coordenadora do Curso

À minha mãe, Thais,

Aos meus avós, Maria José e Gabriel Marcelo (*in memoriam*)

Aos meus irmãos, Maria Antônia e Icaro

Aos meus sobrinhos, Maria Clara, João Marcelo e Inácio

Por todo amor, apoio, carinho e compreensão,

Dedico.

## AGRADECIMENTOS

Agradeço à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa de mestrado.

Aos todos que fazem parte do Programa de Pós-graduação em Biologia de Ambientes Aquáticos Continentais e da Universidade Federal do Rio Grande – FURG.

Aos professores e funcionários do Laboratório de Limnologia – FURG sempre solícitos, obrigada pela ajuda, compreensão, dúvidas sanadas e apoio.

À professora Líliliana Rodrigues que me conduziu para o caminho da ciência e das algas. Que desde a iniciação científica até hoje me acompanha com conselhos e ensinamentos ímpares.

Às minhas amigas queridas de Maringá, Bárbara, Nicolli, Louizi, Maria Julia, Nathália, Bia e Valdilene que mesmo de muito longe sempre me apoiaram e ajudaram no desenvolvimento dessa dissertação

Aos colegas do LAATM e do Laboratório de Limnologia. Aos amigos maravilhosos que encontrei em Rio Grande Emanuela, Mavi, Claudio, Rafael, Laryssa, Muryllo e Tauana. Ao Gabriel, com quem eu compartilhei esse ciclo da minha vida, obrigada pelo apoio irrestrito. Em especial aos que mais fazem parte do meu dia a dia Cindy, Aline, Dani, Paloma, Gustavo, Alline, Tauana, Léo, Cláudio e Juliana, obrigada por todos os momentos de cafézinho (e foram vários!).

À minha família! Minha mãe Thais, agradeço pelo apoio da vida inteira e todos os ensinamentos. Continuo e espero continuar sempre tentando ser uma mulher forte, como vejo você sendo até hoje. Meus avôs Maria José e Gabriel Marcelo (*in memoriam*), por terem ajudado na minha educação e na criação mais carinhosa possível. Minha irmã Maria Antônia, por sempre compartilhar comigo o caminho de crescimento que muitas vezes não é fácil, por sempre me criticar quando eu preciso e por todo amor e carinho de sempre. Ao Carlos. Meu irmão Icaro, por todo carinho e franqueza. Meus sobrinhos, meus herdeiros do futuro, Maria Clara, João Marcelo e Inácio por todo amor. À minha família de ribeirão preto por serem pessoas fantásticas e amorosas sempre. E aos meus amigos irmãos Ubirajara e Luciana, que mesmo de longe me apoiaram (como sempre!), me aconselharam (como nunca!), me fizeram rir (e como!) e me deixaram confortável todos os dias durante esses dois anos. Obrigada

a todos por deixarem a minha caminhada mais leve!

Por último, agradeço à minha orientadora Fabiana Schneck pelas oportunidades e por ter me ensinado tanto. Por ter tido mais paciência comigo do que eu consigo mesma. Por não ter deixado eu desistir e ter me ajudado a confiar em mim mesma. Fabiana, serei sempre grata!

Muito obrigada!

We are all here on earth to help others  
what on earth the others are here for I don't know.

**W. H. Auden**



## RESUMO

Ambientes como rios, riachos, lagos e zona úmidas apresentam uma alta da biodiversidade e provém vários serviços ecossistêmicos vitais para a humanidade. Em contrapartida, estão entre os ecossistemas mais ameaçados devido às ações antrópicas, sendo que a simplificação de ecossistemas (e.g. através da perda de espécies-chave ou da redução da complexidade de habitats) causa redução na diversidade de espécies e alterações nos processos ecossistêmicos. Mesohabitats (i.e., corredeiras e remansos) são uma das escalas singulares para entender a distribuição dos organismos devido a características peculiares que apresentam e por alterarem o comportamento das espécies e dinâmica das comunidades. Interações bióticas também exercem importante papel na estruturação de comunidades, como é o caso de organismos pastejadores (*grazers*) em riachos que podem alterar a estruturação e composição de uma das comunidades que asseguram processos biológicos chaves em riachos, a comunidade de algas bênticas, devido ao hábito de forragear sobre os sedimentos. Um fator que pode mediar os efeitos de *grazers* sobre comunidades de algas bênticas é a complexidade de habitats na microescala representada por substratos individuais no leito de riachos. Portanto, neste trabalho utilizei uma abordagem experimental *in situ* para avaliar os efeitos do tipo de mesohabitat (corredeira e remanso), peixes *grazers* (controle com a presença de *grazers* e exclusão através de cercas elétricas) e complexidade de substrato (substratos rugosos e lisos) sobre a composição taxonômica e funcional da comunidade de diatomáceas perifíticas. Nenhuma interação entre os fatores avaliados foi importante para a riqueza total de espécies e tampouco para os grupos funcionais. O grupo *low-profile* foi o único a ter os valores de abundância dependente da interação entre mesohabitats e complexidade de substrato. Ainda, a interação entre os tipos de mesohabitat e a complexidade de substrato foi relevante para alterações dos valores de diversidade beta. A composição de espécies dos grupos *low-profile* e *high-profile* foram alteradas em resposta aos três fatores manipulados. Os resultados evidenciam que a rugosidade do substrato é um fator-chave na regulação de riqueza de espécies de diatomáceas.

**Palavras-chave:** Ambientes lóticos, diversidade beta, grupos funcionais, heterogeneização, peixes.

## ABSTRACT

Environment like rivers, streams, lakes and humid zones present high levels of biodiversity and provide various ecosystemic services to humanity. In contrast, such ecosystems are among the most endangered in the world, due to anthropic actions with the simplification of ecosystems (e.g. through loss of key species or reduction of habitat complexity) causing a reduction in species diversity and changes in the ecosystem process. Mesohabitats, such as riffles and pools, due to their peculiar characteristics and for changing the behavior of species and the dynamics of communities, are some of the singular scales to understand organisms distribution. Biotic interactions also play an important role in assembling of communities, as it is the case of grazers in stream, due to habit foraging on sediments, can alter structure and composition of benthic algae species, community responsible for ensuring major biological processes in lotic systems. A fundamental factor that can mediate the effects of grazers over benthic algae communities is habitat complexity in micro-scale represented by individual substrates in stream beds. Therefore, in this work I used an experimental approach *in situ* to evaluate the effects of mesohabitat type (riffles and pools) grazers (presence and absence control through electric fences) and substrate complexity (rough and smooth substrates) on the taxonomic and functional composition of the periphytic diatom community. No interaction between evaluated factors was important for total species richness or functional groups. Low-profile group was the only to have abundance values dependent on the interaction between mesohabitats and substrate complexity. Furthermore, interaction among mesohabitat types and substrate complexity was relevant for changes in beta diversity. Results indicated that substrate roughness is a key factor in diatom richness.

**Key-words:** Beta diversity, fish, functional groups, heterogenization, lotic environment.

## **APRESENTAÇÃO**

Esta dissertação segue o modelo sugerido pelo Programa de Pós-graduação em Biologia de Ambientes Aquático Continentais e está organizada em três partes. A primeira contém a introdução geral abordando o tema sobre os efeitos dos diferentes tipos de mesohabitat, *grazers* e complexidade de substratos sobre a comunidade de diatomáceas perifíticas em riachos. A segunda parte é composta pelo manuscrito, que será submetido à revista *Freshwater Biology*. O manuscrito segue as normas de formatação da revista, com exceção da língua exigida. E por fim, a terceira parte apresenta uma avaliação geral sobre o desenvolvimento do trabalho.

## SUMÁRIO

LISTA DE FIGURAS.....	1
Introdução geral.....	1
Manuscrito.....	1
Material Suplementar.....	2
LISTA DE TABELAS.....	4
Manuscrito.....	4
Material Suplementar.....	4
INTRODUÇÃO GERAL.....	5
Perifiton.....	5
Complexidade de habitat.....	8
Organismos pastejadores ( <i>grazers</i> ).....	9
Objetivo.....	11
REFERÊNCIAS.....	12
CAPÍTULO 1.....	19
RESUMO.....	19
INTRODUÇÃO.....	20
MATERIAL E MÉTODOS.....	22
Área de estudo.....	22
Desenho experimental.....	23
Exclusão dos peixes.....	24
Diatomáceas.....	24
Análise de dados.....	24
RESULTADOS.....	25
DISCUSSÃO.....	27
AGRADECIMENTOS.....	30
REFERÊNCIAS.....	30
TABELAS.....	39
FIGURAS.....	43
MATERIAL SUPLEMENTAR.....	50
CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	61

## LISTA DE FIGURAS

### Introdução geral

**Figura 1** Diagrama hipotético da fisionomia arquitetônica da comunidade de diatomáceas perifíticas. Escalas ilustrativas. Os grupos *low-profile*, *motile*, *high-profile* e *planktic* estão representados pelos marcadores das cores vermelha, amarelo, azul e cinza, respectivamente

### Manuscrito

**Figura 1** Delineamento experimental onde números representam (1) bloco de basalto, (2) substrato liso, (3) substrato rugoso, (4) fendas presentes nos substratos rugosos, (5) cerca elétrica presente nos blocos de basalto utilizada para a remoção dos *grazers*, (6) eletrificador conectado em cada bloco de basalto para exclusão dos *grazers*, (7) tratamento controle e (8) tratamento exclusão de *grazers*.

**Figura 2** Boxplot da riqueza de espécies logaritmazada em cada tratamento, boxplots em azul representam substratos rugosos e boxplots em cinza representam substratos lisos. (a) riqueza de espécies do conjunto de dados total, (b) riqueza de espécies do grupo *low-profile*, (c) riqueza de espécies do grupo *motile* e (d) riqueza de espécies do grupo *high-profile*. Em cada boxplot, a linha horizontal representa a mediana, a parte inferior e a parte superior da caixa são os quartis inferior e superior, as semi-retas são os valores mínimo e máximo e os pontos representam os valores discrepantes. Eixos com escalas diferentes.

**Figura 3** Boxplot da abundância dos grupos funcionais logaritmazada em cada tratamento, boxplots em azul representam substratos rugosos e boxplots em cinza representam substratos lisos. (a) abundância do grupo *low-profile*, (b) abundância do grupo *motile* e (c) abundância do grupo *high-profile*. Em cada boxplot, a linha horizontal representa a mediana, a parte inferior e a parte superior da caixa são os quartis inferior e superior, as semi-retas são os valores mínimo e máximo e os pontos representam os valores discrepantes. Eixos com escalas diferentes.

**Figura 4** Análise de Coordenadas Principais das comunidades de diatomáceas perifíticas. Foi realizada uma única análise utilizando o índice de dissimilaridade de Bray-Curtis, mas para melhor visualização dos resultados é apresentado um gráfico para cada fator experimental analisado: (a) mesohabitat (corredeira e remanso), (b) *grazer* (controle e exclusão), (c)

substrato (rugoso e liso) e (d) representação dos centroides dos tratamentos. Eixos com escalas diferentes.

**Figura 5** Abundância média das espécies de diatomáceas em cada tratamento, barras em azul representam substratos rugosos e barras em cinza representam substratos lisos. (a) *Achnantheidium minutissimum*, (b) *Cocconeis placentula*, (c) *Eunotia incisa*, (d) *Fragilaria capucina*, (e) *Gomphonema parvulum* e (f) *Navicula cryptocephala*. Eixos com escalas diferentes.

**Figura 6** Contribuição local para a diversidade beta (LCBD) em cada tratamento, boxplots em azul representam substratos rugosos e boxplots em cinza representam substratos lisos. (a) índice de Bray-Curtis e (b) índice de Sørensen. Em cada boxplot, a linha horizontal representa a mediana, a parte inferior e a parte superior da caixa são os quartis inferior e superior, as semi-retas são os valores mínimo e máximo e os pontos representam os valores discrepantes. Eixos com escalas diferentes.

### Material suplementar

**Figura suplementar 1** (a) Riqueza de espécies do conjunto da comunidade total, (b) riqueza de espécies do grupo *low-profile*, (c) riqueza de espécies do grupo *motile* e (d) riqueza de espécies do grupo *high-profile*. A linha azul indica os tratamentos com substratos rugosos e a linha cinza os tratamentos dos substratos lisos. Eixos com escalas diferentes.

**Figura suplementar 2** (a) Abundância do grupo *low-profile*, (b) abundância do grupo *motile* e (c) abundância do grupo *high-profile*. A linha azul indica os tratamentos com substratos rugosos e a linha cinza os tratamentos dos substratos lisos. Eixos com escalas diferentes.

**Figura suplementar 3** Análise de Coordenadas Principais das comunidades de diatomáceas perifíticas. Foi realizada uma única análise utilizando o índice de dissimilaridade de Sørensen, mas para melhor visualização dos resultados é apresentado um gráfico para cada fator experimental analisado: (a) mesohabitat (corredeira e remanso), (b) *grazer* (controle e exclusão), (c) substrato (rugoso e liso) e (d) representação dos centroides dos tratamentos. Eixos com escalas diferentes.

**Figura suplementar 4** Análise de coordenadas principais considerando a composição da

comunidade de diatomáceas perifíticas de diferentes grupos funcionais (*low-profile*, *motile* e *high-profile*) nos oito tratamentos. Eixos com escalas diferentes. Índice de Bray-Curtis.

**Figura suplementar 5** Análise de coordenadas principais considerando a composição da comunidade de diatomáceas perifíticas de diferentes grupos funcionais (*low-profile*, *motile* e *high-profile*) nos oito tratamentos. Eixos com escalas diferentes. Índice de Sørensen.

## LISTA DE TABELAS

### Manuscrito

**Tabela 1** Síntese dos resultados das ANOVAs hierárquicas para os efeitos de mesohabitat (corredeira e remanso), *grazers* (controle e exclusão) e complexidade de substrato (rugoso e liso) na riqueza de espécies (logaritmizada), para o conjunto de dados total e para os três grupos funcionais.

**Tabela 2** Síntese dos resultados das ANOVAs hierárquicas para os efeitos de mesohabitat (corredeira e remanso), *grazers* (controle e exclusão) e complexidade de substrato (rugoso e liso) na abundância (logaritmizada) para os grupos funcionais *low-profile*, *motile* e *high-profile*.

**Tabela 3** Síntese dos resultados das PERMANOVAs com design aninhado para os efeitos de mesohabitat (corredeira e remanso), *grazers* (controle e exclusão) e complexidade de substrato (rugoso e liso) na composição de espécies para o conjunto de dados total e para os três grupos funcionais. Índices de dissimilaridade de Bray-Curtis ( $\log[\text{abundância}]+1$ ) e Sørensen.

**Tabela 4** Síntese dos resultados das ANOVAs hierárquicas para os efeitos de mesohabitat (corredeira e remanso), *grazers* (controle e exclusão) e complexidade de substrato (rugoso e liso) no LCBD (contribuição local para a diversidade beta) com os coeficientes de Bray-Curtis e Sørensen.

### Material Suplementar

**Tabela Suplementar 1** Lista de espécies encontradas nos oito tratamentos do experimento.

**Tabela Suplementar 2** Valores brutos de riqueza de espécies, LCBD (contribuição local para diversidade beta) para os índices de Bray-Curtis e Sørensen obtidos nos oito tratamentos.



## **INTRODUÇÃO GERAL**

Ecosistemas de água doce, como rios, riachos, lagos e zona úmidas, ocupam menos de 0,8% da superfície do globo e apresentam aproximadamente 7% da biodiversidade conhecida no planeta (Vörösmarty et al., 2010). Rios e riachos são caracterizados por apresentar uma ampla variabilidade espacial e temporal das características ambientais (Heino et al., 2015) que asseguram a biodiversidade desses ecossistemas. Além disso, ambientes aquáticos provêm muitos serviços ecossistêmicos vitais para os seres humanos (Dodds et al., 2013), como serviços de provisão, como obtenção de alimento e água, ou ainda, serviços de regulação como controle climático e armazenamento de carbono (Daily et al., 1997). Entretanto, desde o início desse século, ecólogos já discutem sobre como a simplificação dos ecossistemas afeta a biodiversidade, sendo consenso que as ações antrópicas causam a simplificação dos habitats e consequentemente reduzem a biodiversidade em ambientes aquáticos (Cardinale et al., 2002; Olden et al., 2004; Moore & Olden, 2016). Logo, espécies consideradas engenheiras de ecossistemas, ou seja, que são capazes de criar, manter ou destruir o habitat de outras espécies, modulando as forças ambientais (Jones et al., 1994), podem ser perdidas devido à homogeneização ambiental e, consequentemente, influenciar nos processos ecossistêmicos dos ambientes aquáticos.

### **Perifíton**

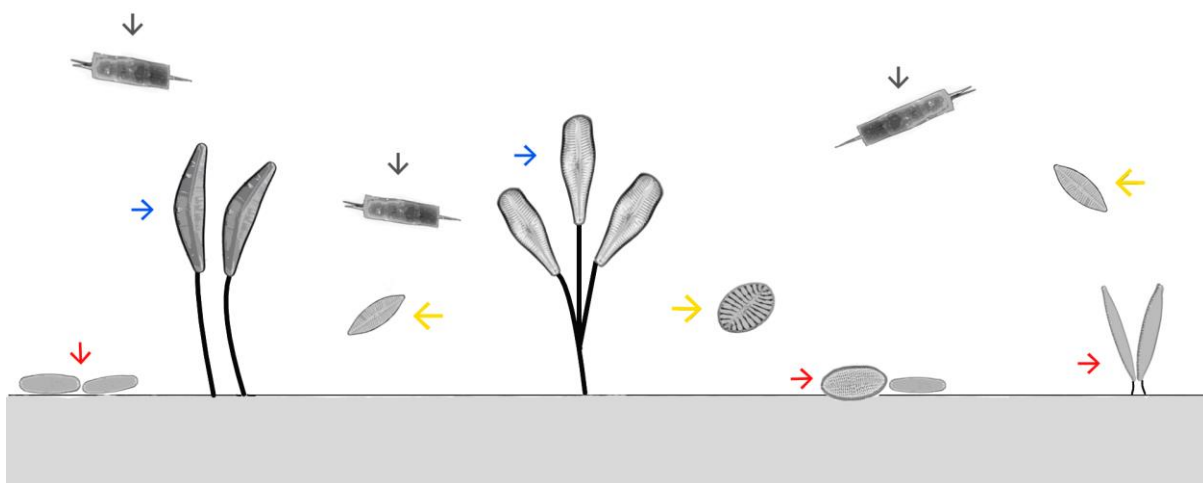
Em rios e riachos, processos biológicos chave, como produção primária, ciclagem de nutrientes e provisão de recursos alimentares, são assegurados principalmente pela comunidade perifítica (Neury-Ormanni et al., 2016). A comunidade perifítica, definida por Wetzel (1983) como o conjunto de microrganismos aderidos a qualquer tipo de substrato submerso tanto de natureza orgânica quanto inorgânica, é composta por bactérias, fungos, protozoários, microcrustáceos e algas, além de detritos orgânicos e inorgânicos. A arquitetura perifítica é análoga às camadas de dossel em uma comunidade de plantas terrestres, com espécies prostradas e mais baixas, pedunculares com crescimento ereto, ou espécies filamentosas (Hogland et al., 1982). O perifíton recebe denominações diferentes conforme o tipo de substrato em que está aderido, epífiton (aderido em vegetais), epilíton (fixo a rochas), episamon (sobre grãos de areias), epipelon (preso ao sedimento argiloso) (Round et al., 1990). Em qualquer tipo de ambiente aquático continental, o grupo de organismos que compõe majoritariamente o perifíton são as algas, podendo chegar a contribuir com mais de 95% da biomassa perifítica (Wetzel, 1990). Consequentemente, em ambientes lóticos a produção primária, ciclagem de nutrientes e fonte

de alimento, é garantida pelas comunidades de algas perifíticas (Biggs, 1996; Lowe & Pan, 1996). Os táxons de algas que se destacam em rios e riachos pertencem ao filo Ochrophyta e são cognominados de diatomáceas, sendo um grupo abundante e diverso na comunidade perifítica (Mosisch et al., 1999; Burliga & Kociolek, 2016).

Diatomáceas são microrganismos eucariontes, unicelulares e fotossintetizantes, que apareceram há 200 milhões de anos no período Jurássico (Round et al., 1990; Metzeltin & García-Rodríguez, 2003), apresentam coloração marrom-esverdeada devido aos pigmentos acessórios, carotenoides e fucoxantina, confinados nos cloroplastos, além de clorofilas *c1* e *c2* (Lee, 2008). A característica mais marcante das diatomáceas é a excreção de sílica para formação da parede externa, denominada frústula, a qual é altamente ornamentada e é formada por duas valvas (Seckbach & Kociolek, 2011). Além disso, as algas apresentam tamanho variado e múltiplas formas de crescimento, como, unicelular (e.g. *Surirella*, *Stauroneis*), colonial (e.g. *Asterionella*), por pedúnculos (e.g. *Gomphoneis* e *Gomphonema*), filamentos (e.g. *Aulacoseira*), tubos e fitas de mucilagem (e.g. *Frustulia*, *Encyonema*, *Cymbella*) (Round et al., 1990). As diatomáceas são amplamente distribuídas pelo globo (Keck et al., 2018), sendo consideradas um dos grupos mais diversos de protistas eucariontes unicelulares (Medlin, 2016). Até o momento já foram registradas em torno de 75.000 espécies em 250 gêneros (Guiry, 2012; Kociolek, 2018) e com os avanços dos trabalhos taxonômicos e moleculares a cada ano são descritas e descobertas aproximadamente entre 50 e 100 espécies novas (Willians & Reid, 2006; Rimet & Bouchez, 2012), havendo uma estimativa de que existam cerca de 100.000 espécies (fósseis e recentes) para serem descritas em todo o planeta (Willians & Reid, 2006). Conforme estudos filogenéticos, são propostas três classes para o grupo das diatomáceas, sendo elas, Coscinodiscophyceae, Mediophyceae e Bacillariophyceae (Medlin & Kaczmarek, 2004). As duas primeiras classes compreendem diatomáceas cêntricas, sem estruturas de fixação, encontradas majoritariamente no plâncton de ambientes marinhos e continentais (Round et al., 1990). Em contrapartida, os organismos da classe Bacillariophyceae são característicos da comunidade perifítica (Burliga & Kociolek, 2016), por apresentarem estruturas morfológicas como rafe, poros apicais, pórtulas e rimopórtulas que auxiliam no processo de adesão e locomoção no substrato (Round et al., 1990).

Além do enquadramento morfológico-taxonômico, a abordagem de grupo funcional para as diatomáceas teve início com Passy (2007), que propôs três grupos funcionais, sendo eles, *low-profile* (baixo perfil), *motile* (móveis) e *high-profile* (alto perfil). Logo após, Rimet & Bouchez (2012) modificaram os grupos funcionais propostos por Passy (2007) adicionando um quarto grupo, chamado *planktic* (planctônico). Este quarto grupo inclui algumas espécies

cêntricas associadas ao perifíton. A separação das diatomáceas nos grupos funcionais sintetiza as diversas formas de crescimento, adesão ao substrato e habilidades das algas de utilizarem recurso e de responder a distúrbios (Passy, 2007) (Figura 1). O primeiro grupo, *low-profile*, é definido por compor espécies de tamanho reduzido ou que apresentam formas de crescimento prostrado e modo de adesão adnato ao substrato. São espécies adaptadas a altas velocidades de corrente (Passy, 2007), como exemplo, espécies que compõem os gêneros *Achnantheidium*, *Cocconeis* e *Meridion*. Já as espécies que compõem o grupo *motile*, como *Adlafia*, *Navicula*, *Nitzschia*, *Luticola* e *Pinnularia*, são organismos que não estão aderidos ao substrato propriamente dito, apresentam movimentos relativamente rápidos na matriz perifítica (até 4 cm por hora, Consalvey et al., 2004) que auxiliam na captação de recursos, porém estão sujeitas aos distúrbios físicos (Passy, 2007). O terceiro grupo, *high-profile*, contém espécies maiores quanto ao tamanho do corpo, podem ser pedunculadas, coloniais, formar cadeias e tubos de mucilagem, são adaptadas a baixa velocidade de corrente (Passy, 2007); espécies incluídas nos gêneros *Gomphonema*, *Encyonema* e *Eunotia*, são características deste grupo funcional. Por fim, o último grupo funcional proposto na literatura, *planktic*, compreende espécies que não apresentam estrutura de fixação, como *Aulacoseira* e *Cyclotella*, mas apresentam adaptações (formação de filamentos) que proporcionam resistência à sedimentação. Por outro lado, são espécies extremamente sensíveis a distúrbios (Rimet & Bouchez, 2012).



**Figura 1** Diagrama hipotético da fisionomia arquitetônica da comunidade de diatomáceas perifíticas. Escalas ilustrativas. Os grupos *low-profile*, *motile*, *high-profile* e *planktic* estão representados pelos marcadores das cores vermelha, amarelo, azul e cinza, respectivamente.

## **Complexidade de habitat**

A expressão “complexidade de habitat” apresenta diversos sinônimos na literatura, sendo eles ‘heterogeneidade de habitat’, ‘diversidade de habitat’, ‘complexidade estrutural’ e ‘diversidade de habitat’ (Tews et al., 2004). O papel da complexidade de habitat sobre os processos ecológicos e a manutenção da biodiversidade tem sido um dos focos dos ecólogos há várias décadas. O trabalho seminal de MacArthur & MacArthur (1961) foi um dos estudos pioneiros sobre o tema e demonstrou que havia uma relação positiva do aumento da diversidade de espécies de aves com a amplificação da diversidade de estratos vegetais em florestas. Diante destes resultados, os autores sugeriram que ambientes mais heterogêneos podem disponibilizar mais nichos para a ocupação das espécies. A complexidade de habitat pode ser mensurada nas mais diversas escalas espaciais, desde paisagens terrestres e bacias hidrográficas até de forma individual como em rochas em riachos.

A complexidade dos habitats é um dos principais fatores que dirigem a diversidade de espécies em ambientes lóticos, sendo que ela atua em diferentes escalas espaciais (Murdock & Dodds, 2007). Por exemplo, a complexidade de habitat pode ser observada na escala de microhabitat na variação da rugosidade de substratos para algas (Bergey, 2005; Schneck et al., 2011), na heterogeneidade de substratos em leitos de riachos para macroinvertebrados (Milesi et al., 2016), na variação de concentração de matéria orgânica para besouros (Seibold et al., 2016), na complexidade estrutural gerada por macrófitas aquáticas para macroinvertebrados e peixes (Pierre & Kovalenko, 2014; Dias et al., 2017) ou mesmo em gradientes ambientais em bacias hidrográficas (Tornwall et al., 2017). Outra escala dentro dos ecossistemas lóticos importante para entender a distribuição dos organismos são os mesohabitats (Boyero, 2003). Mesohabitats são definidos como unidades aparentemente uniformes e visualmente diferentes devido a interação entre processos hidrológicos e geomorfológicos (Armitge et al., 1995), tendo como exemplo, remansos e corredeiras em riachos.

O papel da complexidade de habitats na estruturação das comunidades presentes nos ambientes aquáticos continentais é evidente (Tokeshi & Araraki, 2012), sendo a relação positiva entre riqueza de espécies e complexidade de habitat um padrão universal (Kovalenko et al., 2012; Ortega et al., 2018). Por exemplo, a complexidade de habitats pode influenciar na diversidade de espécies e densidade dos organismos (Taniguchi & Tokeshi, 2004), alterar a composição de espécies das assembleias no espaço (Petsch et al., 2017; Tornwall et al., 2017) ou no tempo (Schneck & Melo, 2012), aumentar a retenção de matéria orgânica nos substratos

(Schneck et al., 2013), assegurar o aumento da disponibilidade do número de refúgios contra distúrbios físicos (Taniguchi et al., 2004; Bergey, 2005). Na escala de microhabitat, a distribuição dos organismos bentônicos é influenciada por muitos fatores abióticos dos substratos, como, tamanho, porosidade e textura (Bergey & Cooper, 2015) e, conseqüentemente, pode influenciar na abundância das comunidades bentônicas, como, macroinvertebrados e algas (Downes et al., 2000; Bergey, 2005).

### **Organismos pastejadores (*Grazers*)**

Estudos ecológicos de herbivoria foram derivados principalmente de trabalhos dos ambientes terrestres e somente no final dos anos de 1960 as pesquisas sobre esse tema começaram a ser desenvolvidas nos ecossistemas aquáticos (Gregory, 1983). Em ambientes aquáticos, a relação dos produtores primários e seus consumidores têm sido relevante para a ecologia (Vadeboncoeur & Power, 2017). Estudos experimentais que avaliaram a herbivoria em riachos começaram em 1972 com o trabalho de Kehde & Wilhm que buscaram entender como caracóis influenciavam a estruturação da comunidade perifítica. Os trabalhos para entender a relação entre perifiton e herbívoros continuaram e progrediram no final do século XX e início do século XXI (Feminella & Hawkins, 1995; Liess & Hillebrand, 2004). A herbivoria é usualmente definida como o consumo por um organismo heterotrófico de todo ou parte de um organismo autotrófico vivo (Begon, 1990).

Algumas espécies em ambientes lóticos são chaves na organização das comunidades, regimes de perturbação, fluxo de nutrientes e processos ecossistêmicos (Steinman, 1996; Moore, 2006) devido às interações diretas e indiretas entre as espécies contribuírem para a complexidade das interações tróficas (Hillebrand et al., 2004). Provavelmente muitos organismos atuam como engenheiros ecossistêmicos com efeitos sutis nos ambientes (Jones, 1994), como é o caso de peixes detritívoros e outros táxons que podem ser fonte de perturbação em ambientes bentônicos de riachos (Moore, 2006). O trabalho clássico de Power (1990) evidenciou que em riachos os peixes bentônicos como exemplo da família Loricariidae reduzem a acumulação dos sedimentos nos substratos, diminuindo o sombreamento para a comunidade perifítica e levando ao aumento da produtividade primária. Flecker (1996) também mostrou esse mesmo padrão com a perturbação de peixes detritívoros da espécie *Prochilodus mariae* Eigenmann afetando positivamente a produtividade da comunidade perifítica. Além de peixes, outros táxons como girinos (Ranvest et al., 2004) e macroinvertebrados (Moulton et al., 2015) também reduzem a sedimentação e aumentam a produtividade da comunidade perifítica.

Entretanto, a heterogeneidade local dos ambientes pode influenciar e limitar as forças de interação entre organismos pastejadores e perifíton (Opsahl et al., 2003). O estudo experimental de Flecker (1997) em riachos venezuelanos avaliou o forrageamento dos peixes *Prochilodus mariae* em diferentes áreas de riachos, remansos e corredeiras, demonstrando que os efeitos do pastejo dos peixes era mais evidente em remansos, mas também ocorria nas corredeiras.

A ação dos organismos pastejadores, *grazers*, apresenta efeitos heterogêneos sobre as algas perifíticas (Steinman, 1996), podendo aumentar a disponibilidade de espaço e conseqüentemente a densidade de determinadas espécies de algas após a exclusão de outras espécies através do consumo (Liess & Hillebrand, 2004), ou então podem diminuir a biomassa da comunidade perifítica levando à perda de espécies (Moulton et al., 2004, Yang & Dudgeon, 2010). Conseqüentemente, o papel dos *grazers* é um dos fatores importantes para regulação do crescimento e mudança da composição de espécies da comunidade perifítica em ambientes lóticos (Feminella & Hawkins, 1995; Hillebrand, 2002). O efeito dos *grazers* na comunidade perifítica é bem documentado quando a variável em questão é a biomassa do perifíton, sendo que muitos estudos demonstram que há uma relação negativa com o aumento da densidade de *grazers*, independente do grupo taxonômico (Liess & Hillebrand, 2004; Mallaroy & Richardson, 2005; Yang & Dudgeon, 2010). Entretanto, quando tratamos de diversidade de espécies e alterações da composição da comunidade de algas perifíticas, não há uma relação bem estabelecida com a presença de organismos pastejadores. O estudo de Liess et al. (2009) demonstrou que a pressão dos herbívoros relacionada com diferentes concentrações de nutrientes diminui a riqueza de espécies de diatomáceas, enquanto Lange et al. (2011) evidenciaram um efeito fraco dos *grazers* sobre a composição de diatomáceas com uma abordagem experimental *ex situ*.

## **Objetivo**

Compreender como a comunidade de algas perifíticas responde a pressões de peixes *grazers* e à rugosidade de substrato é de suma importância para compreender os processos que ocorrem nos ecossistemas lóticos. Portanto, este trabalho tem como objetivo avaliar através de um experimento fatorial *in situ* como os efeitos independentes e as interações entre mesohabitats (corredeira e remanso), peixes *grazers* (controle e exclusão) e complexidade de habitat (rugosos e lisos) afetam a comunidade de diatomáceas perifíticas.

## REFERÊNCIAS

- Armitage, P. D., Pardo, I., & Brown, A. (1995). Temporal constancy of faunal assemblages in 'mesohabitats'—application to management? *Archiv für Hydrobiologie*, 133(3), 367–387.
- Begon, M., Harper J. L., & Townsend C. R. (1990). *Ecology: individuals, populations and communities*. Blackwell, Oxford.
- Bergey, E. A. (2005). How protective are refuges? Quantifying algal protection in rock crevices. *Freshwater Biology*, 50(7), 1163–1177.
- Bergey, E. A., & Cooper, J. T. (2015). Shifting effects of rock roughness across a benthic food web. *Hydrobiologia*, 760(1), 69–79.
- Biggs, B. J. F. (1996). Patterns in benthic algae of streams. In: *Algal Ecology: Freshwater benthic ecosystems*. San Diego, Elsevier.
- Boyero, L. (2003). The quantification of local substrate heterogeneity in streams and its significance for macroinvertebrates assemblages. *Hydrobiologia*, 499 (1-3), 161–168.
- Burliga, A. L., & Kociolek, J. P. (2016). Diatoms (bacillariophyta) in rivers. In: *River Algae*. Springer, Cham.
- Cardinale, B. J., Palmer, M. A., Swan, C. M., Brooks, S., & Poff, N. L. (2002). The influence of substrate heterogeneity on biofilm metabolism in a stream ecosystem. *Ecology*, 83(2), 412–422.
- Consalvey, M., Paterson, D. M., & Underwood, G. J. (2004). The ups and downs of life in a benthic biofilm: migration of benthic diatoms. *Diatom Research*, 19(2), 181–202.
- Daily, G. C., S. Alexander, P. R. Ehrlich, L. Goulder, J. Lubchenco, P. A. Matson, H. A. Mooney, S. Postel, S. H. Schneider, D. Tilman & G. M. Woodwell, (1997). Ecosystem services: benefits supplied to human societies by natural ecosystems. *Ecology*, 2, 1–16.
- Dias, R. M., da Silva, J. C. B., Gomes, L. C., & Agostinho, A. A. (2017). Effects of macrophyte complexity and hydrometric level on fish assemblages in a Neotropical floodplain. *Environmental Biology of Fishes*, 100(6), 703–716.

- Dodds, W. K., Perkin, J. S., & Gerken, J. E. (2013). Human impact on freshwater ecosystem services: a global perspective. *Environmental Science & Technology*, 47(16), 9061–9068.
- Downes, B. J., Lake, P. S., Schreiber, E. S. G., & Glaister, A. (2000). Habitat structure, resources and diversity: the separate effects of surface roughness and macroalgae on stream invertebrates. *Oecologia*, 123(4), 569–581.
- Feminella, J. W., & Hawkins, C. P. (1995). Interactions between stream herbivores and periphyton: a quantitative analysis of past experiments. *Journal of the North American Benthological Society*, 14(4), 465–509.
- Flecker, A. S. (1996). Ecosystem engineering by a dominant detritivore in a diverse tropical stream. *Ecology*, 77(6), 1845–1854.
- Flecker, A. S. (1997). Habitat modification by tropical fishes: environmental heterogeneity and the variability of interaction strength. *Journal of the North American Benthological Society*, 16(1), 286–295.
- Gregory, S. V. (1983). Plant-herbivore interactions in stream systems. In: *Stream ecology*. Boston, Springer
- Guiry, M. D. (2012). How many species of algae are there?. *Journal of Phycology*, 48(5), 1057–1063.
- Heino, J., Melo, A. S., Siqueira, T., Soininen, J., Valanko, S., & Bini, L. M. (2015). Metacommunity organisation, spatial extent and dispersal in aquatic systems: patterns, processes and prospects. *Freshwater Biology*, 60(5), 845–869.
- Hillebrand, H., De Montpellier, G., & Liess, A. (2004). Effects of macrograzers and light on periphyton stoichiometry. *Oikos*, 106(1), 93–104.
- 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*, 21(3), 349–369.



- Hoagland, K. D., Roemer, S. C., & Rosowski, J. R. (1982). Colonization and community structure of two periphyton assemblages, with emphasis on the diatoms (Bacillariophyceae). *American Journal of Botany*, 69(2), 188–213.
- Jones, G. C., Lawton J. H., & Schakak, M. 1994. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos*, 69, 373–386.
- Keck, F., Franc, A., & Kahlert, M. (2018). Disentangling the processes driving the biogeography of freshwater diatoms: A multiscale approach. *Journal of Biogeography*, 45(7), 1582–1592.
- Kehde, P. M., & Wilhm, J. L. (1972). The effects of grazing by snails on community structure of periphyton in laboratory streams. *American Midland Naturalist*, 8–24.
- Kociolek, J. P. (2018). A worldwide listing and biogeography of freshwater diatom genera: a phylogenetic perspective. *Diatom Research*, 33(4), 509–534.
- Lange, K., Liess, A., Piggott, J. J., Townsend, C. R., & Matthaei, C. D. (2011). Light, nutrients and grazing interact to determine stream diatom community composition and functional group structure. *Freshwater Biology*, 56(2), 264–278.
- Lee, R. E. (2008). *Phycology*. Cambridge, Cambridge University Press.
- Liess, A., & Hillebrand, H. (2004). Invited review: direct and indirect effects in herbivore–periphyton interactions. *Archiv für Hydrobiologie*, 159(4), 433–453.
- Liess, A., Lange, K., Schulz, F., Piggott, J. J., Matthaei, C. D., & Townsend, C. R. (2009). Light, nutrients and grazing interact to determine diatom species richness via changes to productivity, nutrient state and grazer activity. *Journal of Ecology*, 97(2), 326–336.
- Lowe, R. L., & Pan, Y. (1996). Benthic algal communities as biological monitors. In: *Algal Ecology: freshwater benthic ecosystems* (2 eds.). San Diego, Elsevier.
- MacArthur, R. H., & MacArthur, J. W. (1961). On bird species diversity. *Ecology*, 42(3), 594–598.

- Mallory, M. A., & Richardson, J. S. (2005). Complex interactions of light, nutrients and consumer density in a stream periphyton–grazer (tailed frog tadpoles) system. *Journal of Animal Ecology*, 74(6), 1020–1028.
- Medlin, L. K., & Kaczmarek, I. (2004). Evolution of the diatoms: V. Morphological and cytological support for the major clades and a taxonomic revision. *Phycologia*, 43(3), 245–270.
- Medlin, L. K. (2016). Evolution of the diatoms: major steps in their evolution and a review of the supporting molecular and morphological evidence. *Phycologia*, 55(1), 79–103.
- Metzeltin, D., & García Rodríguez, F. (2003). *Las Diatomeas Uruguayas*. Montevideo, DIRAC Ediciones.
- Milesi, S. V., Dolédec, S., & Melo, A. S. (2016). Substrate heterogeneity influences the trait composition of stream insect communities: an experimental in situ study. *Freshwater Science*, 35(4), 1321–1329.
- Moore, J. W. (2006). Animal ecosystem engineers in streams. *BioScience*, 56(3), 237–246.
- Moore, J. W., & Olden, J. D. (2017). Response diversity, nonnative species, and disassembly rules buffer freshwater ecosystem processes from anthropogenic change. *Global Change Biology*, 23(5), 1871–1880.
- Mosisch, T. D., Bunn, S. E., Davies, P. M., & Marshall, C. J. (1999). Effects of shade and nutrient manipulation on periphyton growth in a subtropical stream. *Aquatic Botany*, 64(2), 167–177.
- Moulton, T. P., de Souza, M. L., Silveira, R. M., & Krsulović, F. A. (2004). Effects of ephemeropterans and shrimps on periphyton and sediments in a coastal stream (Atlantic forest, Rio de Janeiro, Brazil). *Journal of the North American Benthological Society*, 23(4), 868–881.
- Moulton, T. P., Lourenço-Amorim, C., Sasada-Sato, C. Y., Neres-Lima, V., & Zandonà, E. (2015). Dynamics of algal production and ephemeropteran grazing of periphyton in a tropical stream. *International Review of Hydrobiology*, 100(2), 61–68.

- Murdock, J. N., & Dodds, W. K. (2007). Linking benthic algal biomass to stream substratum topography. *Journal of Phycology*, 43(3), 449–460.
- Neury-Ormanni, J., Vedrenne, J., & Morin, S. (2016). Who eats who in biofilms? Exploring the drivers of microalgal and micro-meiofaunal abundance. *Botany Letters*, 163(2), 83–92.
- Olden, J. D., Poff, N. L., Douglas, M. R., Douglas, M. E., & Fausch, K. D. (2004). Ecological and evolutionary consequences of biotic homogenization. *Trends in Ecology & Evolution*, 19(1), 18–24.
- Opsahl, R. W., Wellnitz, T., & Poff, N. L. (2003). Current velocity and invertebrate grazing regulate stream algae: results of an in situ electrical exclusion. *Hydrobiologia*, 499(1–3), 135–145.
- Ortega, J. C., Thomaz, S. M., & Bini, L. M. (2018). Experiments reveal that environmental heterogeneity increases species richness, but they are rarely designed to detect the underlying mechanisms. *Oecologia*, 188 (1), 11–22.
- Passy, S. I. (2007). Diatom ecological guilds display distinct and predictable behavior along nutrient and disturbance gradients in running waters. *Aquatic Botany*, 86(2), 171–178.
- Petsch, D. K., Schneck, F., & Melo, A. S. (2017). Substratum simplification reduces beta diversity of stream algal communities. *Freshwater Biology*, 62(1), 205–213.
- Pierre, J. I., & Kovalenko, K. E. (2014). Effect of habitat complexity attributes on species richness. *Ecosphere*, 5(2), 1–10.
- Power, M. E. (1990). Resource enhancement by indirect effects of grazers: armored catfish, algae, and sediment. *Ecology*, 71(3), 897–904.
- Ranvestel, A. W., Lips, K. R., Pringle, C. M., Whiles, M. R., & Bixby, R. J. (2004). Neotropical tadpoles influence stream benthos: evidence for the ecological consequences of decline in amphibian populations. *Freshwater Biology*, 49(3), 274–285.

- Rimet, F., & Bouchez, A. (2012). Life-forms, cell-sizes and ecological guilds of diatoms in European rivers. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*, (406), 01.
- Round, F. E., Crawford, R. M., & Mann, D. G. (1990). *Diatoms: biology and morphology of the genera*. Cambridge, Cambridge University Press.
- Schneck, F., & Melo, A. S. (2012). Hydrological disturbance overrides the effect of substratum roughness on the resistance and resilience of stream benthic algae. *Freshwater Biology*, 57(8), 1678–1688.
- Schneck, F., Schwarzbald, A., & Melo, A. S. (2011). Substrate roughness affects stream benthic algal diversity, assemblage composition, and nestedness. *Journal of the North American Benthological Society*, 30(4), 1049–1056.
- Schneck, F., Schwarzbald, A., & Melo, A. S. (2013). Substrate roughness, fish grazers, and mesohabitat type interact to determine algal biomass and sediment accrual in a high-altitude subtropical stream. *Hydrobiologia*, 711(1), 165–173.
- Seckbach, J., & Kociolek, P. (2011). *The diatom world*. Springer Science & Business Media.
- Seibold, S., Bässler, C., Brandl, R., Büche, B., Szallies, A., Thorn, S., ... & Müller, J. (2016). Microclimate and habitat heterogeneity as the major drivers of beetle diversity in dead wood. *Journal of Applied Ecology*, 53(3), 934–943.
- Steinman, A. D., 1996. Effects of grazers on freshwater benthic algae. In: *Algal Ecology: Freshwater benthic ecosystems*. San Diego, Elsevier.
- Taniguchi, H., & Tokeshi, M. (2004). Effects of habitat complexity on benthic assemblages in a variable environment. *Freshwater Biology*, 49(9), 1164–1178.
- Tews, J., Brose, U., Grimm, V., Tielbörger, K., Wichmann, M. C., Schwager, M., & Jeltsch, F. (2004). Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *Journal of Biogeography*, 31(1), 79–92.
- Tokeshi, M., & Arakaki, S. (2012). Habitat complexity in aquatic systems: fractals and beyond. *Hydrobiologia*, 685(1), 27–47.

Tornwall, B. M., Swan, C. M., & Brown, B. L. (2017). Manipulation of local environment produces different diversity outcomes depending on location within a river network. *Oecologia*, 184(3), 663–674.

Vadeboncoeur, Y., & Power, M. E. (2017). Attached algae: the cryptic base of inverted trophic pyramids in freshwaters. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 48, 255-279.

Vorosmarty, C. J., McIntyre, P. B., Gessner, M. O., Dudgeon, D., Prusevich, A., Green, P., ... & Davies, P. M. (2010). Global threats to human water security and river biodiversity. *Nature*, 467, 555.

Wetzel, R. G. (1983). *Periphyton of freshwater ecosystems*. Springer, Dordrecht.

Wetzel, R. G. (1990). Land-water interfaces: metabolic and limnological regulators. *Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie: Verhandlungen*, 24(1), 6–24.

Williams, D. M., & Reid, G. (2006). Fossils and the tropics, the Eunotiaceae (Bacillariophyta) expanded: A new genus for the Upper Eocene fossil diatom *Eunotia reedii* and the recent tropical marine diatom *Amphora reichardtiana*. *European Journal of Phycology*, 41(2), 147–154.

Yang, G. Y., & Dudgeon, D. (2010). Response of grazing impacts of an algivorous fish (*Pseudogastromyzon myersi*: Balitoridae) to seasonal disturbance in Hong Kong streams. *Freshwater Biology*, 55(2), 411–423.

## CAPÍTULO 1

### A INTERAÇÃO ENTRE MESOHABITAT, GRAZERS E RUGOSIDADE DE SUBSTRATO AFETA A RIQUEZA DE ESPÉCIES, ABUNDÂNCIA E COMPOSIÇÃO DE DIATOMÁCEAS BÊNÉTICAS

#### RESUMO

Diatomáceas benthicas são os principais produtores primários em muitos riachos e conhecer como a interação de diferentes fatores ambientais e bióticos afetam esta comunidade é de fundamental importância. Sabe-se que organismos pastejadores (*grazers*) afetam a organização de comunidades algais, porém é preciso compreender como forças ambientais modulam os efeitos destes organismos.

Portanto, utilizamos uma abordagem experimental *in situ* para avaliar os efeitos do tipo de mesohabitat (corredeiras e remansos), exclusão de peixes *grazers* e complexidade de substrato (rugosos e lisos) sobre a composição taxonômica e funcional da comunidade de diatomáceas perifíticas em um ambiente lótico.

Nenhuma interação entre os três fatores abordados foi importante para a riqueza de espécies total e tampouco para cada um dos grupos funcionais. Porém, as abundâncias dos grupos funcionais responderam de forma dispare a os três fatores. O grupo *low-profile* foi único dependente da interação entre mesohabitats e complexidade de substratos. A abundância dos grupos *motile* e *high-profile* tiveram comportamentos diferentes em relação ao tipo de mesohabitat.

Entretanto, a composição de espécies se modificou em resposta aos três fatores manipulados. A diversidade beta foi dependente da interação dos tipos de mesohabitat e complexidade de substrato. Os maiores valores de diversidade beta foram encontrados em habitat mais simplificados.

Esses resultados relevam que independente dos efeitos da força da interação que exista entre *grazers* e mesohabitats sobre a estruturação da comunidade de diatomáceas perifítica, a complexidade na microescala da rugosidade na superfície de substratos é um fator-chave na regulação da riqueza e composição de espécies de diatomáceas perifíticas.

**Palavras-chave:** Ambientes lóticos, diversidade beta, grupos funcionais, heterogeneização, peixes.

## 1 INTRODUÇÃO

O perifíton, composto por algas, bactérias, fungos, protozoários, microcrustáceos e sedimentos orgânicos e inorgânicos (Wetzel, 1983), é a fonte essencial de energia para a cadeia alimentar e processos biológicos em riachos não sombreados (Biggs, 1996; Lowe & Pan, 1996). Em vista disso, para compreender o funcionamento dos ecossistemas lóticos é necessário saber a relevância da heterogeneidade ambiental e das interações bióticas sobre o desenvolvimento da comunidade perifítica (Moulton et al., 2010). A composição de espécies e estrutura de comunidades de algas perifíticas podem ser condicionadas por múltiplos fatores, como rugosidade de substrato (Bergey & Weaver, 2004), intensidade luminosa (Hill & Fanta, 2008), viabilidade de nutrientes (Zhang et al., 2020), temperatura (DeNicola, 1996) e ingestão por herbívoros (Feminella & Hawkins, 1995; Lange, Liess, Piggott, Townsend & Matthaei, 2011). Sobretudo, a complexidade de substratos e a herbivoria podem interagir de forma intrincada para promover alterações da estrutura e composição de espécies de algas perifíticas, em especial das diatomáceas, um dos grupos de protistas mais diversos do planeta (Medlin, 2016) e predominante em ambientes lóticos ao redor do mundo (Biggs, 1996; Keck, Franc & Kahlert, 2018). Substratos rugosos, ou seja, habitats mais complexos quando comparados a substratos de superfície lisa, podem aumentar a disponibilidade de áreas para colonização das algas (Bergey, Cooper & Phillips, 2010) e a disponibilidade de refúgios contra a perturbação do sedimento por organismos pastejadores (Bergey & Weaver, 2004), sustentando um maior número de espécies que substratos lisos (Schneck, Schwarzbald & Melo, 2011). Esta relação positiva entre o número de espécies e a complexidade de habitats é um padrão reconhecido na Ecologia (Stein, Gerstner & Kreft, 2014; Ortega, Thomaz & Bini, 2018). Da mesma forma, a complexidade de substratos pode influenciar a composição de espécies (Schneck et al. 2011) e aumentar a diversidade beta (Petsch, Schneck & Melo, 2017). Porém, substratos rugosos também podem acumular maior quantidade de matéria orgânica (Schneck, Schwarzbald & Melo, 2013), o que poderia afetar negativamente a riqueza de espécies e abundância de diatomáceas perifíticas, alterando a composição de espécies, em razão da variação da intensidade luminosa.

Nos ambientes lóticos, outro fator relevante sobre a distribuição dos organismos e interações entre espécies é o tipo de mesohabitat (i.e., remansos e corredeiras) (Beisel, Usseglio-Polatera & Moreteau, 2000; Silva, Ligeiro, Hughes & Callisto, 2014). Remansos e corredeiras diferem em várias características ambientais, como tipos de substratos orgânicos e inorgânicos e velocidade de corrente (Allan, 1995), possivelmente afetando os efeitos da

rugosidade de substratos e de *grazers* sobre comunidades algais.

Consumidores induzem modificações na estrutura das comunidades e processos ecossistêmicos em variados ambientes (Duffy, 2002). Organismos pastejadores, *grazers*, podem influenciar a comunidade perifítica diretamente ao ingerir o perifiton, e indiretamente, ao retirar a matéria orgânica e inorgânica do substrato e, conseqüentemente, aumentar o espaço de colonização para as algas (Steinman, 1996; Liess & Hillebrand, 2004). Estudos experimentais em ambientes lóticos, evidenciam que a ação dos *grazers*, como peixes (Yang & Dudgeon, 2010), girinos (Mallory & Richardson, 2005), insetos (Katano & Doi, 2019) e moluscos (Liess et al., 2009), afeta negativamente o desenvolvimento da biomassa perifítica. Os *grazers* também podem atuar como engenheiros ecossistêmicos no ambiente bentônico mediante do hábito de forrageamento (Jones et al., 1994; Moore, 2006). Por exemplo, Flecker (1996) evidenciou que peixes detritívoros reduziram o acúmulo de sedimento, aumentando a produtividade perifítica devido à diminuição do sombreamento para o desenvolvimento da comunidade de algas. Ainda, Flecker (1997) demonstrou que esses efeitos são mais notórios em remansos comparados a corredeiras em riachos subtropicais. Entretanto, a relação dos *grazers* com outros atributos da comunidade perifítica, como riqueza de espécies e diversidade beta, não está bem estabelecida. Em ambientes aquáticos, os *grazers* podem diminuir a riqueza de espécies devido à extinção de espécies raras através da remoção da biomassa, mas podem aumentar a coexistência das espécies, se as espécies forem competitivamente dominantes (Chase, Wilson & Richards, 2001; Liess & Hillebrand, 2004). Além disso, *grazers*, assim como a complexidade física de habitats em diferentes escalas, podem ter importante papel na manutenção da diversidade beta (i.e. na variação na composição de espécies entre comunidades locais; Anderson et al., 2011) ao perturbar distintas áreas com intensidades dispare, criando manchas de habitats que permitiriam a ocorrência de diferentes espécies e mantendo uma alta substituição de espécies, e conseqüentemente aumentando a diversidade beta (Bloor & Pottier, 2014; Oldén & Halme, 2016).

Os efeitos isolados e interativos da complexidade na superfície de substratos, dos *grazers* e de mesohabitats sobre comunidades de diatomáceas podem ser melhor compreendidos ao avaliarmos separadamente as respostas dos diferentes grupos funcionais de diatomáceas. Devido à ampla diversificação das diatomáceas (Medlin, 2016), os padrões de distribuições das espécies podem ocorrer de maneira irregular nos ambientes, de forma que a utilização de grupo funcionais auxilia no caráter comparativo entre os ambientes (Lange et al., 2011). Os grupos funcionais para diatomáceas foram definidos por Passy (2007) e modificado por Rimet & Bouchez (2012), sendo eles, *low-profile*, *high-profile*, *motile* e *planktic*. O grupo



*low-profile* é composto por espécies com forma de crescimento prostrada e adesão adnata aos substratos, sendo adaptadas a altas velocidades de corrente e baixa disponibilidade de nutrientes e luz e também mais resistentes à remoção do substrato (Luttenton, Vansteenburg & Rada, 1986; Katoh, 1992). *High-profile* contém espécies pedunculadas, coloniais e que apresentam maior tamanho corporal e por isso são menos resistentes a distúrbios físicos e à herbivoria (Passy, 2007), sendo adaptadas a ambientes com velocidade de corrente reduzida e maior disponibilidade de recursos. Espécies do grupo *motile*, por não estarem aderidas ao substrato propriamente dito, conseguem se locomover no biofilme (Passy, 2007). E por fim, o grupo denominado *planktic* é composto por espécies caracteristicamente planctônicas que ocorrem ocasionalmente envoltas na matriz perifítica, sendo extremamente sensíveis as perturbações (Rimet & Bouchez, 2012).

Neste estudo, utilizamos uma abordagem experimental *in situ* para avaliar os efeitos do tipo de mesohabitat, exclusão de peixes *grazers* e complexidade de substrato sobre a composição taxonômica e funcional da comunidade de diatomáceas perifíticas em um ambiente lótico. Testamos quatro hipóteses: (I) a rugosidade do substrato será responsável pela manutenção da riqueza de espécies quando há a presença de *grazers*, mas na ausência destes não haverá diferença na riqueza de espécies entre substratos rugosos e lisos, particularmente em remansos devido à menor velocidade de corrente; (II) os grupos funcionais responderão de maneiras distintas à presença dos *grazers*, sendo que o grupo *low-profile* apresentará maior abundância e riqueza de espécies com a presença dos *grazers*, enquanto os grupos *motile* e *high-profile* terão maior riqueza de espécies e abundância na ausência dos *grazers*; (III) a variação na composição de espécies de diatomáceas perifíticas e a relação com o efeito do pastejo dos *grazers* será mediada pela complexidade do substrato e pelo tipo de mesohabitat, e por fim, (IV) a presença de *grazers* e a ocorrência de substratos rugosos aumentarão a diversidade beta das comunidades de diatomáceas perifíticas.

## 2 MATERIAL E MÉTODOS

### 2.1 Área de estudo

Realizamos o experimento no Rio do Marco (28° 36'S; 49°51'O), pertencente à área de drenagem do Rio Pelotas, Campos de Cima da Serra, região sul do Brasil. A região é caracterizada pelo clima subtropical de altitude (Cfb), altitude elevada (1100 m), temperatura média entre 12–18°C e precipitação pluviométrica entre 1400–2200 mm ao longo do ano (Behling, 2002). A vegetação é configurada por campos de grande extensão e bosques de

*Araucaria angustifolia* Kuntz e turfeiras (Boldrini, 2009). O rio em que o experimento foi realizado é classificado como um riacho de 4º ordem Strahler, apresenta o leito pedregoso com rochas e pedras basálticas e vegetação ciliar de campo nativo. A velocidade de corrente nos remansos variou de 0 a 7 cm.s<sup>-1</sup> e apresentou em média 3,7 cm.s<sup>-1</sup>; em contrapartida, nas corredeiras a velocidade de corrente apresentou média de 25,6 cm.s<sup>-1</sup> e variou de 18 a 35 cm.s<sup>-1</sup>. A fauna ictiológica é representada por organismos das classes Characidae, Curimatidae, Ciclidae, Anablepidae, Poeciliidae, Trichomycteriidae e Loricariidae (Winckler-Sosinski, Schwarzbold & Schulz, 2009), sendo que os loricarídeos são os mais representativos na bacia hidrográfica. As espécies *Eurycheilichthys pantherinus* Reis & Schaefer e *Pareiorhaphis hystrix* Pereira & Reis da família Loricariidae e *Steindachnerina biornata* Braga & Azpelicueta Curimatidae são abundantes no Rio do Marco (Cavalheiro & Fialho, 2020).

## 2.2 Desenho experimental

Executamos um experimento *in situ* com três fatores em escala hierárquica, em que o primeiro nível foi constituído pelos tipos de mesohabitat, remanso e corredeira (5 réplicas), o segundo nível pela presença e ausência de *grazers* (10 réplicas) e o terceiro nível pelos tipos de complexidade de substratos, rugosos e lisos (20 réplicas) (Figura 1). O experimento ao todo conta com 40 unidades experimentais: 2 mesohabitats × 2 efeitos *grazers* × 2 tipos de substrato × 5 locais. Seleccionamos aleatoriamente 5 corredeiras e 5 remansos ao longo do riacho. Em cada local, colocamos dois blocos de basalto de 50 × 50 × 8 cm, com distância de aproximadamente 50 cm entre eles; um destes blocos recebeu o tratamento de exclusão elétrica de *grazers* e o outro bloco foi considerado o controle, ou seja, o tratamento com presença de *grazers*. Em cada bloco de basalto foram colados substratos de acrílico, rugosos e lisos, de 5 × 5 cm cada. Os substratos rugosos se caracterizavam por apresentar nove fendas longitudinais de 1 mm de largura e 1 mm de profundidade. Para a colonização das algas perifíticas os vinte blocos foram colocados no riacho no final de setembro de 2010 e ficaram sob monitoramento durante 45 dias. Durante esse período, mantivemos as instalações para a exclusão dos peixes desligadas. O experimento iniciou no dia 1 de novembro de 2010 com a conexão das cercas elétricas dos blocos de basalto aos eletrificadores de forma aleatória em um dos blocos de basalto de cada par em cada um dos 10 locais. A amostragem foi executada no dia 8 de novembro de 2010. A duração do experimento teve como base outros estudos com distúrbios na comunidade perifítica em um curto período de tempo, como Flecker (1996) e Opsahl, Wellnitz & Poff (2003).

### 2.2.1 Exclusão dos peixes

Para a exclusão dos *grazers*, utilizamos cercas elétricas via pulso elétrico, análogo ao estudo de Landeiro, Hamada & Melo (2008). O pulso era gerado por um eletrificador (Shock 8 Lite; JFL Equipamentos Eletrônicos Ind. Com. Ltda, Santa Rita do Sapucaí, Minas Gerais, Brasil) de 8.000 V por segundo, 1,8 J e corrente máxima de 1,6 A. Para cada um dos dez blocos de basalto do tratamento de exclusão foi colocado um eletrificador conectado a uma bateria de carro de 12 V. Devido à baixa intensidade dos pulsos elétricos, a instalação só foi capaz de excluir organismos maiores que 1 cm, logo macroinvertebrados não foram excluídos dos tratamentos. Detalhes sobre a instalação das cercas elétricas nos blocos de basalto e sobre o monitoramento da eficácia da exclusão de *grazers* podem ser obtidos em Schneck et al. (2013).

### 2.3 Diatomáceas

Coletamos dois substratos lisos e dois substratos rugosos de 25 cm<sup>2</sup> cada por bloco de basalto, totalizando uma área de 50 cm<sup>2</sup> por tipo de substrato. Raspamos o material biológico com escova de cerdas flexíveis e preservamos com formalina 4%. Para identificação e quantificação de diatomáceas em lâminas permanentes, oxidamos as amostras de perifíton de acordo com método proposto por Simonsen (1974) e utilizamos Naphrax® como resina para a montagem das lâminas permanentes. Quantificamos as diatomáceas em microscópio óptico Zeiss Primo Star, com aumento de 1000× e contabilizamos 500 valvas de diatomáceas por amostra (Pappas & Stoermer, 1996). Enquadramos as espécies de acordo com o sistema proposto por Round et al. (1990) e identificamos as algas com o menor nível taxonômico possível, comumente espécie, com bibliografias especializadas, como Metzeltin, Lange-Bertalot & García-Rodríguez (2005), Metzeltin & Lange-Bertalot (2007) e Lange-Bertalot (2011). As diatomáceas foram incluídas nos grupos funcionais definidos por Passy (2007) e modificado por Rimet & Bouchez (2012), sendo eles, *low-profile*, *high-profile*, *motile* e *planktic*.

### 2.4 Análise de dados

Realizamos Análises de Variância (ANOVAs) com design hierárquico a fim de verificar a existência de diferenças na riqueza total de diatomáceas e na riqueza e abundância dos grupos funcionais (*low-profile*, *motile*, *high-profile*) entre os oito tratamentos e os prováveis efeitos isolados e interação entre variáveis. Consideramos as dez localidades (5 corredeiras e 5

remansos) como bloco da análise, os tipos de mesohabitat foram considerados os efeitos principais (*main-plot*) do modelo, o efeito dos *grazers* foi considerado o *sub-plot*, e a complexidade do substrato foi considerado o *sub-sub-plot* do modelo. Aplicamos a transformação de logaritmo para os valores de riqueza e abundância, para que os resíduos das análises atendessem aos pressupostos requeridos de homogeneidade e normalidade.

Utilizamos Análise Multivariada Permutacional de Variância (PERMANOVA, Anderson, 2001) com 999 permutações para testar diferenças na composição de espécies entre os tratamentos para o conjunto de dados total e separadamente para cada grupo funcional de diatomáceas (*low-profile*, *motile*, *high-profile*). Usamos o design aninhado em nossas PERMANOVAs conforme Anderson (2017), considerando as dez localidades como o *strata* do modelo. Realizamos as PERMANOVAs utilizando dois índices de dissimilaridade, Bray-Curtis para dados de abundância transformados em  $\log(x+1)$  e Sørensen para dados de presença e ausência (Legendre & Legendre, 1998).

Para o cálculo da diversidade beta empregamos a abordagem proposta por Legendre & De Cáceres (2013), que calcula a contribuição local para a diversidade beta (*local contribution to beta diversity*; LCBD). Os valores de LCBD variam de 0 a 1, sendo que os valores mais próximos de 1 representam os locais (aqui, as unidades experimentais) que mais contribuem para a diversidade beta total. O LCBD foi calculado para os dados de presença e ausência (índice de Sørensen) e para os dados de abundância (índice de Bray-Curtis) (Legendre & Legendre, 1998). Para avaliar os prováveis efeitos separados e interação entre tratamentos sobre os valores de LCBD, realizamos Análises de Variância com design hierárquico.

Realizamos as análises apenas com os grupos funcionais *low-profile*, *motile*, e *high-profile* devido à baixa representatividade do grupo *planktic* na comunidade de diatomáceas. Efetuamos todas as análises no software R (R Core Team, 2019) utilizando funções do pacote *vegan* (Oksanen et al., 2019) e *adespatial* (Dray et al., 2018), e para construções dos gráficos, usamos o pacote *ggplot2* (Wickham et al., 2016).

### 3 RESULTADOS

Encontramos 100 táxons de diatomáceas, incluindo 13 *low-profile*, 41 *motile*, 44 *high-profile* e 2 *planktic*. Os gêneros com maior número de espécies registradas foram *Eunotia* (17), *Gomphonema* (11), *Pinnularia* (9), *Encyonema* (8) e *Nitzschia* (5). As espécies mais abundantes foram *Cocconeis placentula* Ehrenberg, *Gomphonema parvulum* Kützing, complexo *Achnantheidium minutissimum* (Kützing) Czarnecki e *Eunotia incisa* Gregory. Das

100 espécies registradas, 31 foram exclusivas de habitats de remanso, enquanto nos locais de corredeiras esse número foi reduzido para 19 espécies (lista de espécies presente na Tabela S1). O menor valor de riqueza obtido, 16 espécies, foi registrado no tratamento com substrato liso, com a presença de *grazers* e localizado no remanso. Por outro lado, o maior valor de riqueza, 26 espécies, foi apontado na corredeira, com a presença de *grazers* e em substratos rugosos.

Nenhuma interação entre tratamentos foi importante para a riqueza de espécies total e tampouco para os grupos funcionais separadamente (Tabela 1; Figura S1 e S2). Somente a complexidade de substrato explicou a diferença na riqueza de espécies tanto para a comunidade total (Tabela 1, Fig. 2a) como para os três grupos funcionais de diatomáceas (Tabela 1, Fig. 2b–d). A abundância de espécies *low-profile* foi dependente da interação entre mesohabitats e complexidade de substratos (Tabela 2), sendo semelhante entre substratos rugosos e lisos nos remansos, mas maior em substratos rugosos que em substratos lisos nas corredeiras (Fig. 3a). Entretanto para os grupos funcionais *motile* e *high-profile* não ocorreram interações significativas nas abundâncias entre os tratamentos (Tabela 2). A abundância do grupo *motile* foi maior em remansos do que em corredeiras e duas vezes maior nos substratos rugosos comparados aos substratos lisos nos remansos (Tabela 2, Fig. 3b). Já a abundância das espécies *high-profile* diferiu somente entre mesohabitats, sendo maior nas corredeiras que nos remansos (Tabela 2, Fig. 3c).

A composição de espécies se alterou em resposta aos três fatores manipulados para o conjunto de dados total e para os grupos funcionais *low-profile* e *high-profile* quando foi utilizado o índice de Bray-Curtis (Tabela 3). Houve interação significativa entre os três fatores (tipos de mesohabitats, efeito de *grazers* e complexidade de substratos) sobre a estrutura da comunidade total (Tabela 3, Fig. 4) e para os grupos funcionais *low-profile* e *high-profile* (Tabela 3, Figura S4). Os organismos que mais contribuíram para diferenças composicionais de abundância entre os tratamentos foram as espécies *low-profile* *A. minutissimum* e *C. placentula* (Figura 5a, b), as diatomáceas *high-profile* *G. parvulum*, *Fragilaria capucina* Desmazières, *E. incisa* e *Navicula cryptocephala* Kützinger (Figura 5c–f), além das espécies exclusivas de cada tratamento (Tabela S1). Já a composição de espécies utilizando dados de presença-ausência (índice de Sørensen) apresentou resposta semelhante aos dados de abundância somente para a comunidade total, com interação significativa entre os três fatores (Tabela 3; Figura S3). Ao considerar os grupos funcionais, o grupo *high-profile* apresentou interação significativa entre os tipos de mesohabitat e controle dos *grazers* (Tabela 3; Figura S4). Já os grupos *low-profile* e *motile* não apresentaram nenhuma diferença significativa na composição de espécies para dados de presença-ausência (Tabela 3; Figura S5).

A contribuição local para a diversidade beta (LCBD) variou entre 0,002 e 0,104 para dados de abundância e entre 0,011 e 0,050 para dados de presença-ausência (Tabela S2). O LCBD foi dependente da interação entre mesohabitats e complexidade de substratos quando utilizamos o índice de Bray-Curtis (Tabela 4), sendo similar entre os tipos de complexidade de substrato nos remansos, mas com substratos lisos apresentando maior LCBD que substratos rugosos nas corredeiras (Fig. 6a). Já o LCBD utilizando o índice de Sørensen diferiu apenas entre os tipos do mesohabitats, sendo maior em corredeiras que em remansos (Tabela 4, Fig. 6b).

#### 4 DISCUSSÃO

Nossos resultados indicam que tipo de mesohabitat, *grazers* e complexidade do substrato afetam de forma interativa ou isolada aos diferentes atributos das comunidades de diatomáceas, porém em alguns casos de maneira díspar às nossas hipóteses. Nossa primeira hipótese não foi corroborada, pois esperávamos observar maior riqueza de espécies em substratos rugosos que em lisos apenas na presença de *grazers*, o que demonstraria que as fendas protegem as diatomáceas da remoção por *grazers*. Para organismos de baixa mobilidade como as algas perifíticas, é esperado que as fendas dos substratos rugosos atuem como refúgio contra distúrbios físicos e herbivoria de *grazers* (Bergey, 1999; Bergey & Weaver, 2004). Entretanto, estudo prévio de Schneck & Melo (2012) evidenciou que substratos rugosos não protegem algas perifíticas contra distúrbios hidrológicos. Ainda, nossos resultados ressaltam que a rugosidade do substrato não opera como refúgio para as algas contra a herbivoria de grandes *grazers*. Porém, os resultados demonstram claramente a importância do substrato rugoso na manutenção da riqueza de espécies, independentemente da presença ou ausência de peixes *grazers* e em ambos mesohabitats. Duas prováveis causas para este resultado podem ser elencadas. Primeiro, que variáveis como velocidade de corrente, luminosidade e concentração de matéria orgânica podem variar na escala de microhabitat (0,1 m) (Allan, 1995) e ainda, microrganismos respondem à heterogeneidade ambiental em escalas consideravelmente menores que os organismos macroscópicos (Azovsky, 2002), portanto, as fendas dos substratos rugosos são importantes microhabitats que permitem a coexistência de espécies e que devem operar como refúgios em microescala. Segundo a exclusão elétrica não inibiu a presença de invertebrados *grazers*, que colonizaram tanto substratos lisos como rugosos em tratamentos com e sem exclusão elétrica. Desta forma, a maior riqueza de espécies em substratos rugosos poderia refletir a proteção proporcionada pelas fendas contra a herbivoria por invertebrados

*grazers*. Um estudo prévio conduzido no mesmo ambiente e usando o mesmo tipo de substratos rugosos deste trabalho, mas sem aplicar tratamentos que simulem distúrbios hidrológicos ou herbivoria por *grazers*, retratou que a rugosidade do substrato é considerada um fator relevante para a manutenção da riqueza e na determinação da composição de espécies de algas perifíticas (Schneck et al., 2011). Nossos resultados indicam que independente dos efeitos da força da interação que exista entre *grazers* e mesohabitats sobre a estruturação de comunidades de diatomáceas perifíticas, a complexidade na microescala da rugosidade na superfície de substratos é um fator-chave na regulação da riqueza de espécies de diatomáceas perifíticas.

Diferente do observado para a riqueza de espécies, as abundâncias dos três grupos funcionais (*low-profile*, *motile*, *high-profile*) responderam de forma díspar em relação aos três fatores expostos no experimento. Para o grupo das algas *low-profile* (e.g. *A. minutissimum*, *C. placentula*, *B. brebissonii* R. Ross) foi observada uma interação entre o tipo de mesohabitat e a rugosidade do substrato, refletindo que as características de adesão adnata e a forma de crescimento prostrada ao substrato conjuntamente com a presença de fendas para proteção contribuem para que os organismos suportem as altas velocidades de corrente encontradas nos trechos de corredeiras e os possíveis distúrbios físicos de ambos os locais (Passy, 2007). Ainda, os espaços entre as fendas presentes nos substratos rugosos, auxiliam espécies deste caráter a se tornarem dominantes na comunidade (Bergey, 2005; Schneck et al., 2011). Além disso, as respostas contrastantes dos grupos *motile* e *high-profile* sobre os efeitos dos fatores mensurados traduzem como espécies contidas no grupo *motile* (e.g. *Craticula ambigua* (Ehrenberg) Mann, *Navicula angusta* Grunow e *Pinnularia borealis* Ehrenberg) estão sujeitas aos efeitos de perturbações físicas (Berthon, Bouchez & Rimet, 2011; Passy, 2007). A abundância das algas do grupo *motile* foi superior no substrato rugoso, o que pode ser explicado pelo fato dessas algas não apresentarem estrutura de fixação e habitarem o sedimento (Lowe, 2003; Passy, 2007), e devido a isso se beneficiarem da ocorrência de fendas, com maior acúmulo de sedimento (Schneck et al., 2011; Schneck et al., 2013). Ainda, as maiores abundância dos grupos *motile* e *low-profile* nas áreas de remanso devem estar relacionadas ao fato desses mesohabitats terem um fluxo com velocidade de corrente mais baixa e sedimentos mais finos que abrigam uma flora algal específica de espécies sensíveis à perturbação do fluxo, mas resistentes ao soterramento, como é o caso de espécies móveis (Passy & Blanchet, 2007) e de espécies adaptadas à baixa luminosidade, como as espécies que vivem no perfil inferior do biofilme, caso do grupo *low-profile* (Lange et al., 2011). Em contrapartida, mesmo que as espécies do grupo *high-profile* (e.g. *Encyonema minutum* (Hilse) D. G. Mann, *Eunotia bidens* Ehrenberg e *Gomphonema parvulum*) sejam melhores adaptadas à velocidade de corrente

reduzida (Passy, 2007), este grupo algal apresentou alta abundância em corredeiras. Uma possível explicação para este resultado é a elevada abundância do gênero *Gomphonema*, caracterizado pela presença de pedúnculos fortemente fixados aos substratos (Round et al., 1990), tornando as espécies resistentes a fluxos elevados de velocidade de corrente. Ainda, outro gênero abundante foi *Eunotia*, cujas espécies compõem uma gama de tipos de formas de vida, como hastes mucilaginosas, colônias longas com várias formas ou podem viver isoladamente (Furey, 2011), de maneira que a plasticidade das espécies do grupo também pode ter auxiliado na permanência em locais com velocidade de corrente alta. Cabe mencionar que apesar da interação entre mesohabitat e substrato não ser estatisticamente significativa para explicar a abundância do grupo *high-profile*, é clara a relação observada (ver Fig. 3c), sendo que esse grupo algal foi registrado em maior abundância nos substratos lisos que nos rugosos nos trechos de corredeira, enquanto em remansos a abundância foi semelhante nos dois tipos de substratos. Estas diferenças de abundância podem estar relacionadas com a competição por espaço com espécies *low-profile* em corredeiras. Sabe-se que as espécies do grupo *low-profile* conseguem se reproduzir em altas taxas e colonizar rapidamente os substratos, impossibilitando a colonização de outras espécies (Goldsborough & Robinson, 1986). Porém, as respostas do grupo *high-profile* em função da rugosidade do substrato parecem depender de outros fatores não avaliados, pois estudos anteriores mostraram tanto um aumento da abundância de organismos em substratos rugosos (Schneck et al., 2011) como uma redução (Schneck & Melo, 2012) em relação a substratos lisos.

A presença de *grazers* não teve influência clara sobre a riqueza de espécies e abundância dos grupos funcionais de diatomáceas, rejeitando nossa segunda hipótese. Este resultado poderia indicar que a exclusão elétrica de *grazers* não funcionou. Todavia, estamos seguros da eficácia do desempenho da exclusão elétrica, uma vez que em estudo prévio com o mesmo experimento do nosso estudo foi observado que atributos como peso seco e clorofila-a diferiram significativamente entre os tratamentos controle e exclusão de *grazers* (Schneck et al., 2013). Os dois atributos exibiram valores superiores nos tratamentos sem *grazers*, indicando o acúmulo de matéria orgânica e inorgânica e demonstrando que a exclusão elétrica do experimento foi efetiva para a retirada de grandes *grazers* (Schneck et al., 2013). De fato, resultado semelhante ao nosso foi observado tanto por Lange et al. (2011) com uma abordagem experimental, quanto por Vilmi, Tolonen, Karjalainen & Heino (2017) com uma abordagem observacional. Em ambos os trabalhos o efeito da pressão dos *grazers* sobre os grupos funcionais de diatomáceas perifíticas mostrou ser um efeito fraco para mudanças composicionais da comunidade de diatomáceas.



A terceira hipótese, de que os efeitos dos *grazers* sobre a composição de espécies de diatomáceas fossem mediados pelas diferenças das características ambientais de remansos e corredeiras e pela rugosidade do substrato, foi corroborada. Isto porque a interação entre mesohabitat  $\times$  *grazers*  $\times$  substrato é significativa quando usado o índice de Bray-Curtis, com exceção do grupo *motile* que não respondeu a nenhum fator experimental. Porém, quando utilizado o índice de Sørensen as mudanças nos grupos funcionais em virtude dos tratamentos não são tão evidentes. Estes resultados distintos observados ao utilizar dados de abundância e de presença-ausência indicam que as diferenças de composição entre tratamentos são resultantes principalmente de mudanças na abundância das espécies e não na identidade das espécies. Remansos e corredeiras apresentam peculiaridades ambientais que alteram o comportamento dos *grazers*, como peixes (Flecker, 1997), que modificam os ambientes bentônicos ao forragear. A exclusão de *grazers* pode aumentar o acúmulo de sedimentos e biomassa perifítica (Flecker, 1996; Schneck et al., 2013), o que levaria a um maior sombreamento das algas perifíticas, remodelando a composição de espécies nas comunidades. Além disso, as diferenças composicionais entre os tratamentos ocorreram devido à alteração das abundâncias das espécies *A. minutissimum* e *C. placentula*. A redução da abundância de ambas as espécies nos substratos lisos nas corredeiras permitiu que outras diatomáceas, como *G. parvulum* e *F. capucina*, se tornassem abundantes (ver Fig. 5d–e).

Ao contrário do esperado, a presença de *grazers* não tem efeito positivo sobre a diversidade beta total. Isso pode estar relacionado ao pastoreio de *grazers* diminuir a diversidade de espécies de algas através da remoção da biomassa perifítica e do rompimento da matriz perifítica (Liess & Hillebrand, 2004; Liess & Kahlert, 2007), e ainda, por espécies menos suscetíveis a predação e alta taxa de colonização terem dominado a comunidade perifítica, assim, reduzindo a variabilidade da composição entre as comunidades. Entretanto, quaisquer resultados de medidas de diversidade beta devem ser interpretados com parcimônia (Socolar, Gilroy, Kunin & Edwards, 2016). Em nosso experimento, de maneira oposta ao esperado, os maiores valores de diversidade beta foram observados em alguns dos tratamentos considerados mais simplificados, em substratos lisos (menos complexos). Essa resposta pode estar relacionada com o fenômeno de heterogeneização biótica, ou seja, divergência na composição de espécies entre as comunidades (aumento da diversidade beta) ao longo do espaço e do tempo (Laurance et al., 2007; Socolar et al., 2016), devido às comunidades sofrerem perturbações com frequências e níveis de intensidade diferentes combinadas com a heterogeneidade ambiental (Sfair, Arroyo-Rodríguez, Santos & Tabarelli, 2016; Catano, Dickson & Myers, 2017). Contudo, no decorrer do tempo e com a sequência de perturbações, que leva à

simplificação dos habitats e perda de espécies, ocorre homogeneização biótica (Socolar et al., 2016), ou seja, o aumento da similaridade na composição de espécies entre as comunidades (Olden & Rooney, 2006). Além disso, esse resultado reforça que de fato a simplificação de habitats, mesmo em microescala, tem um impacto na composição de espécies, assim como já foi demonstrado por Petsch et al. (2017). O maior LCBD indica que as comunidades presentes nos substratos lisos têm uma composição de espécies díspar em relação às comunidades presentes nos substratos rugosos, que no contexto do nosso estudo poderia ser considerado um “controle” que simula a complexidade de substratos rochosos naturais em riachos. Ainda, os maiores valores de LCBD em corredeiras evidenciam a importância destes mesohabitats para a manutenção da diversidade beta em riachos (Costa & Melo, 2008; Lampert, Dala-Corte, Schultz, Artioli & Fialho, 2018). Corredeiras são ambientes mais vulneráveis a impactos devido ao fato de apresentarem uma inclinação íngreme, o que influencia nos processos de descarga de sedimentos e complexidade de substrato (Dala-Corte, Becker & Melo, 2017).

Nossos resultados demonstram que a interação entre tipo de mesohabitat, complexidade de substratos e, em menor grau, presença de *grazers*, é de suma importância para a organização de comunidades de diatomáceas perifíticas e o consequente funcionamento dos processos biológicos em riachos. Ainda que sutil, as atividades dos *grazers* sobre os produtores primários em riachos não sombreados é sobremaneira considerável para a manutenção da variabilidade das espécies de diatomáceas perifíticas. Ainda, reforçamos como a simplificação de habitat, mesmo em microescala de rugosidade de substrato, pode influenciar a organização das comunidades, e conseqüentemente a diversidade de espécies dos organismos que asseguram processos biológicos chave nos ambientes lóticos. Portanto, compreender como os efeitos da simplificação dos habitats pode ter implicações importantes para o entendimento da organização das comunidades em escalas locais e interações biológicas.

## **AGRADECIMENTOS**

Agradecemos a Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa concedida a MGJ – código de financiamento 001. Parte do estudo foi financiado pelo Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq; projeto 302482/2008-3 concedido a Adriano Sanches Melo).

## **REFERÊNCIAS**

Allan, J. D. (1995). Stream Ecology. London, Chapman and Hall.

- Anderson, M. J. (2001). A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology*, 26 (1), 32–46.
- Anderson, M. J. (2017). Permutational multivariate analysis of variance (PERMANOVA). *Wiley Statsref: Statistics reference online*, 1–15.
- Anderson, M. J., Crist, T. O., Chase, J. M., Vellend, M., Inouye, B. D., Freestone, A. L., ... Harrison, S. P. (2011). Navigating the multiple meanings of  $\beta$  diversity: a roadmap for the practicing ecologist. *Ecology Letters*, 14 (1), 19–28.
- Azovsky, A. I. (2002). Size-dependent species-area relationships in benthos: is the world more diverse for microbes?. *Ecography*, 25 (3), 273–282.
- Behling, H. (2002). South and southeast Brazilian grasslands during Late Quaternary times: a synthesis. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 177 (1), 19–27.
- Beisel, J. N., Usseglio-Polatera, P., & Moreteau, J. C. (2000). The spatial heterogeneity of a river bottom: a key factor determining macroinvertebrate communities. *Hydrobiologia*, 422 (423), 163–171.
- Bergey, E. A. (1999). Crevices as refugia for stream diatoms: effect of crevice size on abraded substrates. *Limnology and Oceanography*, 44 (6), 1522–1529.
- Bergey, E. A. (2005). How protective are refuges? Quantifying algal protection in rock crevices. *Freshwater Biology*, 50 (7), 1163–1177.
- Bergey, E. A., & Weaver, J. E. (2004). The influence of crevice size on the protection of epilithic algae from grazers. *Freshwater Biology*, 49 (8), 1014–1025.
- Bergey, E. A., Cooper, J. T., & Phillips, B. C. (2010). Substrate characteristics affect colonization by the bloom-forming diatom *Didymosphenia geminata*. *Aquatic Ecology*, 44 (1), 33–40.
- Bergey, E. A., & Cooper, J. T. (2015). Shifting effects of rock roughness across a benthic food web. *Hydrobiologia*, 760 (1), 69–79.

Berthon, V., Bouchez, A., & Rimet, F. (2011). Using diatom life-forms and ecological guilds to assess organic pollution and trophic level in rivers: a case study of rivers in south-eastern France. *Hydrobiologia*, 673 (1), 259–271.

Biggs, B. J. F., (1996). Patterns in benthic algae of streams. In: *Algal Ecology: Freshwater Benthic Ecosystems* (2 eds.) San Diego, Elsevier.

Bloor, J. M., & Pottier, J. (2014). Grazing and spatial heterogeneity: implications for grassland structure and function. In: *Grassland biodiversity and conservation in a changing world*. Nova, Hauppauge.

Boldrini, I. I. (2009). A flora dos campos do Rio Grande do Sul. In: *Campos sulinos: conservação e uso sustentável da biodiversidade*. Brasília, Editora Brasília.

Catano, C. P., Dickson, T. L., & Myers, J. A. (2017). Dispersal and neutral sampling mediate contingent effects of disturbance on plant beta-diversity: a meta-analysis. *Ecology Letters*, 20 (3), 347–356.

Cavalheiro, L. W., & Fialho, C. B. (2020). Composição da comunidade de peixes e padrões de distribuição de espécies em riachos Neotropiacais. *Biota Neotropica*, 20 (1), e20190828.

Chase, J. M., Wilson, W. G., & Richards, S. A. (2001). Foraging trade-offs and resource patchiness: theory and experiments with a freshwater snail community. *Ecology Letters*, 4 (4), 304–312.

Costa, S. S., & Melo, A. S. (2008). Beta diversity in stream macroinvertebrate assemblages: among-site and among-microhabitat components. *Hydrobiologia*, 598 (1), 131–138.

Dala-Corte, R. B., Becker, F. G., & Melo, A. S. (2017). The importance of metacommunity processes for long-term turnover of riffle-dwelling fish assemblages depends on spatial position within a dendritic network. *Canadian journal of fisheries and aquatic sciences*, 74 (1), 101–115.

DeNicola, D. M. (1996). Periphyton responses to temperature at different ecological levels. In: *Algal Ecology: Freshwater benthic ecosystems* (2 eds.) San Diego, Elsevier.

Dray, S., Blanchet, G., Borcard, D., Guenard, G., Jombart, T., Larocque, G., ... & Dray, M. S. (2018). Package 'adespatial'.

Duffy, J. E., 2002. Biodiversity and ecosystem function: the consumer connection. *Oikos*, 99 (2), 201–219.

Feminella, J. W., & Hawkins, C. P. (1995). Interactions between stream herbivores and periphyton: a quantitative analysis of past experiments. *Journal of the North American Benthological Society*, 14 (4), 465–509.

Flecker, A. S. (1996). Ecosystem engineering by a dominant detritivore in a diverse tropical stream. *Ecology*, 77 (6), 1845–1854.

Flecker, A. S. (1997). Habitat modification by tropical fishes: environmental heterogeneity and the variability of interaction strength. *Journal of the North American Benthological Society*, 16 (1), 286–295.

Furey, P. C., Lowe, R. L., & Johansen, J. R. (2011). *Eunotia Ehrenberg (Bacillariophyta) of the Great Smoky Mountains National Park*. EUA, Bibliotheca Diatomologica.

Goldsborough, L. G., & Robinson, G. G. C. (1986). Changes in periphytic algal community structure as a consequence of short herbicide exposures. *Hydrobiologia*, 139 (2), 177–192.

Hill, W. R., & Fanta, S. E. (2008). Phosphorus and light colimit periphyton growth at subsaturating irradiances. *Freshwater Biology*, 53 (2), 215–225.

Jones, G. C., Lawton J. H., & Schakak, M. 1994. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos*, 69, 373–386.

Katano, I., & Doi, H. (2019). Effects of stream grazers with different functional traits on the spatial heterogeneity of periphyton mats. *PeerJ*, 7, e6747.

Katoh, K. (1992). Correlation between cell density and dominant growth form of epilithic diatom assemblages. *Diatom Research*, 7 (1), 77–86.

- Keck, F., Franc, A., & Kahlert, M. (2018). Disentangling the processes driving the biogeography of freshwater diatoms: A multiscale approach. *Journal of Biogeography*, 45 (7), 1582–1592
- Lampert, V. R., Dala-Corte, R. B., Artioli, L. G. S., & Fialho, C. B. (2018). Do riffle and pool fish assemblages respond differently to longitudinal position along a subtropical stream network?. *Fundamental and Applied Limnology/Archiv für Hydrobiologie*, 192 (2), 115–128.
- Landeiro, V. L., Hamada, N., & Melo, A. S. (2008). Responses of aquatic invertebrate assemblages and leaf breakdown to macroconsumer exclusion in Amazonian. *Fundamental and Applied Limnology/Archiv für Hydrobiologie*, 172 (1), 49–58.
- Lange, K., Liess, A., Piggott, J. J., Townsend, C. R., & Matthaei, C. D. (2011). Light, nutrients and grazing interact to determine stream diatom community composition and functional group structure. *Freshwater Biology*, 56 (2), 264–278.
- Lange-Bertalot, H., Bąk, M. & Witkowski, A. (2011). Eunotia and some related genera. Koeltz Scientific Books, Koenigstein.
- Laurance, W. F., Nascimento, H. E., Laurance, S. G., Andrade, A., Ewers, R. M., Harms, K. E., ... & Ribeiro, J. E. (2007). Habitat fragmentation, variable edge effects, and the landscape-divergence hypothesis. *PLoS one*, 2 (10).
- Legendre, P., & De Cáceres, M. (2013). Beta diversity as the variance of community data: dissimilarity coefficients and partitioning. *Ecology Letters*, 16 (8), 951–963.
- Legendre, P., & Legendre, L. (1998). Numerical Ecology. Amsterdam, Elsevier.
- Liess, A., & Hillebrand, H. (2004). Invited review: direct and indirect effects in herbivore–periphyton interactions. *Archiv für Hydrobiologie*, 159 (4), 433–453.
- Liess, A., & Kahlert, M. (2007). Gastropod grazers and nutrients, but not light, interact in determining periphytic algal diversity. *Oecologia*, 152 (1), 101–111.
- Liess, A., Lange, K., Schulz, F., Piggott, J. J., Matthaei, C. D., & Townsend, C. R. (2009). Light, nutrients and grazing interact to determine diatom species richness via changes to productivity, nutrient state and grazer activity. *Journal of Ecology*, 97 (2), 326–336.

- Lowe, R. L., & Pan, Y. (1996). Benthic algal communities as biological monitors. In: *Algal Ecology: Freshwater benthic ecosystems* (2 eds.). San Diego, Elsevier
- Lowe, R. L. (2003). Keeled and canalled raphid diatoms. *Freshwater algae of North America: ecology and classification*. San Diego, Elsevier.
- Luttenton, M. L., Vansteenburg, J. B., & Rada, R. G. (1986). Phycoperiphyton in selected reaches of the Upper Mississippi River: community composition, architecture, and productivity. *Hydrobiologia*, 136 (1), 31–45.
- Mallory, M. A., & Richardson, J. S. (2005). Complex interactions of light, nutrients and consumer density in a stream periphyton–grazer (tailed frog tadpoles) system. *Journal of Animal Ecology*, 74 (6), 1020–1028.
- Medlin, L. K. (2016). Evolution of the diatoms: major steps in their evolution and a review of the supporting molecular and morphological evidence. *Phycologia*, 55 (1), 79–103.
- Metzeltin, D. & Lange-Bertalot, H. (2007). Tropical diatoms of South America II. Special remarks on biogeography disjunction. In: *Iconographia Diatomologica. Annotated Diatom Micrographs. Diversity-Taxonomy-Biogeography*. A.R.G. Gantner Verlag K.G., Ruggell.
- Metzeltin, D., Lange-Bertalot, H. & García-Rodríguez, F. 2005. Diatoms of Uruguay. Compared with other taxa from South America and elsewhere. In: *Iconographia Diatomologica. Annotated Diatom Micrographs. Taxonomy Biogeography Diversity*. A.R.G. Gantner Verlag K.G., Ruggell.
- Moore, J. W. (2006). Animal ecosystem engineers in streams. *BioScience*, 56 (3), 237–246.
- Moulton, T. P., Souza, M. L., Silveira, R. M., Krsulović, F. A., Silveira, M. P., de Assis, J. C., & Francischetti, C. N. (2010). Patterns of periphyton are determined by cascading trophic relationships in two neotropical streams. *Marine and Freshwater Research*, 61 (1), 57–64.
- Oksanen, F., Blanchet, G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlenn, D., Minchin, P., ... Wagner, H. (2019). *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.4-6. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>.

- Olden, J. D., & Rooney, T. P. (2006). On defining and quantifying biotic homogenization. *Global Ecology and Biogeography*, 15 (2), 113–120.
- Opsahl, R. W., Wellnitz, T., & Poff, N. L. (2003). Current velocity and invertebrate grazing regulate stream algae: results of an in situ electrical exclusion. *Hydrobiologia*, 499 (1–3), 135–145.
- Ortega, J. C., Thomaz, S. M., & Bini, L. M. (2018). Experiments reveal that environmental heterogeneity increases species richness, but they are rarely designed to detect the underlying mechanisms. *Oecologia*, 188 (1), 11–22.
- Pappas, J. L., & Stoermer, E. F. (1996). Quantitative method for determining a representative algal sample count. *Journal of Phycology*, 32 (4), 693–696.
- Passy, S. I. (2007). Diatom ecological guilds display distinct and predictable behavior along nutrient and disturbance gradients in running waters. *Aquatic Botany*, 86 (2), 171–178.
- Passy, S. I., & Blanchet, F. G. (2007). Algal communities in human-impacted stream ecosystems suffer beta-diversity decline. *Diversity and Distributions*, 13 (6), 670–679.
- Petsch, D. K., Schneck, F., & Melo, A. S. (2017). Substratum simplification reduces beta diversity of stream algal communities. *Freshwater Biology*, 62 (1), 205–213.
- R Core Team (2019). R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. Disponível a partir de <http://www.R-project.org>.
- Rimet, F., & Bouchez, A. (2012). Life-forms, cell-sizes and ecological guilds of diatoms in European rivers. *Knowledge and management of Aquatic Ecosystems*, (406), 01.
- Round, F. E., Crawford, R. M., & Mann, D. G. (1990). Diatoms: biology and morphology of the genera. Cambridge, Cambridge University Press.
- Schneck, F., & Melo, A. S. (2012). Hydrological disturbance overrides the effect of substratum roughness on the resistance and resilience of stream benthic algae. *Freshwater Biology*, 57 (8), 1678–1688.



Schneck, F., Schwarzbald, A., & Melo, A. S. (2011). Substrate roughness affects stream benthic algal diversity, assemblage composition, and nestedness. *Journal of the North American Benthological Society*, 30(4), 1049–1056.

Schneck, F., Schwarzbald, A., & Melo, A. S. (2013). Substrate roughness, fish grazers, and mesohabitat type interact to determine algal biomass and sediment accrual in a high-altitude subtropical stream. *Hydrobiologia*, 711 (1), 165–173.

Sfair, J. C., Arroyo-Rodríguez, V., Santos, B. A., & Tabarelli, M. (2016). Taxonomic and functional divergence of tree assemblages in a fragmented tropical forest. *Ecological Applications*, 26 (6), 1816–1826.

Silva, D. R., Ligeiro, R., Hughes, R. M., & Callisto, M. (2014). Visually determined stream mesohabitats influence benthic macroinvertebrate assessments in headwater streams. *Environmental monitoring and assessment*, 186 (9), 5479–5488.

Simonsen, R. (1974) The diatom plankton of the Indian Ocean Expedition of R/V Meteor 1964-1965. “*Meteor*” *Forsch-ErgebnisseReihe D*, 19 (1), 1–107.

Socolar, J. B., Gilroy, J. J., Kunin, W. E., & Edwards, D. P. (2016). How should beta-diversity inform biodiversity conservation?. *Trends in Ecology & Evolution*, 31(1), 67–80.

Stein, A., Gerstner, K., & Kreft, H. (2014). Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes and spatial scales. *Ecology Letters*, 17 (7), 866–880.

Steinman, A. D., 1996. Effects of grazers on freshwater benthic algae. In: *Algal Ecology: Freshwater benthic ecosystems*. Elsevier, San Diego.

Vilmi, A., Tolonen, K. T., Karjalainen, S. M., & Heino, J. (2017). Metacommunity structuring in a highly-connected aquatic system: effects of dispersal, abiotic environment and grazing pressure on microalgal guilds. *Hydrobiologia*, 790 (1), 125–140.

Wetzel, R. G. (1983). *Periphyton of freshwater ecosystems*. Springer, Dordrecht.

Wickham, H., Chang, W., & Wickham, M. H. (2016). Package ‘ggplot2’. *Create Elegant Data Visualisations Using the Grammar of Graphics. Version, 2 (1)*, 1–189.

Winckler-Sosinski, L. T., Schwarzbald, A., & Schulz, U. H. (2009). Fish assemblage structure in altitude rivers under the effect of exotic species introduction, northeast of Rio Grande do Sul, Brazil. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 21 (4), 473–482.

Yang, G. Y., & Dudgeon, D. (2010). Response of grazing impacts of an algivorous fish (*Pseudogastromyzon myersi*: Balitoridae) to seasonal disturbance in Hong Kong streams. *Freshwater Biology*, 55(2), 411–423.

Zhang, J., Shu, X., Zhang, Y., Tan, X., & Zhang, Q. (2020). The responses of epilithic algal community structure and function to light and nutrients and their linkages in subtropical rivers. *Hydrobiologia*, 841–855.

## TABELAS

**Tabela 1** Síntese dos resultados das ANOVAs hierárquicas para os efeitos de mesohabitat (corredeira e remanso), *grazers* (controle e exclusão) e complexidade de substrato (rugoso e liso) na riqueza de espécies (logaritmizada), para o conjunto de dados total e para os três grupos funcionais.

	Comunidade total			Low-profile			Motile			High-profile			
	gl	MS	F	P	MS	F	P	MS	F	P	MS	F	P
Erro (Bloco)													
Mesohabitat (Me)	1	0,425	2,82	0,131	0,169	2,711	0,138	1,429	4,65	0,063	0,140	1,29	0,289
Resíduos	8	0,150			0,062			0,307			0,108		
Erro (Bloco/ <i>Grazer</i> )													
<i>Grazer</i> (Gr)	1	0,004	0,068	0,801	0,0009	0,042	0,842	0,005	0,073	0,793	0,007	0,080	0,785
Me × Gr	1	0,054	0,752	0,411	0,054	2,325	0,166	0,014	0,188	0,676	0,098	0,998	0,347
Resíduos	8	0,072			0,023			0,078			0,098		
Erro (Dentro)													
Substrato (Sub)	1	0,566	23,659	<b>0,001</b>	0,240	7,497	<b>0,014</b>	0,520	7,434	<b>0,014</b>	0,528	10,360	<b>0,005</b>
Me × Sub	1	0,001	0,042	0,839	0,012	0,375	0,549	0,006	0,098	0,758	0,003	0,064	0,803
Gr × Sub	1	0,016	0,699	0,415	0,0002	0,007	0,935	0,019	0,280	0,604	0,006	0,122	0,731
Me × Gr × Sub	1	0,100	4,193	0,057	0,136	4,260	0,055	0,057	0,822	0,378	0,071	1,408	0,252
Resíduos	16	0,023			0,032			0,070			0,051		

**Tabela 2** Síntese dos resultados das ANOVAs hierárquicas para os efeitos de mesohabitat (corredeira e remanso), *grazers* (controle e exclusão) e

complexidade de substrato (rugoso e liso) na abundância (logaritmizada) para os grupos funcionais *low-profile*, *motile* e *high-profile*.

	Low-profile			Motile			High-profile			
	gl	MS	F	P	MS	F	P	MS	F	P
Erro (Bloco)										
Mesohabitat (Me)	1	2,432	10,14	<b>0,012</b>	5,937	8,085	<b>0,021</b>	11,794	6,893	<b>0,030</b>
Resíduos	8	0,239			0,734			1,711		
Erro (Bloco/ <i>Grazer</i> )										
<i>Grazer</i> (Gr)	1	0,155	1,302	0,287	0,017	0,048	0,831	0,0000	0,000	0,997
Me × Gr	1	0,161	1,352	0,278	0,235	0,669	0,437	0,093	0,463	0,515
Resíduos	8	0,119			0,351			0,202		
Erro (Dentro)										
Substrato (Sub)	1	1,471	14,737	<b>0,001</b>	3,529	14,163	<b>0,001</b>	0,742	3,327	0,086
Me × Sub	1	1,233	12,361	<b>0,002</b>	0,295	1,182	0,293	0,953	4,268	0,055
Gr × Sub	1	0,118	1,184	0,292	0,326	1,309	0,269	0,006	0,030	0,863
Me × Gr × Sub	1	0,107	1,079	0,314	0,169	0,678	0,422	0,056	0,254	0,612
Resíduos	16	0,099			0,249					

**Tabela 3** Síntese dos resultados das PERMANOVAs com design aninhado para os efeitos de mesohabitat (corredeira e

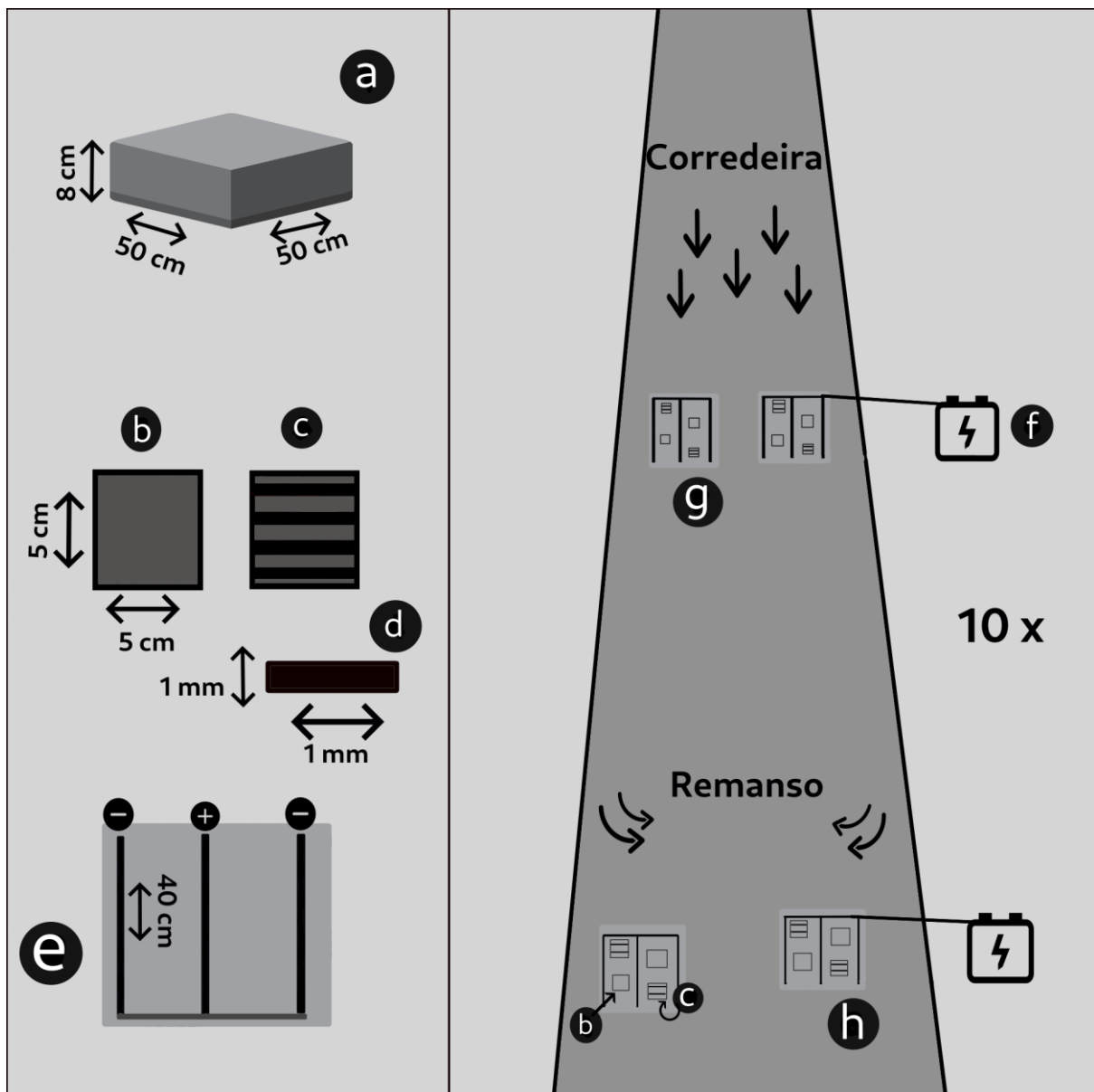
remanso), *grazers* (controle e exclusão) e complexidade de substrato (rugoso e liso) na composição de espécies para o conjunto de dados total e para os três grupos funcionais. Índices de dissimilaridade de Bray-Curtis (log[abundância]+1) e Sørensen.

		Comunidade total			Low-profile			Motile			High-profile		
gl		<i>F</i>	<i>R</i> <sup>2</sup>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>R</i> <sup>2</sup>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>R</i> <sup>2</sup>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>R</i> <sup>2</sup>	<i>P</i>
Bray-Curtis													
Mesohabitat (Me)	1	9,893	0,190	<b>0,001</b>	10,220	0,171	<b>0,001</b>	4,928	0,110	0,064	10,255	0,201	<b>0,001</b>
Me × <i>Grazer</i> (Gr)	2	1,135	0,043	0,123	0,483	0,016	0,778	1,394	0,062	0,101	1,190	0,046	0,066
Me × Gr × Sub	4	1,955	0,150	<b>0,001</b>	4,081	0,274	<b>0,001</b>	1,244	0,111	0,126	1,542	0,121	<b>0,001</b>
Resíduos	32		0,615			0,537			0,715			0,629	
Sørensen													
Mesohabitat (Me)	1	6,805	0,131	<b>0,008</b>	11,286	0,218	0,208	3,081	0,074	0,292	5,872	0,127	<b>0,020</b>
Me × Gr	2	1,514	0,065	<b>0,017</b>	0,656	0,025	0,648	1,647	0,079	0,065	1,670	0,072	<b>0,025</b>
Me × Gr × Sub	4	1,319	0,113	<b>0,036</b>	1,752	0,135	0,116	0,794	0,076	0,693	1,221	0,105	0,112
Resíduos	32		0,689			0,620			0,770			0,694	

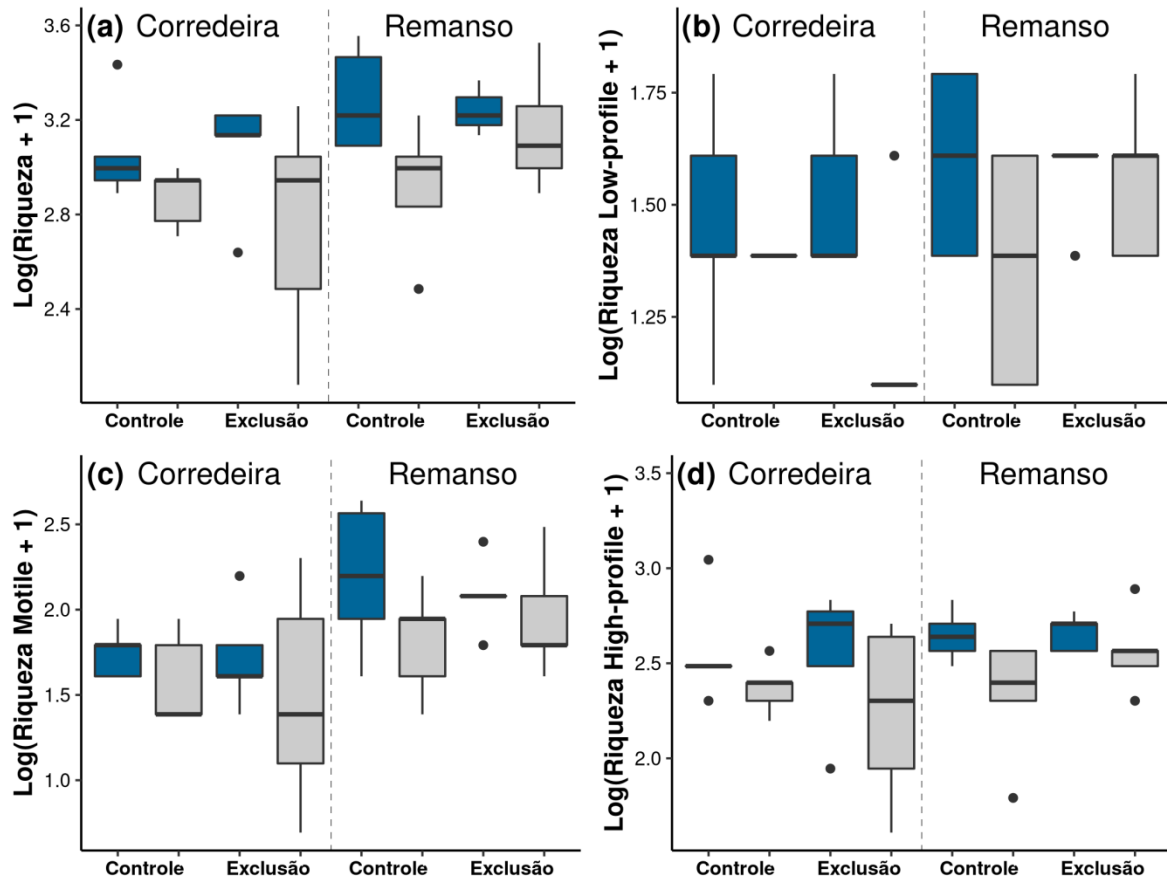
**Tabela 4** Síntese dos resultados das ANOVAs hierárquicas para os efeitos de mesohabitat (corredeira e remanso), *grazers* (controle e exclusão) e complexidade de substrato (rugoso e liso) no LCBD (contribuição local para diversidade beta) com o coeficiente de Bray-Curtis e Sørensen.

	gl	MS	LCBD Bray-Curtis		LCBD Sørensen		
			F	P	MS	F	P
Erro (Bloco)							
Mesohabitat (Me)	1	0,002	7,495	<b>0,025</b>	0,0003	5,480	<b>0,047</b>
Resíduos	8	0,002			0,00005		
Erro (Bloco/ <i>Grazer</i> )							
<i>Grazer</i> (Gr)	1	0,0002	0,984	0,350	0,000009	0,097	0,764
Me × Gr	1	0,0009	4,071	0,078	0,000005	0,051	0,827
Resíduos	8	0,0002			0,0007		
Erro (Dentro)							
Substrato (Sub)	1	0,007	21,714	<b>0,0002</b>	0,0001	2,906	0,108
Me × Sub	1	0,003	12,041	<b>0,003</b>	0,0001	2,335	0,146
Gr × Sub	1	0,0003	1,191	0,291	0,00004	0,622	0,442
Me × Gr × Sub	1	0,0005	1,799	0,198	0,00004	0,731	0,405
Resíduos	16	0,0003			0,00006		

## FIGURAS

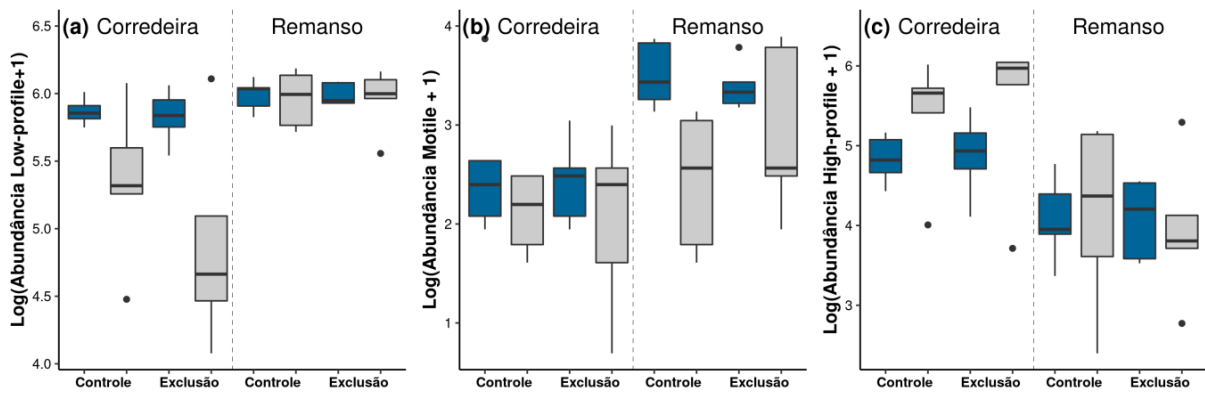


**Figura 1** Delineamento experimental onde números representam (a) bloco de basalto, (b) o substrato liso, (c) substrato rugoso, (d) as fendas presentes nos substratos rugosos, (e) cercas elétricas presentes nos blocos de basalto utilizados para a remoção dos *grazers*, (f) o eletrificador conectado em cada bloco de basalto para retirada dos *grazers*, (g) tratamento controle e (h) tratamento exclusão de *grazers*.

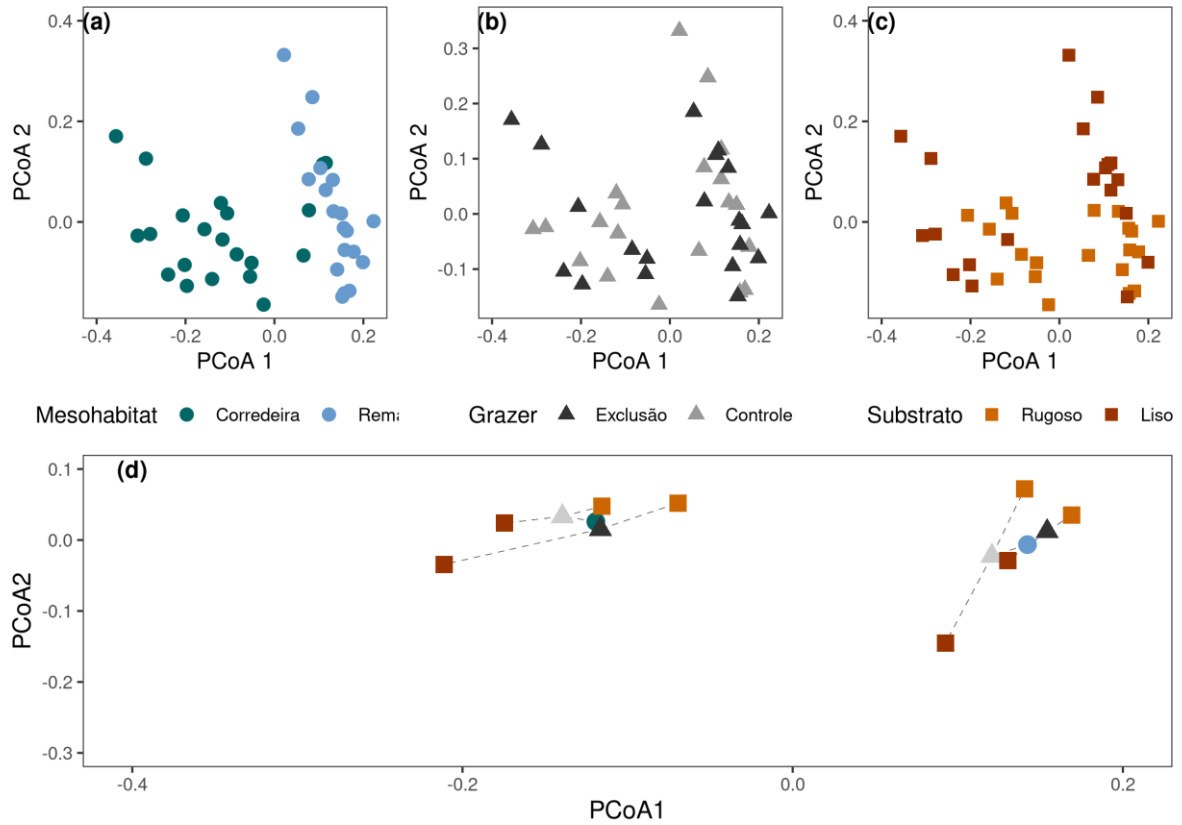


**Figura 2** Boxplot da riqueza de espécies logaritmazada em cada tratamento, boxplots em azul representam substratos rugosos e boxplots em cinza representam substratos lisos. (a) riqueza de espécies do conjunto de dados total, (b) riqueza de espécies do grupo *low-profile*, (c) riqueza de espécies do grupo *motile* e (d) riqueza de espécies do grupo *high-profile*. Em cada boxplot, a linha horizontal representa a mediana, a parte inferior e a parte superior da caixa são os quartis inferior e superior, as semi-retas são os valores mínimo e máximo e os pontos representam os valores discrepantes. Eixos com escalas diferentes.

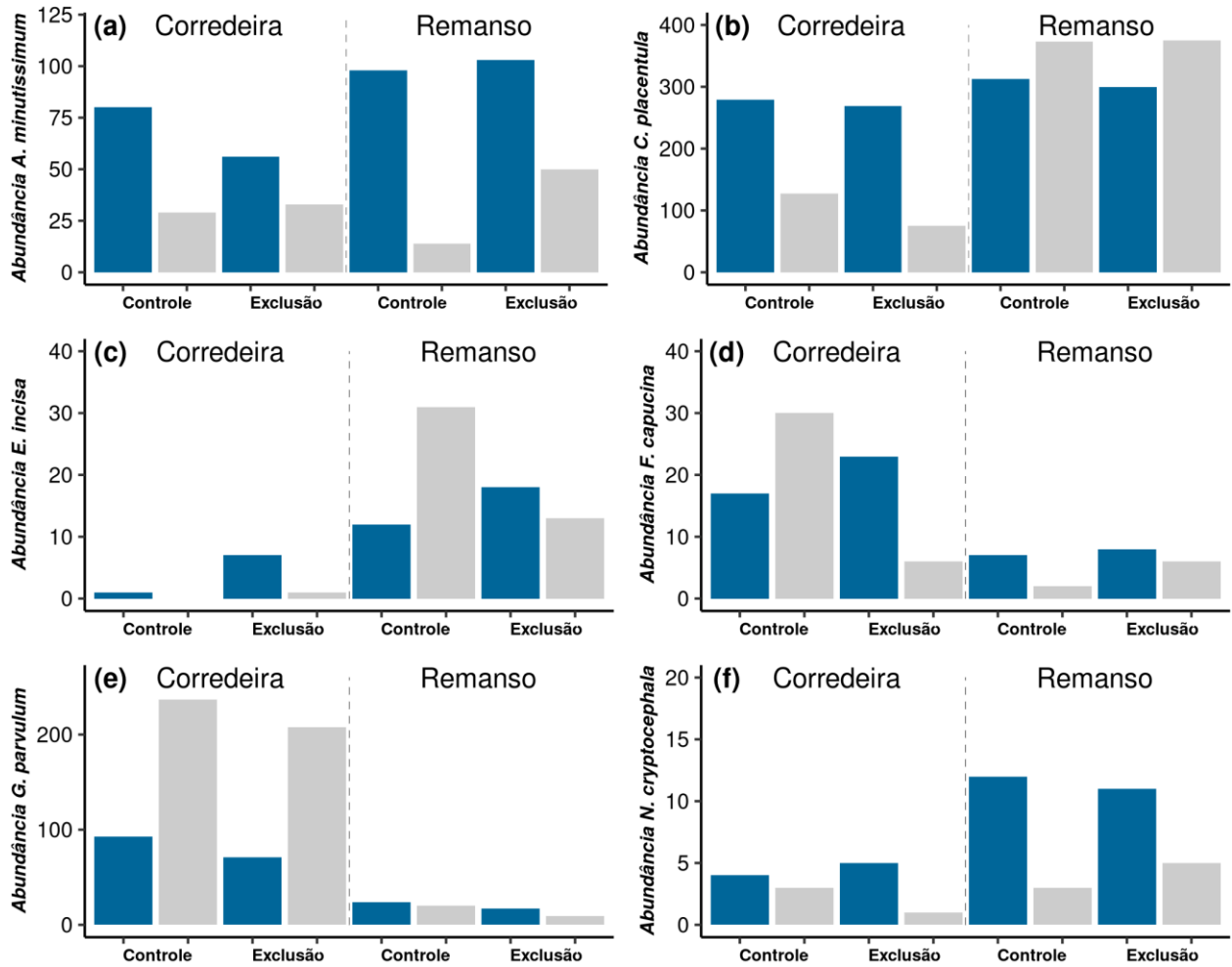




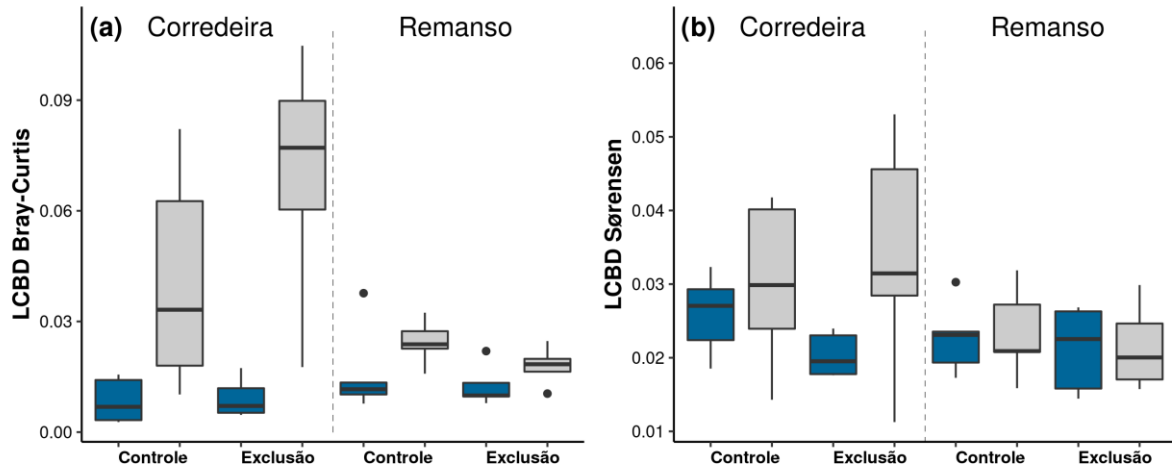
**Figura 3** Boxplot da abundância dos grupos funcionais logaritmazada em cada tratamento, boxplots em azul representam substratos rugosos e boxplots em cinza representam substratos lisos. (a) abundância do grupo *low-profile*, (b) abundância do grupo *motile* e (c) abundância do grupo *high-profile*. Em cada boxplot, a linha horizontal representa a mediana, a parte inferior e a parte superior da caixa são os quartis inferior e superior, as semi-retas são os valores mínimo e máximo e os pontos representam os valores discrepantes. Eixos com escalas diferentes.



**Figura 4** Análise de Coordenadas Principais das comunidades de diatomáceas periféricas. Foi realizada uma única análise utilizando o índice de dissimilaridade de Bray-Curtis, mas para melhor visualização dos resultados é apresentado um gráfico para cada fator experimental analisado: (a) mesohabitat (corredeira e remanso), (b) *grazer* (controle e exclusão), (c) substrato (rugoso e liso) e (d) representação dos centroides dos tratamentos. Eixos com escalas diferentes.



**Figura 5** Abundância média das espécies de diatomáceas em cada tratamento, onde a barra azul representa substratos rugosos e cinza substratos lisos. (a) *Achnantheidium minutissimum*, (b) *Cocconeis placentula*, (c) *Eunotia incisa*, (d) *Fragilaria capucina*, (e) *Gomphonema parvulum* e (f) *Navicula cryptocephala*. Eixos com escala diferente.



**Figura 6** Contribuição local para a diversidade beta (LCBD) em cada tratamento, boxplots em azul representam substratos rugosos e boxplots em cinza representam substratos lisos. (a) índice de Bray-Curtis e (b) índice de Sørensen. Em cada boxplot, a linha horizontal representa a mediana, a parte inferior e a parte superior da caixa são os quartis inferior e superior, as semi-retas são os valores mínimo e máximo e os pontos representam os valores discrepantes. Eixos com escalas diferentes.

## MATERIAL SUPLEMENTAR

**Tabela Suplementar 1** Lista de espécies encontrada nos oito tratamentos do experimento.

Espécie	Corredeira				Remanso			
	Controle		Exclusão		Controle		Exclusão	
	Rugoso	Liso	Rugoso	Liso	Rugoso	Liso	Rugoso	Liso
<b>High-profile</b>								
<i>Encyonema cf. neogracile</i> Krammer			×	×		×		
<i>Encyonema cf. vulgare</i> Krammer	×	×	×	×	×	×	×	×
<i>Encyonema minutum</i> (Hilse) Mann	×	×	×	×	×	×	×	×
<i>Encyonema perpusillum</i> (Cleve) Mann	×	×	×	×	×	×	×	×
<i>Encyonema silesiacum</i> (Bleish) Mann	×	×	×	×	×	×	×	×
<i>Encyonema</i> sp1	×	×						
<i>Encyonema</i> sp2							×	
<i>Encyonema</i> sp3	×				×			
<i>Eunotia bidens</i> Ehrenberg							×	
<i>Eunotia bilunaris</i> (Ehrenberg) Schaarschmidt				×	×	×	×	×
<i>Eunotia cf. epithemioides</i> Hustedt						×	×	×
<i>Eunotia cf. parasiolii</i> Metzeltin & Lange-Bertalot	×							
<i>Eunotia cf. sudetica</i> Müller	×		×	×	×	×	×	×
<i>Eunotia incisa</i> Gregory	×	×	×	×	×	×	×	×
<i>Eunotia intermedia</i> (Krasske & Hustedt) Nörpel & Lange-Bertalot	×	×	×	×	×		×	×
<i>Eunotia major</i> (Smith) Rabenhorst				×	×			
<i>Eunotia meridiana</i> Metzeltin & Lange-Bertalot		×	×	×	×	×	×	×
<i>Eunotia minor</i> (Kützing) Grunow	×		×	×	×	×	×	×
<i>Eunotia pyramidata</i> Krasse								×
<i>Eunotia rabenhorstii</i> Cleve & Grunow		×			×	×	×	×
<i>Eunotia veneris</i> (Kützing) De Toni	×		×	×	×	×	×	×
<i>Eunotia</i> sp1		×	×		×	×		×
<i>Eunotia</i> sp2	×							
<i>Eunotia</i> sp3		×						

<i>Eunotia</i> sp4	×			×	×			
<i>Fragilaria capucina</i> Desmazières	×	×	×	×	×	×	×	×
<i>Fragilaria</i> cf. <i>vaucheriae</i> (Kützing) Petersen	×	×	×	×	×		×	×
<i>Fragilaria mesolepta</i> Rabenhorst	×		×	×	×			
<i>Fragilaria</i> sp1			×					
<i>Fragilariforma javanica</i> (Hustedt) Wetzel, Morales & Ector							×	
<i>Frustulia crassinerva</i> (Brébisson) Smith	×	×	×	×	×	×	×	×
<i>Gomphonema brasiliense</i> Grunow	×		×		×			
<i>Gomphonema</i> cf. <i>affine</i> Kützing		×	×	×				
<i>Gomphonema</i> cf. <i>angustum</i> (Kützing) Rabenhorst		×	×	×				
<i>Gomphonema</i> cf. <i>lujanense</i> Reichardt & Maidana					×		×	
<i>Gomphonema gracile</i> Ehrenberg		×	×	×	×		×	×
<i>Gomphonema hawaiiense</i> Reichardt	×		×					
<i>Gomphonema lagenula</i> Kützing		×	×	×	×	×	×	×
<i>Gomphonema parvulum</i> Kützing	×	×	×	×	×	×	×	×
<i>Gomphonema pseudoagur</i> Lange-Bertalot		×	×		×	×	×	×
<i>Gomphonema pumilum</i> (Grunow) Reichardt & Lange-Bertalot	×	×	×	×	×	×	×	×
<i>Gomphonema</i> sp1	×			×				
<i>Humidophila contenta</i> (Grunow) Lowe	×	×			×	×	×	×
<i>Ulnaria ulna</i> (Nitzsch) Compère	×	×	×	×	×	×	×	×
<b>Low-profile</b>								
<i>Achnantes</i> sp1	×	×	×					
<i>Achnantes</i> sp2					×			
<i>Achnantes</i> sp3		×		×	×	×	×	×
<i>Achnanthidium minutissimum</i> (Kützing) Czarnercki	×	×	×	×	×	×	×	×
<i>Brachysira brebissonii</i> Ross					×		×	×
<i>Cocconeis placentula</i> Ehrenberg	×	×	×	×	×	×	×	×
<i>Cymbopleura naviculariformis</i> (Auerswald ex Heiber) Krammer	×						×	
<i>Diploneis ovalis</i> (Hilse) Cleve					×		×	
<i>Lemnicola hungarica</i> (Grunow) Round & Basson						×		
<i>Meridion circulare</i> (Greville) Agardh					×		×	
<i>Planothidium</i> sp1	×	×	×					

<i>Planothidium</i> sp2	×		×					
<i>Psammothidium subatomoides</i> (Hustedt) Bukhtiyarova & Round	×		×	×	×	×	×	×
<b>Motile</b>								
<i>Adlafia drouetiana</i> (Patrick) Metzeltin & Lange-Bertalot	×		×	×		×		
<i>Craticula ambigua</i> (Ehrenberg) Mann							×	
<i>Eolimna</i> sp1				×	×			
<i>Geissleria lateropunctata</i> (Wallace) Potapova & Winter					×		×	×
<i>Geissleria puctifera</i> Metzeltin, Lange-Bertalot & García-Rodríguez					×		×	×
<i>Hantzschia amphioxys</i> (Ehrenberg) Grunow			×					
<i>Luticola</i> cf. <i>costei</i> Metzeltin & Lange-Bertalot					×			
<i>Luticola geoppertiana</i> (Smith) Mann								×
<i>Luticola simplex</i> Metzeltin, Lange-Bertalot & García-Rodríguez	×	×	×		×	×	×	×
<i>Luticola</i> sp1							×	×
<i>Navicula angusta</i> Grunow	×	×	×	×	×	×	×	×
<i>Navicula cryptocephala</i> Kützing	×	×	×	×	×	×	×	×
<i>Navicula</i> cf. <i>escambia</i>			×					
<i>Navicula</i> sp1			×					
<i>Navicula</i> sp2				×	×			
<i>Nitzschia amphibia</i> Grunow	×	×	×	×	×	×	×	×
<i>Nitzschia clausii</i> Hantzsch				×			×	
<i>Nitzschia palea</i> (Kützing) Smith	×	×		×		×	×	
<i>Nitzschia terrestris</i> (Petersen) Hustedt						×		
<i>Nitzschia</i> sp1					×			
<i>Nupela</i> cf. <i>praecipua</i> (Reichardt) Reichardt	×	×	×	×	×	×	×	×
<i>Pinnularia acoricola</i> Hustedt								×
<i>Pinnularia borealis</i> Ehrenberg			×					
<i>Pinnularia divergens</i> Smith		×						
<i>Pinnularia perumbrosa</i> (Metzeltin & Krammer) Metzeltin & Lange-Bertalot		×						
<i>Pinnularia subgibba</i> Krammer						×		
<i>Pinnularia viridiformis</i> Krammer					×			
<i>Pinnularia</i> sp1								×





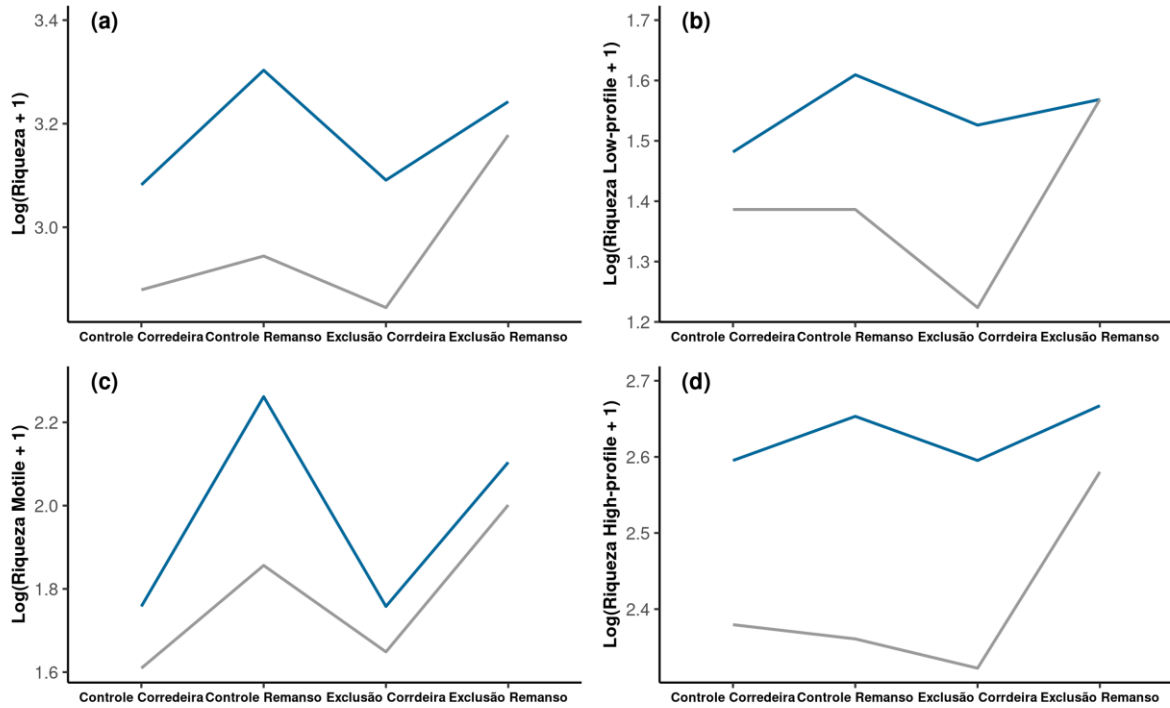
**Tabela Suplementar 2** Valores brutos de riqueza de espécies, LCBD (contribuição local para diversidade beta) para os índices de Bray-Curtis e Sørensen obtidos nos oito tratamentos.

<b>Tratamento</b>	<b>Riqueza</b>	<b>LCBD (Bray-Curtis)</b>	<b>LCBD (Sørensen)</b>
Corredeira × Controle × Rugoso	20	0,014130352	0,01852757
Corredeira × Controle × Rugoso	19	0,006862576	0,02930023
Corredeira × Controle × Rugoso	18	0,002725551	0,02239083
Corredeira × Controle × Rugoso	17	0,003254960	0,02704753
Corredeira × Controle × Rugoso	30	0,015594535	0,03232444
Corredeira × Controle × Liso	18	0,033186626	0,04176359
Corredeira × Controle × Liso	18	0,010214285	0,01429435
Corredeira × Controle × Liso	15	0,082161317	0,04014955
Corredeira × Controle × Liso	14	0,062622572	0,02986680
Corredeira × Controle × Liso	19	0,018018795	0,02393869
Corredeira × Exclusão × Rugoso	24	0,007102360	0,02303754
Corredeira × Exclusão × Rugoso	13	0,017359207	0,02396274
Corredeira × Exclusão × Rugoso	22	0,004664952	0,01952163
Corredeira × Exclusão × Rugoso	22	0,005244949	0,01777881
Corredeira × Exclusão × Rugoso	24	0,011897238	0,01762442
Corredeira × Exclusão × Liso	25	0,077094720	0,02843897
Corredeira × Exclusão × Liso	7	0,089812847	0,05305311
Corredeira × Exclusão × Liso	20	0,060345141	0,03145243
Corredeira × Exclusão × Liso	11	0,104749634	0,04560207
Corredeira × Exclusão × Liso	18	0,017629729	0,01126375
Remanso × Controle × Rugoso	21	0,007735342	0,02310310
Remanso × Controle × Rugoso	34	0,013438072	0,02354754
Remanso × Controle × Rugoso	24	0,010216197	0,01727357
Remanso × Controle × Rugoso	31	0,037667639	0,03026297
Remanso × Controle × Rugoso	21	0,011626063	0,01934249
Remanso × Controle × Liso	19	0,015848843	0,02079034
Remanso × Controle × Liso	20	0,022635361	0,01586820

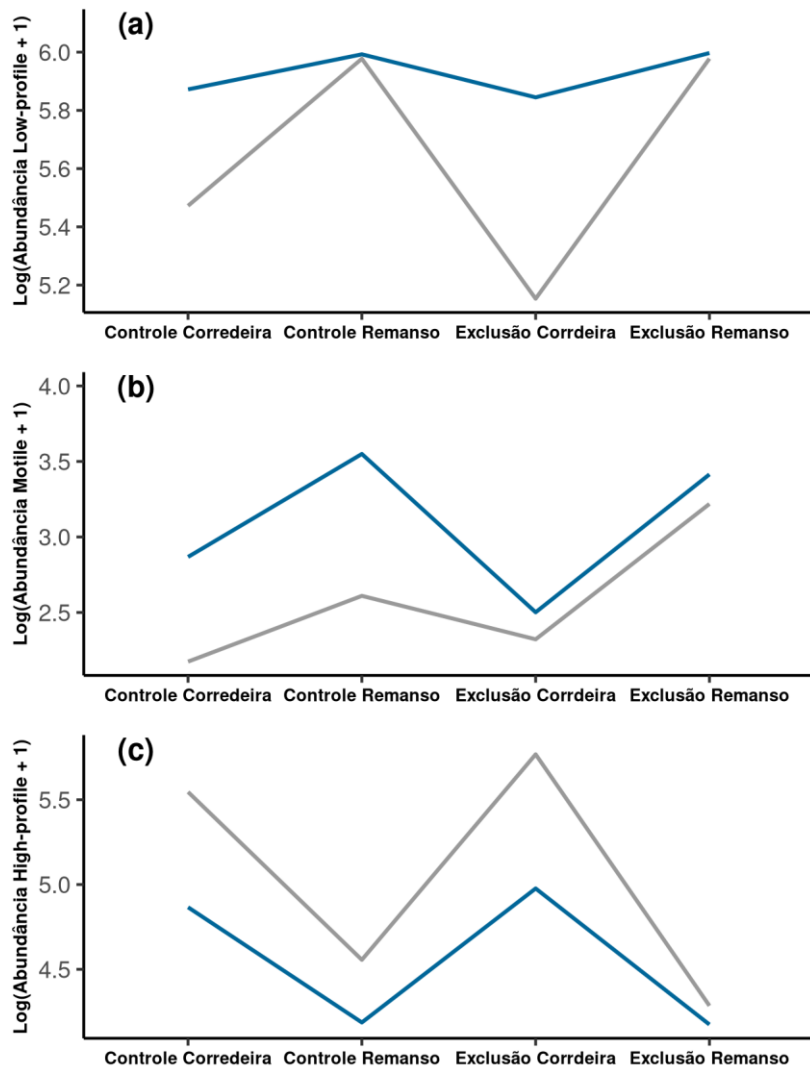
---

Remanso × Controle × Liso	16	0,027363983	0,02090271
Remanso × Controle × Liso	24	0,023811224	0,02721873
Remanso × Controle × Liso	11	0,032384987	0,03186948
Remanso × Exclusão × Rugoso	23	0,009680935	0,01581581
Remanso × Exclusão × Rugoso	26	0,007857947	0,02683748
Remanso × Exclusão × Rugoso	24	0,013359517	0,02253657
Remanso × Exclusão × Rugoso	28	0,021969545	0,02629643
Remanso × Exclusão × Rugoso	22	0,009939500	0,01444519
Remanso × Exclusão × Liso	25	0,010443282	0,01705205
Remanso × Exclusão × Liso	19	0,018398458	0,02464561
Remanso × Exclusão × Liso	21	0,016388337	0,02003608
Remanso × Exclusão × Liso	33	0,019870785	0,02987291
Remanso × Exclusão × Liso	17	0,024691641	0,01574366

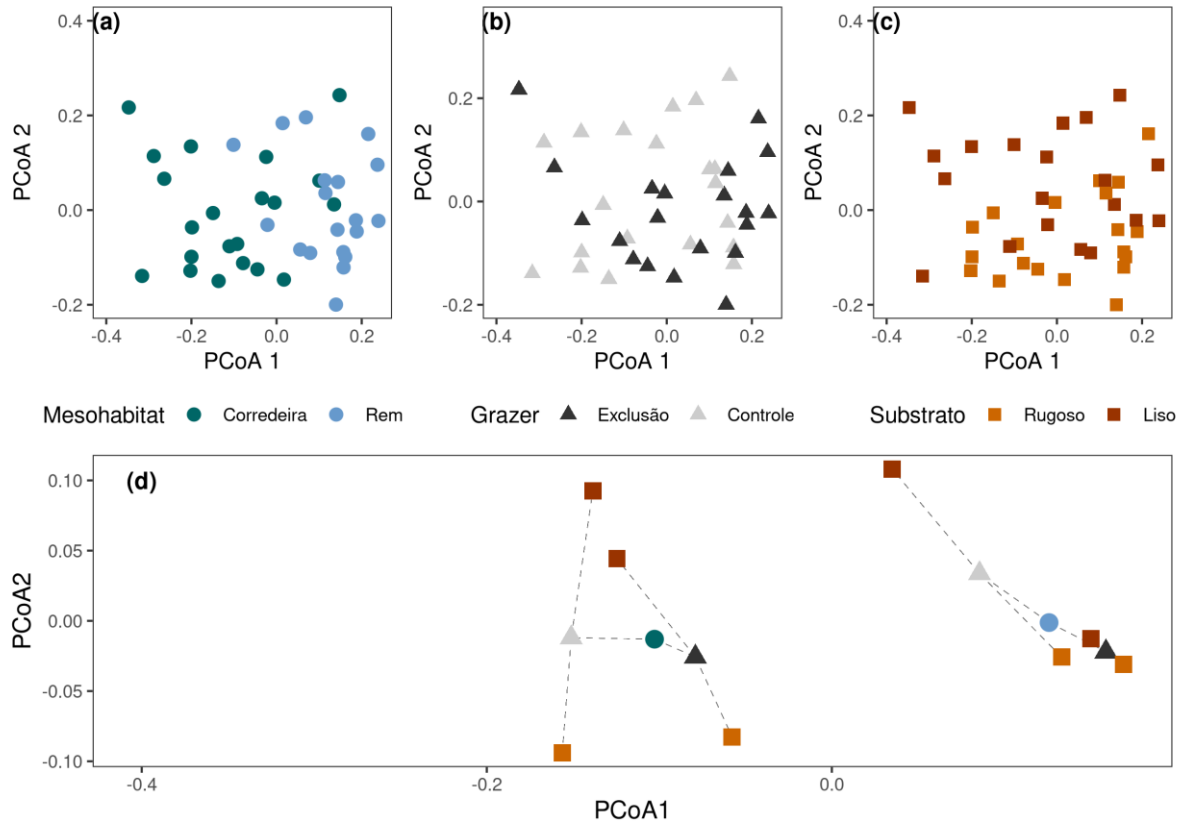
---



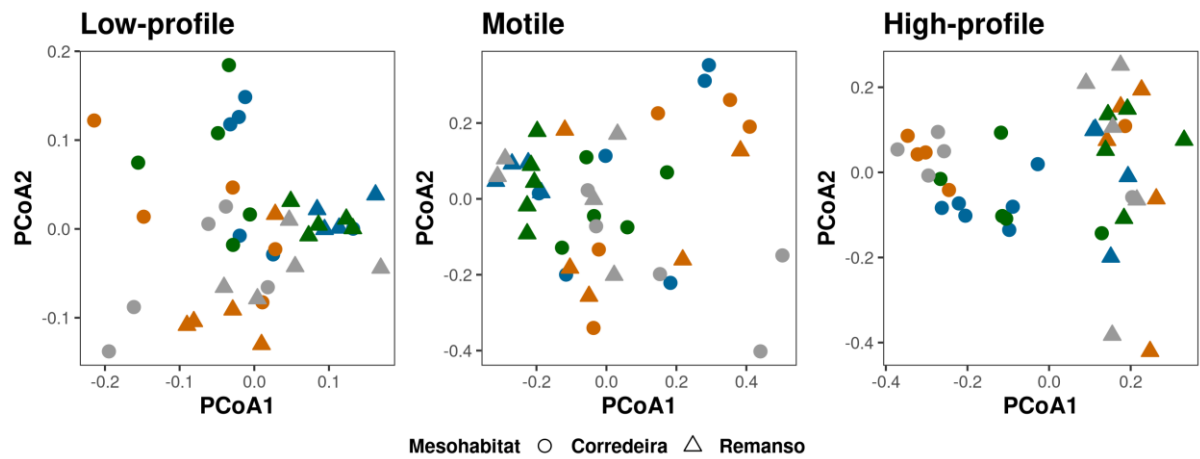
**Figura suplementar 1** (a) Riqueza de espécies do conjunto da comunidade total, (b) riqueza de espécies do grupo *low-profile*, (c) riqueza de espécies do grupo *motile* e (d) riqueza de espécies do grupo *high-profile*. A linha azul indica os tratamentos com substratos rugosos e a linha cinza os tratamentos dos substratos lisos. Eixos com escalas diferentes.



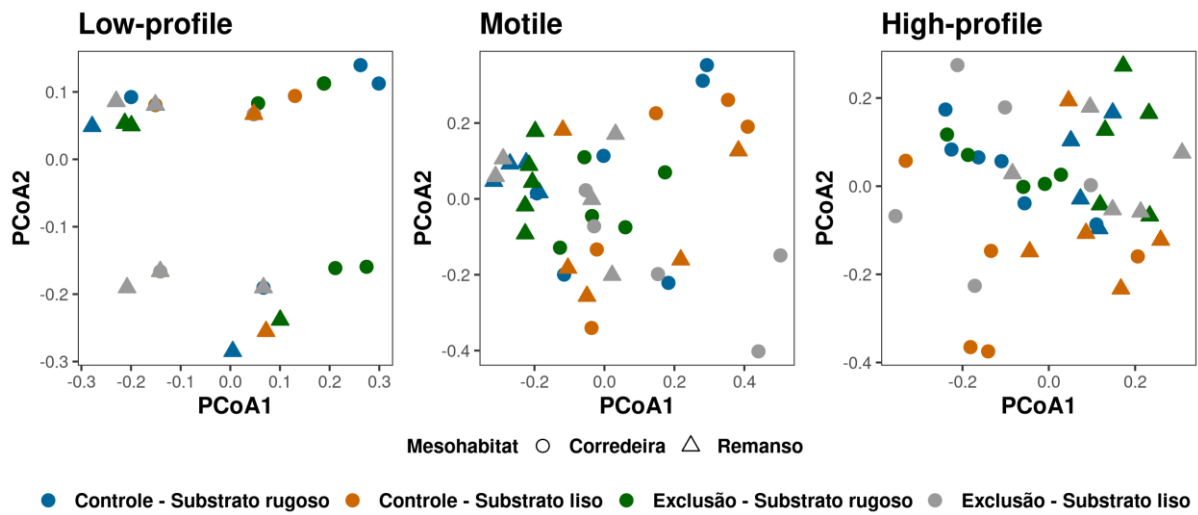
**Figura suplementar 2** (a) Abundância do grupo *low-profile*, (b) abundância do grupo *motile* e (c) abundância do grupo *high-profile*. A linha azul indica os tratamentos com substratos rugosos e a linha cinza os tratamentos dos substratos lisos. Eixos com escalas diferentes.



**Figura suplementar 3** Análise de Coordenadas Principais das comunidades de diatomáceas perifíticas. Foi realizada uma única análise utilizando o índice de dissimilaridade de Sørensen, mas para melhor visualização dos resultados é apresentado um gráfico para cada fator experimental analisado: (a) mesohabitat (corredeira e remanso), (b) *grazer* (controle e exclusão), (c) substrato (rugoso e liso) e (d) representação dos centroides dos tratamentos. Eixos com escalas diferentes.



**Figura suplementar 4** Análise de coordenadas principais considerando a composição da comunidade de diatomáceas periféricas de diferentes grupos funcionais (*low-profile*, *motile* e *high-profile*) nos oito tratamentos. Eixos com escalas diferentes. Índice de Bray-Curtis.



**Figura suplementar 5** Análise de coordenadas principais considerando a composição da comunidade de diatomáceas periféricas de diferentes grupos funcionais (*low-profile*, *motile* e *high-profile*) nos oito tratamentos. Eixos com escalas diferentes. Índice de Sørensen.

## CONSIDERAÇÕES FINAIS E PERSPECTIVAS

Os resultados desse trabalho sugerem que a manutenção da biodiversidade de espécies e complexidade de habitat tanto em microescala quanto em mesoescala é de suma importância para o funcionamento ecossistêmico. Mesmo que tênue, o pastejo dos *grazers* sobre a comunidade perifítica em riachos não sombreados é importante para variação de espécies, e consequentemente na produção primária e na ciclagem de nutrientes. Ainda, reforçamos a importância da complexidade de habitat em microescala para a manutenção da diversidade de espécies das comunidades e nas interações biológicas. E como as simplificações dos habitats, a perda da rugosidade de substrato, através do aumento do acúmulo de sedimentos devido à lixiviação, e a redução de espécies de peixes pastejadores, influencia negativamente a organização da comunidade perifítica e consequentemente os processos biológicos chaves nos ambientes lóticos. Desta forma, este trabalho vem acrescentar aos outros estudos experimentais no entendimento da importância da complexidade de habitat e interações biológicas sobre a comunidade de produtores primários nos ecossistemas lóticos.