



UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA

Dissertação de Mestrado

A importância da estrutura ambiental para a comunidade de peixes nas conexões
interlagunares de um sistema costeiro subtropical

Rafael Almeida da Silveira

Porto Alegre, março de 2016

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA

A importância da estrutura ambiental para a comunidade de peixes nas conexões interlagunares de um sistema costeiro subtropical

Rafael Almeida da Silveira

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia, do Instituto de Biotecnologia da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ecologia.

Orientador: Prof. Dr. Sandra Maria Hartz
Coorientador: Prof. Dr. Fernando Gertum
Becker

Comissão Examinadora
Prof. Dr. Alexandre M. Garcia – FURG.
Profa. Dra. Clarice B. Fialho – UFRGS.
Profa. Dra. Luciane Crossetti – UFRGS.

Porto Alegre, março de 2016

Nunca se cruza o mesmo rio duas vezes (Heráclito)

AGRADECIMENTOS

Ao CNPq pelo financiamento do projeto 306816/2010-5 da Prof.^a. Dra. Sandra Hartz e pela minha bolsa de mestrado.

Ao apoio logístico dos excelentes profissionais do Programa de Pós-Graduação em Ecologia da UFRGS, principalmente ao Marcelo pela condução da caminhonete nos campos, ao Duda pela calibragem dos equipamentos e ao seu Osvaldo e seu filho Rodrigo pela fundamental ajuda e perícia na pilotagem da lancha e na captura dos peixes, viabilizando que este projeto de mestrado se concretizasse.

Ao Juliano Ferrer e Taís Guimarães pelas ajuda na identificação de algumas espécies de peixes.

Aos colegas Renato Dalacorte e André Luza pela fundamental colaboração na análise de dados.

Aos colegas de Biologia Marinha, Nicholas Daudt e Tomaz Horn, e ao Maurício Lang da FURG pela importante ajuda nas atividades de campo.

Aos colegas do laboratório de Ecologia de Populações e Comunidades e Ecologia de Paisagem, principalmente à Bruna A. Menezes e Tais Guimarães pelas dicas essenciais na confecção dos mapas.

Aos meus amigos/irmãos de infância, de faculdade, da música e do surfe pelos momentos compartilhados.

Aos muitos novos amigos que tive a sorte de fazer no Programa de Pós Graduação em Ecologia.

Ao Marcelo e ao “Berga” pela parceria e descontração durante os cafés pós-almoços e churrascos do PPG.

Aos meus orientadores, Sandra Hartz e Fernando Becker, pelo grande conhecimento passado e pela constante disponibilidade para sanar dúvidas e me colocar no caminho certo.

Ao planeta e toda sua vida pulsante, ao oceano e ao surfe pelos momentos de meditação.

Finalmente, e mais importante, aos meus pais (Carlos e Neiva) e irmãos (Maurício e Michelle) e ao meu labrador Rasta Alemão, pelo amor e companheirismo de sempre.

Sou grato a todos vocês, muito obrigado!

A importância da estrutura ambiental para a comunidade de peixes nas conexões interlagunares de um sistema costeiro subtropical

Resumo

A conectividade é um fator chave na manutenção de metacomunidades. A conectividade hidrológica vem sendo estudada ao longo dos anos, porém poucos trabalhos de fato discriminam, apropriadamente, os conceitos de conectividade estrutural e funcional. O sistema Tramandaí possui formação geológica recente, situa-se na região do litoral norte do estado do Rio Grande do Sul e possui 41 lagoas conectadas por canais que foram categorizados previamente através de valores de atrito baseados no custo de dispersão dos peixes. Porém, essas conexões não foram exploradas empiricamente, com isso nosso objetivo é investigar a composição de peixes e a influência da configuração do hábitat na estruturação e dinâmica desta ictiofauna interlagunar. Foram amostrados 56 sítios ao longo de 23 conexões entre as estações quente e fria, onde foram coletados peixes com rede de arrasto e puçá e foram realizados levantamentos da estrutura de hábitat local. As análises mostraram alta correlação entre as espécies das lagoas e das conexões, indicando um efeito de massa no sistema. O tamanho das espécies foi em média pequeno, fortalecendo a ideia de que as margens de ambientes aquáticos servem de berçário e proteção contra a predação. A categorização baseada em valores de atrito prediz uma diferenciação em termos de hábitat e composição de espécies nas conexões. Além disso, foi detectada influência de fatores ambientais como temperatura, fluxo de água e transparência sobre a riqueza – sendo que a temperatura apresentou relação direta e fluxo de água e transparência relação inversa. A temperatura, galhos e troncos, largura, fluxo de água, oxigênio dissolvido e salinidade influenciaram a composição de espécies principalmente no verão. No inverno foi detectada pouca influência do hábitat sobre a composição. Estes resultados indicam que a configuração do hábitat nas conexões é importante para determinar apropriadamente a conectividade interlagunar do sistema, principalmente em períodos de grande ocupação destes ambientes. O gradiente ambiental (espacial e temporal) nas conexões, e a influência do hábitat na composição de espécies, mostram que além do modelo de efeito de massa, a seleção de espécies pelas condições de hábitat é atuante nessa metacomunidade.

Palavras chave: dispersão; ictiofauna; filtros ambientais; planície costeira; Tramandaí.

The importance of the environmental structure for fish's community in interlakes connections of a subtropical coastal system

Abstract

The connectivity is a key factor on structuring metacommunities. The hydrological connectivity has been studied along the years, but only a few works indeed properly distinct the concepts of structural and functional connectivity. The Tramandaí system is a geological early formation located in the north coast of the Rio Grande do Sul state in Southern Brazil and has 41 costal lagoons connected by channels. These connections were categorized by friction values based on costs of dispersion for fishes. But, those connections were never explored empirically, and our goal is to investigate the fish composition and the influence of habitat configuration on the fish fauna dynamics and structure along the connections to access the more realistic functional connectivity. 56 sites in 23 connections were sampled in both warm and cold seasons, the fishes were collected by seine and dip net and also habitat surveys were conducted. The data analysis showed high correlation between the lagoons and the connections species, suggesting a mass effect in the system. The species body size were average small, empowering the idea that shore habitats works as nursery areas and for predator avoidance. The connection's categories based on friction values indeed predict habitats and composition distinctiveness. Environmental features were detected as influent over richness, like the temperature with a direct relation and water flow and transparency in an inverse relation. The temperature, branches and trunks, width, water flow, dissolved oxygen and salinity influenced the species composition along the year and in the summer. In the winter a short influence of the habitat configuration over composition were detected. This results indicate that the habitat configuration in the connections is important to determinate properly the functional connectivity, mainly in high occupation periods in this environments, like in the summer. The environmental gradient (both temporal and spatial) in the connections, and the habitat influence over the species composition, show that not only the mass effect, but also the species sorting acts in this metacommunity.

Keywords: coastal plain; dispersion; environmental filters; fish fauna; Tramandaí.

SUMÁRIO

Resumo	5
Abstract	6
Lista de Figuras	8
Lista de Tabelas	9
Introdução	10
Material de métodos	14
Área de estudo.....	14
Amostragem de hábitat.....	15
Amostragem de peixes.....	18
Análise de dados.....	18
Resultados	20
Discussão	32
Referências bibliográficas	38
Anexos	46

Lista de Figuras

- Figura 1** - Mapa mostrando as conexões amostradas e as três categorias propostas por Guimarães (2009) no sistema Tramandaí, RS.....17
- Figura 2** – Correlação da frequência de ocorrência entre as espécies coletadas nas lagoas por Guimarães (2013) e pelo presente estudo utilizando rede de arrasto como arte de pesca padrão (Linear r Pearson=0,81; $p<0,05$).....24
- Figura 3** – PCA com as variáveis ambientais comparando Rios (preto), Canais (marrom) e Valos (azul). O teste utilizando o índice de similaridade de Gower demonstrou diferença significativa entre os grupos ($p=0,001$). Eixo 1 (26,95%) foi mais representado pela profundidade, o eixo 2 (15,14%) pela salinidade e o eixo 3 (12,68%) pelo oxigênio dissolvido.....26
- Figura 4** – PCA com a matriz de composição comparando Rios (preto), Canais (marrom) e Valos (azul). O teste utilizando o índice de similaridade de Gower demonstrou diferença significativa entre os grupos ($p=0,003$).....27
- Figura 5** – A relação entre as variáveis ambientais significativas (Temperatura, Transparência e Fluxo de água) selecionadas no modelo com a riqueza de espécies nas conexões.....29
- Figura 6** - A relação entre as variáveis ambientais parcialmente significativas (Salinidade e Plantas aquáticas) selecionadas no modelo com a riqueza de espécies nas conexões.....29
- Figura 7** – RDA selecionada pelo AIC com as variáveis significativas. As siglas representam as espécies, os pontos pretos as unidades amostrais e as setas azuis as variáveis ambientais.....30
- Figura 8** – RDA selecionada pelo AIC com as variáveis significativas para o período do verão. As siglas representam as espécies, os pontos pretos as unidades amostrais e as setas azuis as variáveis ambientais.....31

Lista de Tabelas

Tabela 1 – Espécies de peixes coletadas mostrando a Frequência de Ocorrência (FO), a Abundância Relativa (AR) e a presença em cada período amostral. As espécies marcadas com um * foram coletadas em um sítio amostral próximo ao sistema Tramandaí, em uma conexão que liga esta bacia a sua vizinha (Bacia dos Patos).....20

Tabela 2 – Estatística descritiva mostrando o gradiente ambiental das conexões do sistema Tramandaí.25

Tabela 3 – Teste T pareado das variáveis ambientais entre as unidades amostrais amostradas no verão e inverno.....25

Tabela 4 – Variáveis ambientais preditoras para a riqueza nas conexões, do modelo selecionado, com suas respectivas significâncias.....28

Anexos

Tabela 5 - Identificação da sigla de cada espécie.....46

Tabela 6 – Teste T pareado das variáveis ambientais entre as unidades amostrais amostradas no verão e inverno.....47

Tabela 7 - Valores dos três primeiros eixos da PCA de variáveis ambientais anuais. Em negrito estão destacadas as variáveis mais importantes de cada eixo (acima de 0,30).....47

Tabela 8 - Correlação entre as variáveis ambientais.....48

Figura 9 – Esquema representativo da avaliação do gradiente de cobertura vegetal nas conexões. Zero (0) vegetação ausente; (1) cobertura de 1 a 25%; (2) cobertura de 26 a 50%; (3) cobertura de 51 a 75%; (4) cobertura de 76 a 99%; e (5) cobertura de 100%. * Este método de avaliação também foi utilizado para a variável 'Galhos e troncos'49

Introdução

A conectividade hidrológica, em um conceito ecológico, é a transferência de matéria e energia ou de organismos mediada por água entre os elementos do ciclo hidrológico (Pringle, 2001). Conectividade, em relação à dispersão dos organismos, é tradicionalmente definida como o grau em que a paisagem facilita ou impede o movimento de organismos entre manchas (Taylor et al., 1993). Estudos ecológicos com conectividade normalmente buscam entender como os habitats de um ecossistema são conectados e quais fatores influenciam essas conexões. Muitos desses estudos são sobre conectividade hidrológica, chegando em 2010 a 40% de todos os trabalhos sobre o tema (Fullerton et al., 2010).

O conhecimento de como habitats aquáticos são conectados espacial e temporalmente é chave para responder perguntas sobre os vários níveis de organização biológica: genes, indivíduos, populações, comunidades e ecossistemas. Portanto, entender a conectividade é peça chave para a conservação, manejo e gestão ambiental (Crooks & Sanjayan, 2006; Auffret et al., 2015). Mudanças no grau de conectividade de um habitat podem afetar a viabilidade de populações e a composição de espécies (Olden et al., 2001; Bouvier et al., 2009). Lagos que apresentam uma alta conectividade podem conter, por exemplo, assembleias de peixes similares mesmo sendo diferentes em suas características ambientais, pois o efeito da extinção local é superado pelo aporte de novos indivíduos através da dinâmica fonte-dreno (Olden et al., 2001; Drakou et al., 2009; Miyazono et al., 2010).

Leibold (2004) propôs quatro paradigmas de metacomunidades: efeito de massa; seleção de espécies; dinâmica de manchas e efeito neutro. Ambos possuem a conectividade como um fator chave para manutenção de metacomunidades. A identificação apropriada desses paradigmas podem servir de base para o manejo do sistema (Moulliot, 2007). Se uma metacomunidade está sob o efeito de massa, um espécie pode estar presente em um ambiente mesmo não sendo uma boa competidora em nenhum dos nichos disponíveis, desde que haja conectividade deste ambiente com algum outro em que esta mesma espécie seja abundante. De acordo com a seleção de espécies, o número de espécies é limitado pela disponibilidade de nichos disponíveis e pela heterogeneidade ambiental. A dinâmica de manchas prediz que a presença de uma espécie em determinado ambiente se dá em função de compensação biológica entre sua capacidade competitiva ou de dispersão, sendo assim, determinada espécie compensaria uma baixa competitividade com uma grande capacidade de dispersão e vice-versa. A perspectiva neutra baseia-se na aleatoriedade de ocorrência de espécies, podendo cada observação ser apenas ocasional.

É muito importante considerar as diferenças entre os conceitos de conectividade estrutural e funcional (Taylor et al., 1993; Auffret et al., 2015). Basicamente conectividade estrutural são todas as variáveis físicas que formam a conexão, tais

como a temperatura da água ou a quantidade de oxigênio dissolvido em uma conexão aquática por exemplo. No entanto, a conectividade funcional considera a resposta comportamental de cada organismo ante os elementos da paisagem (Kindlman & Burel, 2008) já que as espécies diferem em suas habilidades de sobrevivência e colonização em um determinado hábitat (Beisner et al., 2006; Miyazono et al., 2010). Portanto, a funcionalidade de uma conexão pode variar dependendo do arranjo ambiental disponível, sendo que, de acordo com a sua estrutura, uma conexão pode funcionar como um corredor de dispersão para um grupo de espécies e como um filtro à dispersão de outras (Poff, 1997; Guimarães et al., 2014).

Embora a conectividade seja crucial também na estruturação de metacomunidades aquáticas (Mouillot, 2007; Heino, 2013), foi inicialmente considerada apenas como uma variável binária ou como uma medida de distância linear entre um corpo d'água e outro (Beisner et al., 2006; Scheffer & Geest, 2006; Fernandes et al., 2009; Miyazono et al., 2010), e, outros estudos abordaram a influência da variação temporal/sazonal da conectividade, investigando o efeito da seca e do isolamento (Magnusson et al., 1998; Winemiller & Jepsen, 1998; Winemiller et al., 2000, Scheffer & Geest, 2006; Kennard et al., 2007; Bouvier et al., 2009), ou o efeito dos pulsos hidrológicos em estações chuvosas sobre metacomunidades de peixes (Freitas & Garcez, 2004; Thomas et al., 2007; Macedo-Soares et al., 2010). Porém, todas essas abordagens acabam de certa forma encobrendo a diferença conceitual entre conectividade estrutural e funcional.

Na região subtropical, existem alguns trabalhos que consideram a influência dos fatores da paisagem e de diferentes categorias de conexão na estruturação de comunidades aquáticas (Kruk et al., 2009; Hohausová et al., 2010; Guimarães et al., 2014), revelando a importância em separar de forma mais detalhada a conectividade estrutural e a conectividade funcional e de investigar principalmente a influência da interação organismo/ambiente nessas conexões (Bélisle, 2005; Medina & Vieira, 2007). Recentemente, Heino e Mendoza (2016) verificaram que a distribuição de espécies de insetos de riachos é mais influenciada pelo arranjo ambiental do que pelos limitantes biológicos de dispersão, tanto taxonômicos como funcionais, sendo a presença de macrófitas aquáticas fundamental para a ocorrência da maioria das espécies.

A abordagem de "Custos de Dispersão" (Adrianessen et al., 2003; Bonte et al., 2012; Travis et al., 2012; Guimarães et al., 2014) que incorpora, entre outros fatores, gradientes de atrito que impedem o movimento através de uma conexão, busca discriminar melhor a conectividade funcional da estrutural.

Pensar que a conectividade funcional é mantida por manchas de habitats ideais para cada organismo (Söndgerath & Schröder, 2002) é uma abordagem em que a identificação dessas manchas de recursos é um fator crucial para o entendimento e

delineamento dos movimentos individuais das espécies ao longo de uma conexão (Ward et al., 1999; Baguette & Dyck, 2007).

Tomando como exemplo uma espécie de peixe hipotética, fortemente associada à vegetação aquática e que habita as margens vegetadas de lagos, uma conexão só será funcional se apresentar suficientes manchas de vegetação aquática ao longo do caminho de dispersão. Neste sentido, a configuração e o grau de heterogeneidade de hábitat em uma conexão podem ser determinantes para a conectividade funcional da mesma (Tonn & Magnusson, 1982; Guimarães et al., 2014).

Estudos com ictiofauna mostram que há uma clara relação entre a comunidade de peixes e as variáveis ambientais que estruturam os ambientes aquáticos (Gorman & Karr 1978; Meffe & Sheldon 1988, Winemiller et al., 2000; Jackson et al., 2001; Beisner et al., 2006, Cassatti & Castro, 2006; Neves, 2009; Cassatti et al., 2012; Kauffman et al., 2014).

Em termos da dispersão, Turgeon et al. (2010) mostraram que peixes recifais movendo-se entre manchas ideais de hábitats, escolhem um caminho mais longo buscando hábitats similares aos de recifes de corais ao invés de simplesmente cruzar por um caminho mais curto e arenoso. Dorenbosch et al. (2007) identificaram que a configuração do hábitat é uma variável muito importante para a conectividade de comunidades de peixes entre mangues, vegetação marinha e recifes de coral. Hirschmann et al. (2015) demonstraram que especificidades de hábitats limitam a dispersão de uma espécie de peixe Neotropical entre os rios da Serra Geral e as lagoas da Planície Costeira no sistema Tramandaí no sul do Brasil (veja Malabarba & Isaía, 1992). A implicação destes resultados é que eles dão suporte à noção de que o tipo de hábitat influencia na conectividade (Tonn e Magnusson, 1982; Guimarães et al., 2014).

As lagoas costeiras no sistema Tramandaí são consideradas manchas de hábitats lênticos, conectadas por canais aquáticos. Tanto as lagoas como os canais diferem entre si morfologicamente e a composição das lagoas pode ser influenciada pelo efeito de massa (Guimarães 2009, 2013). Uma classificação baseada em valores de atrito à dispersão foi proposta para categorizar as conexões do sistema Tramandaí em três tipos: Rios (atrito baixo), Canais (atrito médio) e Valos (atrito alto), (Guimarães, 2009).

Essa categorização foi realizada por ferramentas de SIG. A distância de custo expressa a distância percorrida entre duas manchas de hábitat, ponderada pelo atrito (*friction*) à dispersão de um organismo imposto pelo tipo de hábitat representado pela conexão. Consequentemente, duas conexões com a mesma extensão poderão ter distâncias de custo diferentes caso os atritos que às compõem sejam diferentes. Os valores de distância de custo de cada lagoa foram obtidos por meio do algoritmo “*cost grow*”, disponível no SIG Idrisi Taiga (Eastman, 2009). Exemplificando, essa categorização determina que “Rios” são corpos d’água naturais com constante fluxo d’água o ano

inteiro, com uma largura maior ou igual a 3m; “Canais” são corpos d’água mais estreitos que os rios, podendo ser naturais ou construídos; e “Valos” são geralmente construídos para drenar campos ou irrigar lavouras, rasos, com pouco fluxo d’água.

Além disso, Guimarães et al. (2014) comparando a riqueza de peixes nas lagoas deste mesmo sistema, mostraram que as métricas de conectividade relacionadas à distância do mar foram mais importantes para predizer a riqueza de grupos funcionais específicos, como peixes estuarinos a peixes de água doce, do que para predizer a riqueza total.

Ambos os trabalhos mencionados (Guimarães 2009, 2013 e Guimarães et al. 2014) utilizaram nas lagoas como método de captura de peixes redes de espera e redes de arrasto.

Existe uma grande variedade de métricas de conectividade na literatura, porém a maioria dos estudos aborda somente uma delas, por isso há uma urgente necessidade de estudos que comparem diferentes abordagens de conectividade da paisagem (Kindlman & Burel, 2008). Incorporando a ideia de que a relação espécie/ambiente é determinante na distribuição de espécies em ambientes aquáticos (Heino & Mendoza, 2016) sendo os cursos d’água o único caminho relevante para dispersão dos peixes (Beisner et al., 2006) e que as conexões aquáticas interlagunares são heterogêneas e mostram-se muito importantes na estruturação da metacomunidade dos peixes no sistema Tramandaí (Guimarães 2009, 2013; Guimarães et al., 2014), este trabalho tem por objetivo investigar essas conexões, examinando a ictiofauna e sua relação com as variáveis de hábitat, e também comparar as métricas de conectividade utilizadas para este sistema com os dados amostrados *in situ* nas conexões. Especificamente, nós queremos responder as seguintes perguntas:

Quanto a composição de peixes das conexões é relacionada com a composição de peixes das lagoas?

As categorias de conexões propostas por Guimarães (2013), baseadas em valores de atrito, predizem distinção de hábitats e de composição?

A riqueza de espécies nas conexões está relacionada a variáveis temporais e espaciais?

Qual a influência das variáveis ambientais na composição da ictiofauna nas conexões?

Devido ao efeito de massa, proposto para este sistema anteriormente, e ao papel de corredor de dispersão das conexões, é esperado uma alta correlação entre a composição das lagoas e a composição das conexões a partir da utilização de uma mesma arte de pesca.

Espera-se que Rios, Canais e Valos, vão apresentar diferenças em termos de hábitats e de composição de peixes entre si.

As conexões diferem muito entre si e, de acordo com categorização baseada em valores de atrito, conexões com maior atrito apresentam um número menor de espécies. Segundo a relação área x número de espécies, espera-se que conexões maiores, largas e profundas apresentem uma maior riqueza de espécies. Também espera-se que haja variações de riqueza entre períodos quentes e frios.

As variáveis ambientais, devido à forte relação espécie/ambiente apresentada por peixes, devem ter influência na composição de espécies nas conexões. A salinidade deve ser uma destas variáveis, já que a distância do mar já foi verificada como um preditor importante para a ocorrência de espécies estuarinas nas lagoas deste sistema.

Materiais e métodos

Área de estudo

A bacia hidrográfica do rio Tramandaí está localizada no litoral norte do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil. A área cobre cerca de 2.700 quilômetros quadrados e está localizada entre as coordenadas 29°37' a 30°30' de latitude sul e 49°74' a 50°24' de longitude oeste incluindo 41 lagoas costeiras, com diferentes graus de conexão e apresenta uma única conexão com o mar por meio do estuário de Tramandaí.

A formação geológica deste sistema é recente, referente à deposição de sedimentos no período de regressões e transgressões marinhas do Holoceno (Schwarzbold & Schäfer, 1984). Tanto a erosão como a deposição pela ação do vento isolou e moldou os corpos d'água que formam as lagoas costeiras (Schäfer, 1985).

Atualmente, a parte costeira deste sistema é dividida em dois subsistemas: o subsistema ao norte do estuário de Tramandaí que não sofre influência da maré e da salinidade e drena os rios da Serra Geral que deságuam nas lagoas do norte como Itapeva e Quadros; e o subsistema ao sul do estuário de Tramandaí, composto por lagoas que sofrem com a variação de maré e com o aporte de água salgada, como as lagoas Gentil e Custódias (Schwarzbold & Schäfer, 1984).

O clima é caracterizado como subtropical úmido (Hasenack and Ferraro, 1989), com pluviosidade média anual de 1300 mm, com chuvas bem distribuídas ao longo do ano e com temperatura média anual de 20°C. Segundo a classificação dada pela resolução CONAMA n°20/86, nenhuma lagoa do sistema Tramandaí pode ser classificada como salgada (salinidade > 30ppm), e somente no estuário de Tramandaí e as lagoas Custódia e Gentil como de água salobra (salinidade entre 0,5 e 30ppm) (Wurdig, 1987).

Em termos de ictiofauna, o sistema Tramandaí tem cerca de 100 espécies de peixes de água doce conhecidos e outros ainda por descrever, totalizando cerca de um quarto das espécies de peixes de água doce encontradas no Estado do Rio Grande do Sul

(Malabarba et al., 2013), além de cerca de 40 espécies classificadas como estuarinas (Fialho, 1998). Apesar do pequeno número comparado ao total de espécies encontradas na região Neotropical, esta bacia possui uma alta diversidade biológica devido ao seu pequeno tamanho e seu alto grau de endemismo (Reis et al., 2003; Bertaco, 2014; Ferrer et al., 2015; Pereira et al., 2015).

Malabarba e Isaia (1992) dividiram o sistema Tramandaí em duas partes, considerando a ictiofauna e seus respectivos habitats: a Serra Geral, a qual é composta pelos rios Três Forquilhas e Maquiné; e a Planície Costeira composta pelo rosário de lagoas costeiras e suas conexões, incluindo o estuário de Tramandaí, a única conexão deste sistema com o oceano.

A “paisagem aquática” da planície costeira do sistema Tramandaí consiste basicamente em três tipos de habitats: as lagoas, os canais de conexão interlagunares, e o estuário (Guimarães 2009, 2013; Weiss et al., 2013,; Guimarães et al., 2014; Rocha, 2014). Tanto lagoas como conexões variam em suas características gerais como tamanho, forma e estrutura de habitat. Existem diferenças de composição de espécies mesmo entre lagoas vizinhas ou de morfologia similar, bem como existem lagoas muito diferentes em termos estruturais que apresentam alta similaridade em termos de composição, indicando o possível efeito da conectividade na composição de espécies (Guimarães, 2009, 2013; Guimarães et al., 2014). A estrutura da zona ripária das lagoas apresentou uma leve influência sobre a comunidade de peixes nas lagoas (Guimarães, 2013).

Amostragem de habitat

No total foram amostrados 56 sítios em 23 conexões (Figura 1), sendo que 33 sítios no verão (estação quente), entre os meses de dezembro de 2014 a março de 2015 e 23 réplicas no inverno (estação fria), entre os meses de junho a agosto de 2015. As conexões muito longas foram amostradas em mais de um sítio, para aumentar a representatividade dos habitats. Algumas conexões não foram possíveis de reamostrar no inverno devido à cheia. No entanto, para as análises que comparam a variação temporal, foram considerados apenas os sítios amostrados em ambas as estações. Entre os sítios amostrais, 30 foram em conexões categorizadas como Rios, 12 em Valos e 14 em Canais.

A amostragem foi padronizada em cada sítio amostral, sendo cada um com tamanho de 50 metros ao longo da margem da conexão. O levantamento de habitat foi todo realizado em campo, adaptado do levantamento de habitat proposto por Kaufmann et al. (1999), e contemplou as seguintes variáveis: largura e profundidade, medidas com trena; fluxo de água, medido com fluxômetro; salinidade, condutividade e temperatura foram medidas com um aparelho de condutivímetro (uS/cm); oxigênio

dissolvido, medido com um aparelho de oxímetro (mg/l); transparência, medida com um disco de Secchi; cobertura de plantas aquáticas e galhos e troncos, medidos por um critério de avaliação visual de acordo com o gradiente de cobertura na conexão de zero a 100% (Figura 9 em anexo) e *fishcover* (“esconderijo para peixes”), índice criado a partir da média dos valores de plantas aquáticas e galhos e troncos, já que alguns locais poderiam conter 100% de cobertura de plantas e 0% de galhos e troncos ou vice-versa.

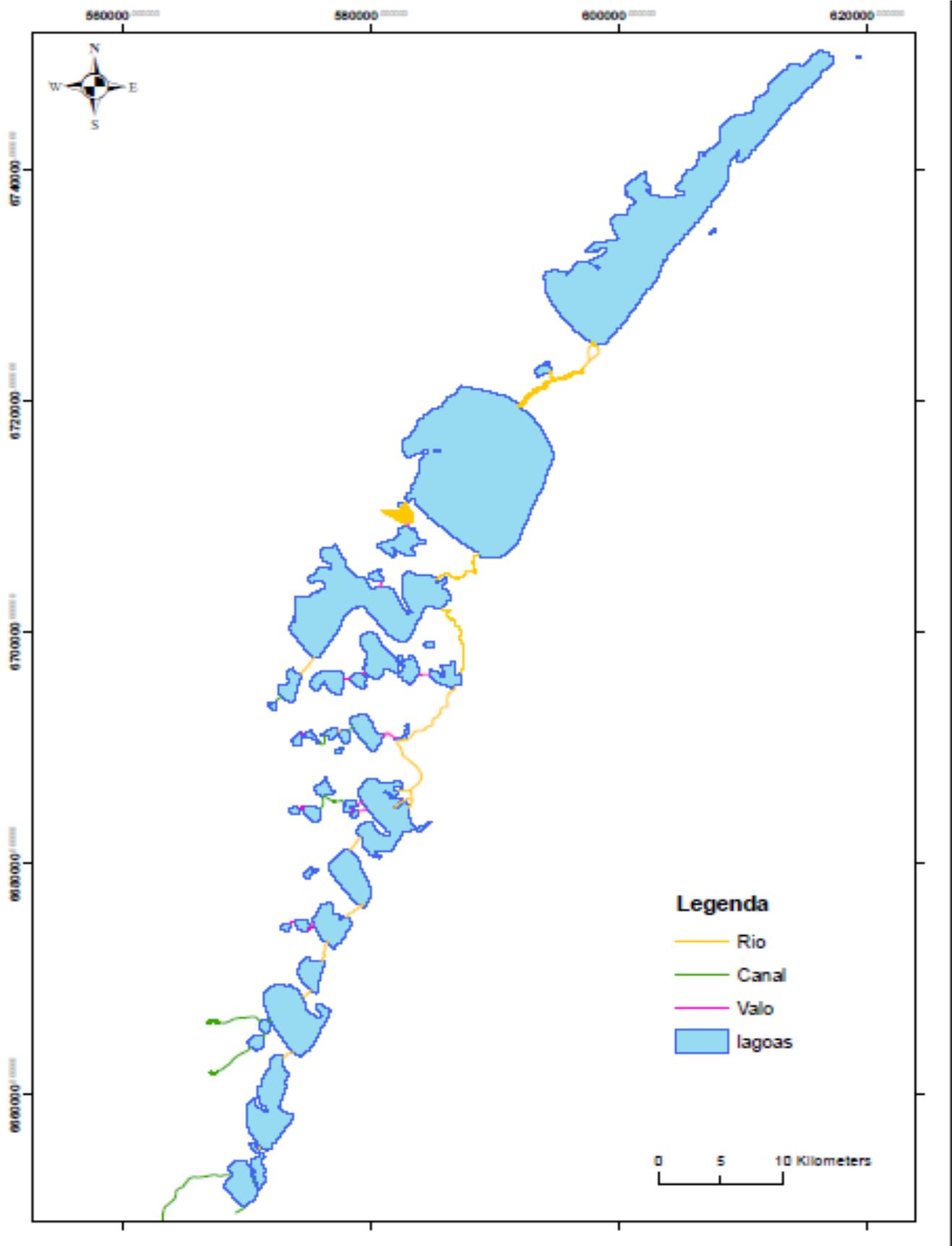


Figura 1 - Mapa mostrando as conexões amostradas e as três categorias propostas por Guimarães (2009) no sistema Tramandaí, RS.

Amostragem de peixes

Os peixes foram coletados nos mesmos 56 sítios de levantamento de hábitat de forma concomitante, também incluindo réplicas de verão e inverno.

Foram padronizados dois lances de arrasto e quinze lances de puçá em cada sítio amostral. A rede de arrasto utilizada possui 30m de largura e 1,20m de altura, com malha de multifilamento de 5mm. Só foram considerados amostragens de arrastos realizados com sucesso, ou seja, aqueles em que a rede não sofreu nenhuma deformação por objetos no fundo ou na coluna d'água e sem qualquer abertura nas margens que permitisse a perda de peixes por fuga.

Os peixes foram identificados ao nível de espécie através de chaves e guias de identificação indicados principalmente em Malabarba et al. (2013) e Fischer et al. (2011) e também com o auxílio dos pesquisadores ictiólogos do Laboratório de Ictiologia do Departamento de Zoologia da Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Os peixes foram preservados em formol 10% e fixados em álcool 70% e estão disponíveis para trabalhos e estudos futuros no Departamento de Ecologia da Universidade Federal do Rio Grande do Sul.

Análise dos dados

Todas as análises foram feitas utilizando o software livre RStudio (R Core Team, 2011) com o pacote *vegan*. A estatística descritiva foi realizada para apresentar o gradiente ambiental das conexões.

A diferença de composição de espécies entre as artes de pesca foi testada com um ANOVA com permutação (Legendre & Legendre, 2012) após transformação dos dados por $\ln(x+1)$ para diminuir o efeito da abundância. Esta análise foi feita comparando as réplicas de verão e inverno de cada sítio amostral, par a par.

O teste T pareado foi feito para comparar as diferenças na riqueza e nas variáveis ambientais entre as réplicas de verão e inverno em um mesmo sítio amostral.

Para entender a relação entre os peixes das lagoas e das conexões foi feita uma análise de correlação (Gotelli & Ellison, 2011; Legendre & Legendre, 2012) usando as frequências de ocorrência dos peixes nas lagoas e nos canais, amostradas somente com a rede de arrasto, visto que esta arte de pesca foi utilizada para compor tanto o banco de dados de peixes das lagoas como o levantamento de peixes nas conexões por este presente estudo.

Para testar a classificação proposta por Guimarães (2013) foi feita uma PCA (“*Principal Components Analysis*”) com as variáveis de hábitat e outra com a composição,

seguidos de um teste de significância (Legendre & Legendre, 2012) no intuito de verificar se há diferenças de habitats e de composição entre Rios, Canais e Valos. Esta análise foi feita com os dados padronizados por $\ln(x)$. Usamos a PCA para criar algumas variáveis-chave que caracterizam o máximo possível a variação em um conjunto de dados multivariados (Gotelli & Elisson, 2011). O atributo mais importante da PCA é que as novas variáveis não são correlacionadas entre si, separando os sítios amostrais no espaço dimensional de acordo com as variáveis que compõem os principais habitats das conexões.

Para verificar qual variável influenciou o número de espécies nas conexões foi necessário retirar a influência da abundância sobre a riqueza. Portanto, primeiramente utilizamos os resíduos extraídos da correlação riqueza/abundância como variável resposta e as variáveis ambientais como preditoras. Através do comando “*step*”, que usa o critério de AIC e seleciona de forma automática o melhor modelo, foi possível entender quais variáveis formam o melhor modelo para a riqueza nas conexões. A partir do modelo escolhido, foi realizado um teste de significância por permutação com as variáveis selecionadas uma a uma.

Para entender quais variáveis ambientais influenciaram na composição de espécies foi feita uma seleção de modelos de RDA (“*Redundancy Analysis*”) através do comando “*step*” a fim de obter o melhor conjunto de variáveis ambientais que separam as assembleias de peixes nas conexões. A RDA é uma análise de regressão multivariada, onde a matriz de composição é a variável resposta e a matriz ambiental é a variável preditora. Após a seleção foi realizado um teste de significância por permutação em cada variável para testar a regressão uma a uma. Para a matriz de composição, os dados foram transformados com $\ln(x+1)$ para diminuir o efeito de grandes variações na abundância e foram utilizadas somente variáveis com correlação menor do que 70%.

Resultados

Em todas as 56 sítios foram coletados 8604 indivíduos, sendo 62 espécies em 26 famílias juntando as duas artes de pesca utilizadas. No verão, foram coletados 7402 indivíduos em 55 espécies, e no inverno foram 1202 indivíduos em 47 espécies. As espécies mais abundantes e frequentes foram *Geophagus brasiliensis*, *Hyphessobrycon luetkenii*, *Diapoma alburnus* e *Astyanax eigenmanniorum* com ocorrência nas amostras acima de 50% e representando mais de 60% do número total de indivíduos. Espécies como *Aphyocharax anistisi*, *Astyanax sp.*, *Deutorodon stigmaturus*, *Hyphessobrycon meridionalis*, *Mimagoniates inequalis*, *Heptapterus sympterygium*, *Pseudobunocephalus iheringii*, *Brachyhypopomus draco*, *Odonthestes sp.*, *Gymnogeophagus gymnogenis* e *Centropomus paralellus* foram consideradas raras, com apenas uma única ocorrência ao longo de todo o ano (Tabela 1).

Tabela 1 – Espécies de peixes coletadas mostrando a Frequência de Ocorrência (FO), a Abundância Relativa (AR) e a presença em cada período amostral. As espécies marcadas com um * foram coletadas somente em um sítio amostral próximo ao sistema Tramandaí, em uma conexão que liga esta bacia à Bacia dos Patos.

	N	FO (%)	AR (%)	Verão	Inverno
Ordem CLUPEIFORMES					
CLUPEIDAE					
<i>Platanichthys platana</i>	19	7.55	0,22	x	x
ENGRAULIDAE					
<i>Lycengraulis grossidens</i>	85	18.87	0,99	x	x
Ordem CHARACIFORMES					
ACESTRORHYNCHIDAE					
<i>Acestrorhyncos pantaneiro</i>	4	5.66	0,05	x	x
CHARACIDAE					
<i>Aphyocharax anistisi*</i>	3	1.89	0,03		x
<i>Astyanax sp.</i>	2	1.89	0,02	x	
<i>Astyanax eigenmanniorum</i>	843	64.15	9,80	x	x
<i>Astyanax aff fasciatus</i>	261	43.4	3,03	x	x
<i>Astyanax jacuhiensis</i>	36	20.75	0,42	x	x
<i>Charax stenopterus</i>	24	13.21	0,28	x	x
<i>Cheirodon ibicuiensis</i>	445	32.08	5,17	x	x
<i>Cheirodon interruptus</i>	482	41.51	5,60	x	x
<i>Diapoma alburnos</i>	1231	54.72	14,31	x	x
<i>Deutorodon stigmaturus</i>	1	0.01	0,01	x	
<i>Hyphessobrycon boulengeri</i>	10	9.43	0,12	x	x

<i>Hyphessobrycon igneus</i>	111	26,42	1,29	x	X
<i>Hyphessobrycon luetkenii</i>	1493	67,92	17,35	x	X
<i>Hyphessobrycon meridionalis</i>	1	1,89	0,01	x	
<i>Hyphessobrycon togoi</i>	6	7,55	0,07	x	
<i>Mimagoniates inequalis</i>	1	1,89	0,01	x	
<i>Mimagoniates microlepis</i>	78	15,09	0,91	x	x
<i>Oligosarcus jenynsii</i>	16	16,98	0,19	x	x
<i>Oligosarcus robustus</i>	5	7,55	0,06	x	x
<i>Pseudocorynopoma doriae</i>	17	15,09	0,20	x	x
CRENUCHIDAE					
<i>Characidium aff zebra</i>	137	41.51	1,59	x	x
CURIMATIDAE					
<i>Cyphocarax saladensis</i>	16	9,43	0,19	x	x
<i>Cyphocarax voga</i>	6	5,66	0,07	x	x
<i>Steindachnerina biornata</i>	38	13,21	0,44	x	
ERYTHRINIDAE					
<i>Hoplias malabaricus</i>	13	11.32	0,15	x	x
Ordem SILURIFORMES					
ASPREDINIDAE					
<i>Pseudobunocephalus iheringii*</i>	3	1.89	0,03		x
CALLICHTHYIDAE					
<i>Corydoras paleatus</i>	326	20.75	3,79	x	x
HEPTAPTERIDAE					
<i>Heptapterus sympterygium</i>	1	1,89	0,01		x
<i>Pimelodella australis</i>	14	11,32	0,16	x	
<i>Rhamdia aff quelen</i>	2	3,77	0,02	x	
LORICARIIDAE					
<i>Hypostomos commersoni</i>	5	5,66	0,06	x	
<i>Hisonotus leucofrenatus</i>	70	41,51	0,81	x	x
<i>Otothyris rostrata</i>	23	15,09	0,27	x	
<i>Loricariichthys anus</i>	20	11,32	0,23	x	x
<i>Rineloricaria quadrensis</i>	69	39,62	0,80	x	x
PSEUDOPIMELODIDAE					
<i>Microglanis cibela</i>	14	15,09	0,16	x	x
TRICHOMYCTERIDAE					
<i>Homodiaetus anisitsi</i>	7	3.77	0,08	x	

Ordem GIMNOTIFORMES**HYPOPOMIDAE**

<i>Brachyhypopomus draco</i>	2	1,89	0,02		x
------------------------------	---	------	------	--	---

STERNOPYGIDAE

<i>Eingenmannia trilineata</i>	6	9,43	0,07	x	x
--------------------------------	---	------	------	---	---

Ordem CYPRINODONTIFORMES**ANABLEPIDAE**

<i>Jenynsia multidentata</i>	283	32,08	3,29	x	x
------------------------------	-----	-------	------	---	---

POECILIIDAE

<i>Phalloceros caudimaculatus</i>	217	37,74	2,52	x	x
-----------------------------------	-----	-------	------	---	---

<i>Poecilia vivípara</i>	31	9,43	0,36	x	x
--------------------------	----	------	------	---	---

Ordem ATHERINIFORMES**ATHERINOPSIDAE**

<i>Atherinella brasiliensis</i>	32	3,77	0,37	x	
---------------------------------	----	------	------	---	--

<i>Odonthestes argentinensis</i>	38	9,43	0,44	x	x
----------------------------------	----	------	------	---	---

<i>Odonthestes sp.</i>	14	1,89	0,16	x	
------------------------	----	------	------	---	--

Ordem PERCIFORMES**CENTROPOMIDAE**

<i>Centropomus parallelus</i>	1	1.89	0,01		x
-------------------------------	---	------	------	--	---

CICHLIDAE

<i>Australoheros facetus</i>	8	11,32	0,09	x	x
------------------------------	---	-------	------	---	---

<i>Cichlasoma portoalegrense</i>	5	7,55	0,06	x	
----------------------------------	---	------	------	---	--

<i>Crenicichla lepidota</i>	18	22,64	0,21	x	x
-----------------------------	----	-------	------	---	---

<i>Crenicichla maculata</i>	2	3,77	0,02	x	
-----------------------------	---	------	------	---	--

<i>Geophagus brasiliensis</i>	1617	71,70	18,79	x	x
-------------------------------	------	-------	-------	---	---

<i>Gymnogeophagus gymnogenis</i>	2	3,77	0,09		x
----------------------------------	---	------	------	--	---

<i>Gymnogeophagus lacustres</i>	8	1,89	0,02	x	x
---------------------------------	---	------	------	---	---

GERIIDAE

<i>Eucinostomus gula</i>	22	5.67	0,26	x	x
--------------------------	----	------	------	---	---

POMATOMIDAE

<i>Pomatomus saltatrix</i>	12	3.77	0,14	x	x
----------------------------	----	------	------	---	---

Ordem MUGILIFORMES**MUGILIDAE**

<i>Mugil liza</i>	236	16.98	2,74	x	x
-------------------	-----	-------	------	---	---

Ordem PLEURONECTIFORMES

PARALICHTHYIDAE

<i>Citharichthys spilopterus</i>	15	5.67	0,17		x
----------------------------------	----	------	------	--	---

Ordem GOBIIFORMES**GOBIIDAE**

<i>Ctenogobius shufeldti</i>	92	32.08	1,07	x	x
------------------------------	----	-------	------	---	---

Ordem SYNBRANCHIFORMES**SYMBRANCHIDAE**

<i>Synbranchus marmoratus</i>	5	9.43	0,06	x	x
-------------------------------	---	------	------	---	---

TOTAL	8604	-	100,00	55,00	47,00
--------------	------	---	--------	-------	-------

Ao comparar as artes de pesca, a rede de arrasto coletou 6684 indivíduos em 54 espécies, e o puçá coletou 1920 indivíduos em 47 espécies. A diferença de composição entre as artes de pesca foi significativa ($p=0,0001$). Porém, nas análises futuras que avaliam a ocorrência das espécies nas conexões e sua relação com as variáveis ambientais, os dados de ambas as artes foram consideradas juntos, no intuito de justamente aumentar a detecção das espécies dentro das conexões. As análises que comparam as ictiofaunas das lagoas com as conexões foram feitas somente com a arte de pesca utilizada em comum nos dois ambientes, ou seja, a rede de arrasto.

Algumas espécies que vivem muito próximas à margem ou dentro de aglomerados de plantas aquáticas como *Hisonotus leucofrenatus* e *Eigenmannia trilineata* foram muito condicionadas à captura com puçá, diferentemente daquelas espécies de hábitos mais pelágicos que habitam a coluna d'água como *Lycengraulis grossidens* e *Diapoma alburnus*, ou aquelas de hábito bentônico como *Rineloricaria quadrensis* e *Corydoras paleatus* que foram muito condicionadas à captura com rede de arrasto.

Houve espécies de ocorrência exclusiva para somente um período do ano. *Astyanax* sp., *Deutorodon stigmaturus*, *Hyphessobrycon meridionalis*, *Hyphessobrycon togoi*, *Mimagoniates inequalis*, *Steindachnerina biornata*, *Rhamdia aff. quelen*, *Hypostomus commersoni*, *Otothyris rostrata*, *Homodiaetus anisitsi*, *Atherinella brasiliensis*, *Odonthestes* sp., *Cichlasoma portoalegrense* e *Crenicichla maculata* foram capturadas apenas no período quente, totalizando quatorze espécies exclusivas no verão. As espécies que foram exclusivas de inverno totalizaram sete e foram *Aphyocharax anistisi*, *Pseudobunocephalus iheringii*, *Heptapterus sympterygium*, *Brachyhyopomus draco*, *Centropomus parallelus*, *Gymnogeophagus gymnogenis* e *Citharichthys spilopterus*. Contudo, os testes não paramétricos, considerando

presença/ausência, não apontaram para diferenças significativas na composição entre as estações do ano ($p>0,05$).

Todas as espécies foram coletadas anteriormente neste sistema (veja Malabarba et al. 2013), com uma única exceção de *Pseudobunocephalus iheringii*. A análise de correlação com as frequências de ocorrência no arrasto de praia indica que há uma alta correlação entre as espécies das lagoas coletadas por Guimarães (2013) com as espécies coletadas pelo presente estudo (r Pearson=0,81), conforme ilustra a Figura 3.

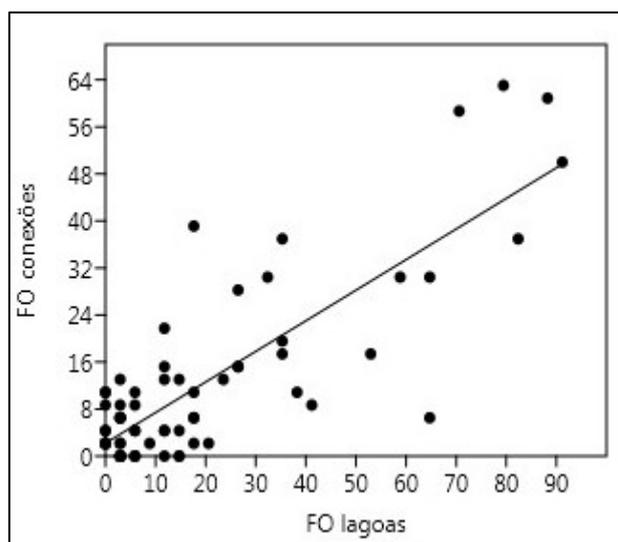


Figura 2 – Correlação da frequência de ocorrência entre as espécies coletadas nas lagoas por Guimarães (2013) e pelo presente estudo utilizando rede de arrasto como arte de pesca padrão (Linear r Pearson=0,81; $p<0,05$).

Foi testada a correlação entre as variáveis ambientais amostradas nas conexões. A análise de correlação das variáveis ambientais mostrou uma alta correlação entre a salinidade e condutividade (93,68%), e correlações menores entre salinidade e transparência (44,5%), largura e profundidade média (68%) e profundidade média e comprimento total (53,87%), outras variáveis também demonstraram um certo nível de correlação umas com as outras (Anexo). Nosso ponto de corte de variáveis foi de 70% de correlação. Portanto, a condutividade foi retirada das análises porque a salinidade já foi previamente relatada como uma variável importante para peixes estuarinos (veja Guimarães et al., 2014).

A comunidade das margens dos canais foi basicamente composta por indivíduos pequenos, com 4,63 cm de tamanho corporal médio, e com 5,71 cm de coeficiente de variação. O maior indivíduo foi uma traíra (*Hoplias malabaricus*) com 31 cm de comprimento total, e o menor foi um cará (*Geophagus brasiliensis*) com 1,6 cm de comprimento total.

As conexões mostraram-se bastante heterogêneas entre si de acordo com suas características morfométricas, limnológicas e de habitats (Tabela 2). Destaque para a variação da temperatura, chegando a 12°C no período frio e a 31°C no período quente.

Tabela 2 - Estatística descritiva mostrando o gradiente ambiental das conexões do sistema Tramandaí.

	Mínimo	Máximo	Média	Desvio Padrão	Variância	Coefficiente de variação
Comprimento (m)	190,00	15261,92	3541,10	4214,53	17762250,00	119,02
Largura (m)	2,86	98,00	28,40	20,09	403,83	70,75
Profundidade média (m)	0,18	4,20	1,80	0,94	0,89	52,30
Fluxo de água (giros/minuto)	0,00	189,00	37,80	34,95	1221,62	92,46
OD (mg/l)	0,45	10,40	6,95	1,78	3,19	25,68
Temperatura (°C)	12,00	31,00	22,79	5,91	34,93	25,93
Condutividade (uS/cm)	4,30	8000,00	348,31	1106,70	1224784,00	317,73
Salinidade (ppt)	0,00	6,50	0,22	0,92	0,85	413,76
pH	6,30	8,10	7,06	0,40	0,17	5,79
Secchi (cm)	15,00	190,00	68,30	30,87	953,02	45,20
Cobertura de plantas aquáticas	0,00	99,00	33,82	27,21	740,59	80,46
Galhos e troncos	0,00	63,00	7,36	11,57	134,09	157,39
Fishcover	0,00	50,50	20,59	15,49	239,98	75,24

Temperatura, oxigênio dissolvido, profundidade e largura tiveram variação significativa entre verão e inverno ($p < 0,05$). A temperatura foi mais alta no verão, já os níveis de oxigênio dissolvido, a profundidade e a largura foram maiores no inverno (Tabela 3).

Tabela 3 – Teste T pareado das variáveis ambientais entre as unidades amostrais amostradas no verão e inverno.

	Teste T pareado	p (significância)
Temperatura	16,47	7,43E-14
Oxigênio dissolvido	-7,088	4,14E-07
Largura	-2,836	0,009623
Profundidade	-4,724	0,0001
Fluxo de água	-1,623	0,1188
Salinidade	1,593	0,1253
Cobertura de plantas	1,9876	0,09812
Galhos e troncos	-2,3122	0,44371
<i>Fishcover</i>	-2,011	0,6002
Transparência	-0,5855	0,5641
pH	0,19199	0,84957

A PCA realizada com a matriz de variáveis ambientais transformada revelou, após teste de significância por permutação, que as categorias de Rio, Canal e Valo (Guimarães, 2013) predizem distinção de habitats ao longo do ano (Figura 5). Segundo a PCA, os primeiros três eixos somaram 56,84% da explicação, sendo que o eixo 1 (26,95%) foi mais representado pela profundidade, o eixo 2 (15,14%) pela salinidade e o eixo 3 (12,68%) pelo oxigênio dissolvido. Nota-se que as conexões categorizadas como Rio apresentam uma grande amplitude de profundidade, com uma ampla distribuição ao longo do eixo um, porém também apresenta ambientes rasos e o mesmo efeito ocorre com a salinidade ao longo do eixo dois.

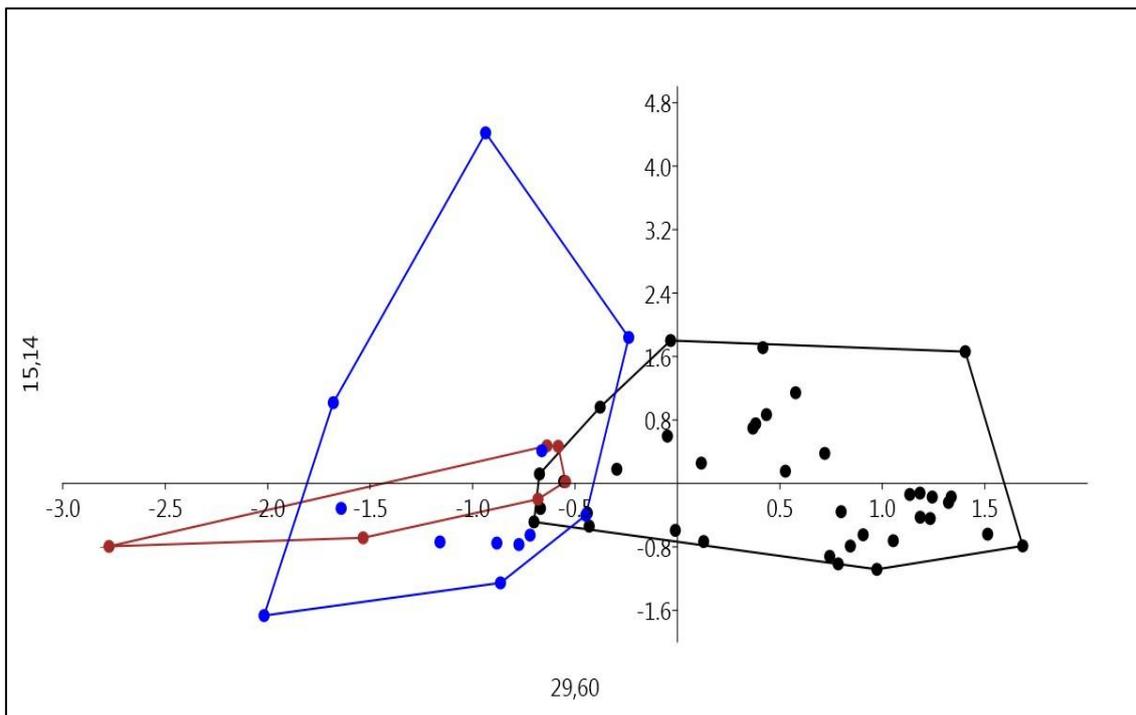


Figura 3 – PCA com as variáveis ambientais comparando Rios (preto), Canais (marrom) e Valos (azul). O teste utilizando o índice de similaridade de Gower demonstrou diferença significativa entre os grupos ($p=0,001$). Eixo 1 (26,95%) foi mais representado pela profundidade, o eixo 2 (15,14%) pela salinidade e o eixo 3 (12,68%) pelo oxigênio dissolvido

A mesma análise foi feita com a matriz padronizada de composição de espécies e, após teste de significância por permutação (Gower), e também revelou que há diferença de composição entre Rios, Canais e Valos (Figura 6).

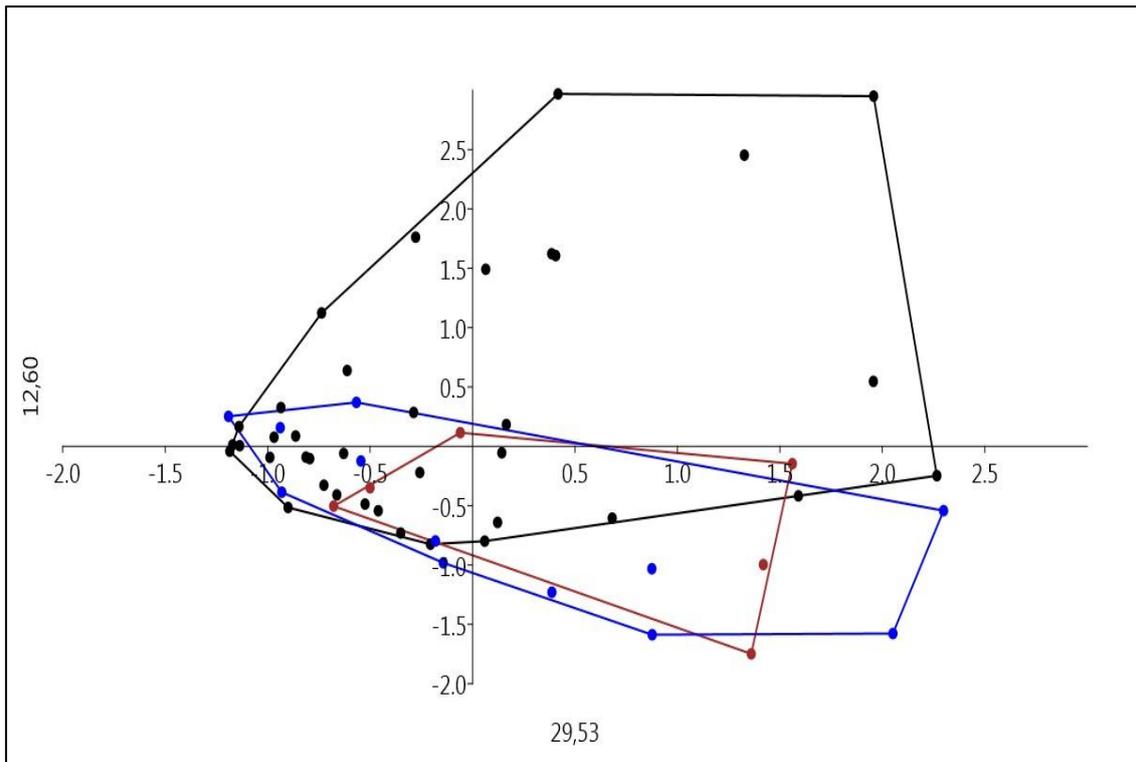


Figura 4 – PCA com a matriz de composição comparando Rios (preto), Canais (marrom) e Valos (azul). O teste utilizando o índice de similaridade de Gower demonstrou diferença significativa entre os grupos ($p=0,003$).

Foram selecionadas pelo modelo as variáveis: plantas aquáticas, fluxo de água, temperatura, salinidade e transparência. Entretanto, o teste de significância detectou que plantas aquáticas e salinidade são variáveis marginalmente significativas. As demais variáveis apresentaram significância consistente, conforme demonstrado na Tabela 2.

Tabela 4 – Variáveis ambientais preditoras para a riqueza nas conexões, do modelo selecionado, com suas respectivas significâncias (0 - ***; 0,001 - **; 0,01 - *; 0,05 - .)

	Estimativa	Erro Padrão	valor de t	Pr	
(Intercepto)	8,7965	0,5483	16,044	<2e-16	***
Plantas Aquáticas	-1,067	0,5399	-1,977	0,05385	.
Fluxo de água	-1,707	0,6526	-2,602	0,01207	*
Temperatura	2,1847	0,5272	4,144	0,00014	***
Salinidade	-2,687	11,347	-1,950	0,05716	.
Transparência	-2,104	0,7276	-2,8754	0,00566	**

Erro padrão residual: 3.748 em 48 graus de liberdade

R² múltiplo: 0.4311

R² ajustado: 0.3718

P = 3.859e-05

A temperatura mostrou uma relação positiva e o fluxo de água e a transparência uma relação negativa com a riqueza de espécies nas conexões (Figura 7). Essas variáveis foram significativas. Portanto, o número de espécies de peixes nos canais foi menor em temperaturas baixas e em locais com alta transparência e com muito fluxo de água. Entre estas três variáveis, apenas a temperatura apresentou variação temporal significativa ($p < 0,05$), demonstrando uma grande variação entre os períodos quente e frio.

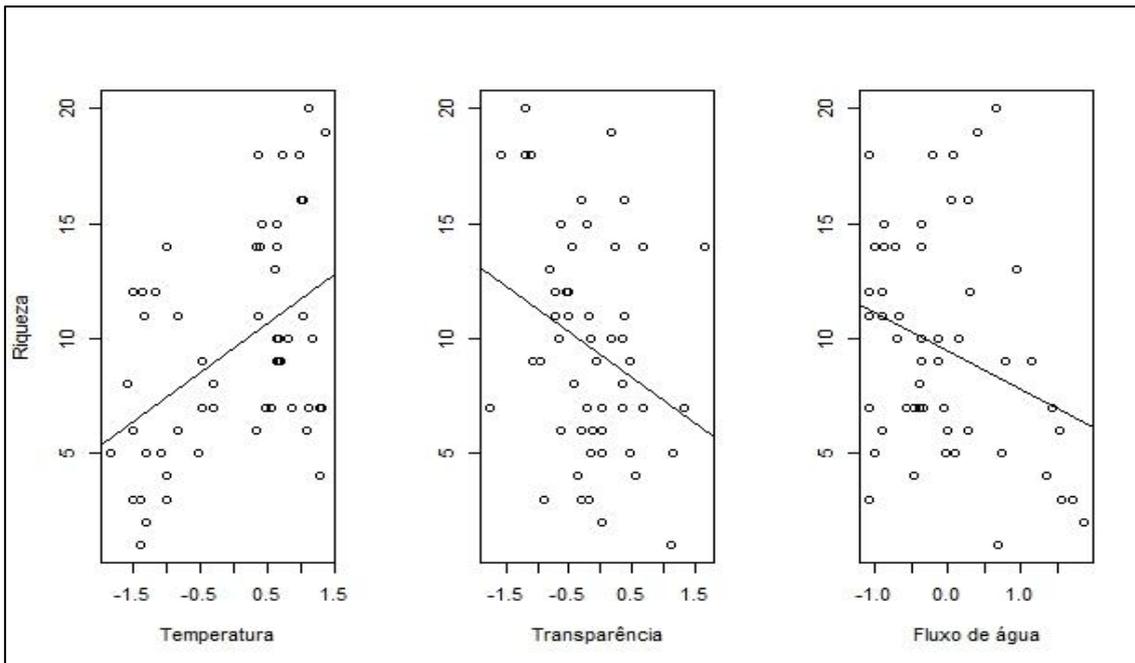


Figura 5 – A relação entre as variáveis ambientais significativas (Temperatura, Transparência e Fluxo de água) selecionadas no modelo com a riqueza de espécies nas conexões.

As variáveis salinidade e plantas aquáticas foram marginalmente significativas, porém entraram no modelo de riqueza. Ambas apresentaram relação negativa com a riqueza (Figura 8).

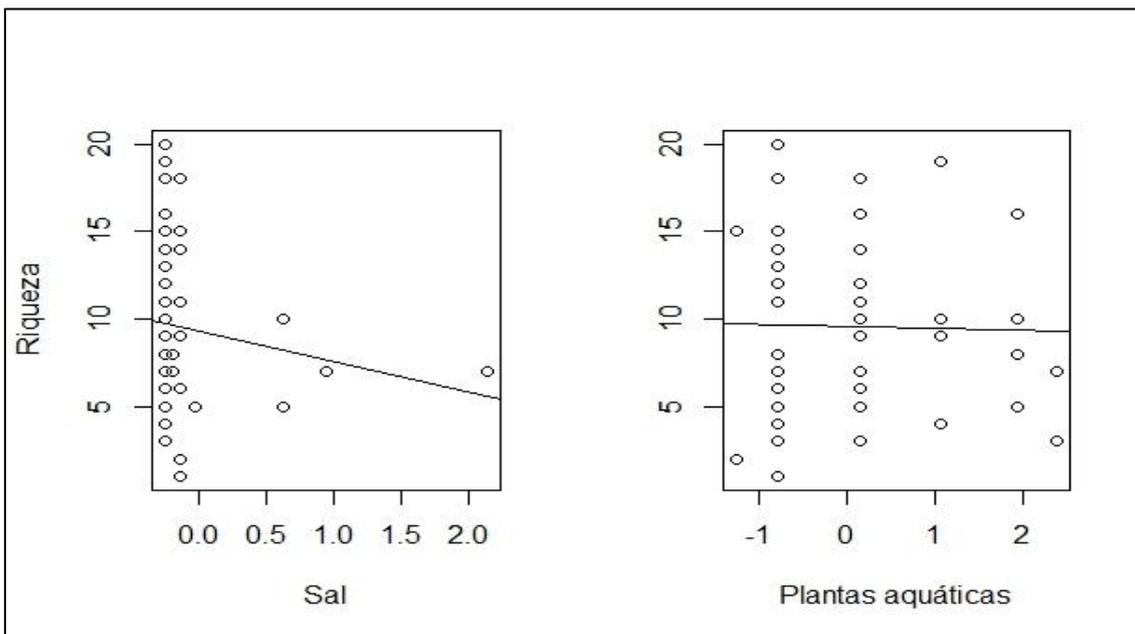


Figura 6 - A relação entre as variáveis ambientais parcialmente significativas (Salinidade e Plantas aquáticas) selecionadas no modelo com a riqueza de espécies nas conexões.

Primeiramente a análise de seleção de RDA foi feita para o ano inteiro. Neste caso, o melhor modelo de RDA contemplou a temperatura e galhos e troncos. O teste de significância por permutação revelou que ambas variáveis são significativas (Figura 9). O valor de partição de variância foi de 13,74% sendo que o primeiro eixo da RDA representou 68,28% da explicação com a temperatura sendo mais representativa e o segundo eixo da RDA representou 31,72% da explicação, com galhos e troncos sendo mais representativo.

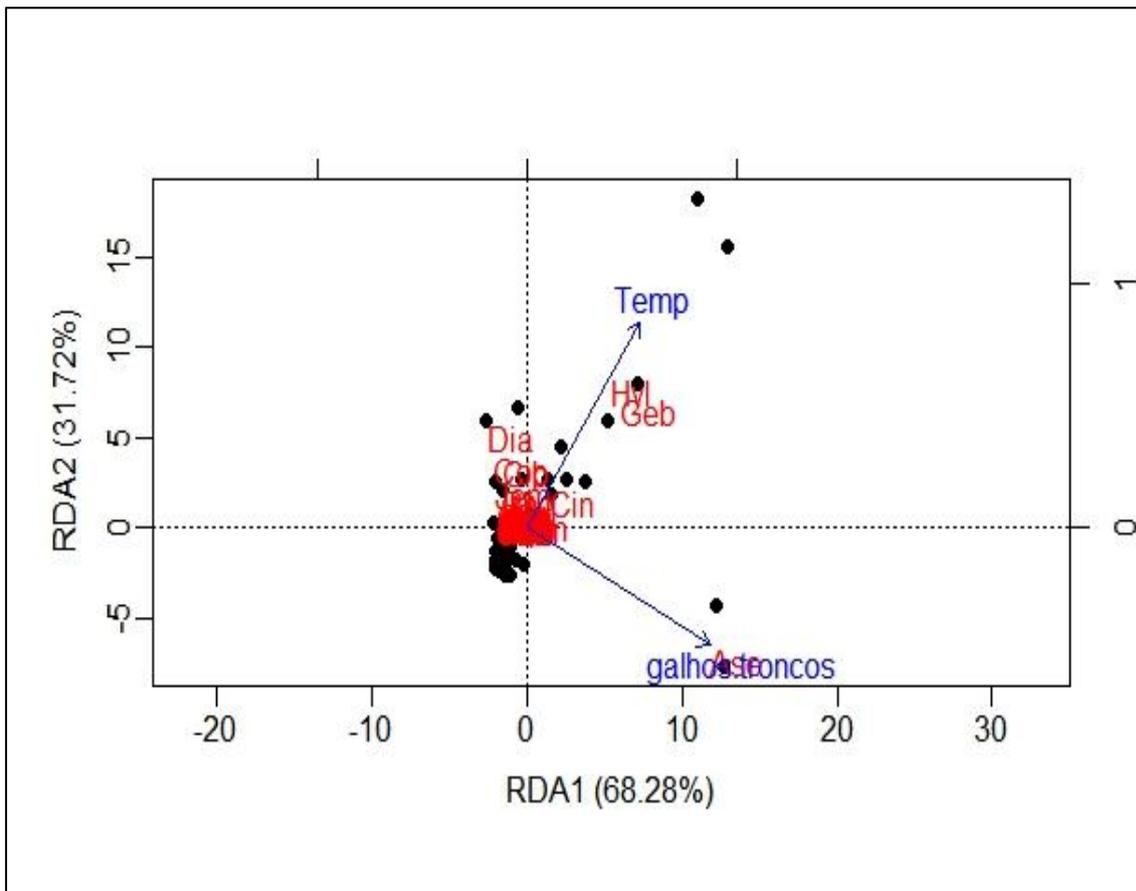


Figura 7 – RDA selecionada pelo AIC com as variáveis significativas. As siglas representam as espécies, os pontos pretos as unidades amostrais e as setas azuis as variáveis ambientais.

Para o período de verão, o melhor modelo de RDA contemplou largura, fluxo de água, oxigênio dissolvido, temperatura e salinidade como variáveis ambientais, O valor de partição de variância foi de 23,80% sendo que o primeiro eixo da RDA representou 40,91% da explicação com a salinidade sendo mais representativa e o segundo eixo da RDA representou 30,67% da explicação, com o fluxo de água sendo mais representativo (Figura 10).

Discussão

Apesar da grande diferença em termos ambientais, os peixes das conexões foram muito correlacionados com os peixes das lagoas (considerando uma mesma arte de pesca), corroborando nossa hipótese de que a composição das conexões seria semelhante à composição das lagoas. Essa alta correlação (81%) indicou que, de maneira geral, espécies muito frequentes nas lagoas são também muito frequentes nas conexões. Com isso, é possível afirmar que o efeito de massa (Leibold et al., 2004) condiciona boa parte da metacomunidade de peixes do sistema Tramandaí, conforme foi proposto por Guimarães (2013) e Guimarães et al. (2014).

Sob a ação do efeito de massa, uma espécie pode estar presente em um hábitat mesmo não sendo um bom competidor em nenhum dos nichos disponíveis, contanto que a espécie seja abundante em algum outro local que possa atuar como fonte de indivíduos para as áreas dreno (Mouillot, 2007). Entretanto, é extremamente difícil categorizar uma metacomunidade sobre apenas um único paradigma (Winegardner et al., 2012) e que provavelmente outros paradigmas operam em conjunto, alternando sua relevância, sobre a metacomunidade. O paradigma de seleção de espécies também pode operar no sistema Tramandaí, partindo do princípio de que há uma heterogeneidade dos fatores ambientais e da oferta de nicho nas conexões, oferecendo barreiras ou promovendo a dispersão dependendo das características de cada espécie frente a esse gradiente ambiental. Ou seja, as condições ambientais “selecionam” quem dispersa ou não pela estrutura de conexão.

De maneira geral, o efeito da seleção de espécies atuou principalmente na limitação da dispersão dos peixes nas conexões deste sistema. Este efeito foi variável ao longo de um ano e provavelmente sensível às mudanças no clima. O fenômeno climático de aquecimento das águas do Pacífico - El Niño, que promove aumento da pluviosidade na região Sul do Brasil, já teve sua influência relatada sobre a ictiofauna do estuário da Laguna dos Patos (Garcia et al., 2003), diminuindo a salinidade do local e aumentando a presença de peixes típicos de água doce. Porém, o efeito de massa acaba equilibrando a ação dos filtros ambientais, fazendo com que aquelas populações abundantes ou mais generalistas sejam menos influenciadas pela heterogeneidade ambiental das conexões (Verberk et al., 2010; Siqueira et al., 2012), evidenciando que as espécies mais raras podem ser as primeiras a sofrer com alterações mais abruptas na estrutura do hábitat das conexões.

O tamanho corporal dos peixes coletados foi pequeno. A comunidade foi composta por indivíduos adultos e jovens de espécies pequenas, e juvenis e jovens de espécies grandes. Isso pode ser reflexo do efeito das artes de pesca empregadas no estudo, que basicamente acessam as regiões próximas à margem das conexões. As margens dos ambientes aquáticos são bastante conhecidas por serem áreas de berçário tanto para espécies grandes como pequenas, e servem como área de refúgio contra predação

(Silva, 1982; Chick & McIvor, 1997; Garcia & Vieira, 1997; Agostinho et al., 2003; Grown et al., 2003; Artioli et al., 2009; Casatti et al., 2012).

Houve diferença entre Rios, Canais e Valos na disponibilidade de habitats. Isso significa que Rios e Valos, Rios e Canais, e Canais e Valos não compartilham os mesmos tipos de habitats e potencialmente não abrigam as mesmas espécies relacionadas às variáveis ambientais que estruturam estes habitats. Portanto, uma espécie de peixe, ao acessar uma conexão do tipo Rio, vai se deparar com condições e recursos diferentes daqueles que encontraria em um Valo ou Canal. Isso tem um reflexo evidente quando comparamos a composição de espécies entre essas categorias, já que os resultados mostram que há diferenças também na composição entre conexões classificadas como Rios, Canais ou Valos, indicando que os habitats exercem influência sobre a composição de espécies que utilizam o ambiente.

Generalizações de conectividade baseadas em valores de atrito que não consideram a relação organismo/ambiente podem distorcer ou não considerar de forma apropriada o conceito de conectividade funcional (Medina & Vieira, 2007), porém, a categorização proposta para o Sistema Tramandaí engloba implicitamente o gradiente ambiental entre as conexões, principalmente alguns dos mais importantes como comprimento, profundidade, largura e *fishcover*. Esta categorização pode ser complementada com as variáveis ambientais que demonstraram ser importantes na seleção das espécies ao longo das conexões (transparência, fluxo de água, oxigênio dissolvido, salinidade e temperatura) como revelaram os modelos de riqueza e também de RDA. Para algumas variáveis ambientais foram detectadas uma correlação de mais de 50%, o que pode ser mais bem explorado por futuros modelos de atrito para uma categorização das conexões mais detalhada, como, por exemplo, a relação direta da profundidade com a largura e o comprimento; e a relação inversa de temperatura com o oxigênio dissolvido.

Quando avaliamos o número de espécies nossa hipótese é de que, baseados na premissa dos valores de atrito, conexões com maior volume de água apresentariam uma maior riqueza de peixes, já que ofereceriam menor atrito à dispersão. No entanto, conforme os resultados, nenhuma variável morfométrica foi incluída no melhor modelo selecionado, sendo a temperatura, transparência e fluxo de água as variáveis significativas e salinidade e plantas aquáticas parcialmente significativas do modelo selecionado.

A temperatura foi muito significativa, apresentando uma relação direta com o número de espécies coletadas, indicando que as conexões são mais acessadas no verão, quando a água está mais quente. Podemos relacionar isso às questões metabólicas, como o custo de organismos ectotérmicos em manterem-se ativos em temperaturas baixas e também pelo fato de ser no verão o período de maior investimento reprodutivo destas espécies. Podemos concluir que esta variável exerce uma influência

sazonal na dispersão, já que a variação de temperatura é bastante evidente entre o verão e o inverno, e que todas as conexões estão quentes ou frias conforme a época do ano, sem ter uma variação espacial específica.

A transparência, todavia, apresentou uma relação inversa com a riqueza, ou seja, quanto mais turbida a água da conexão, mais espécies de peixes estarão presentes. Isso pode estar relacionado com falta de nutrientes disponível na coluna d'água em condições de alta transparência, fornecendo menos recursos para a cadeia trófica e consequentemente diminuindo o número de níveis tróficos e espécies. A disponibilidade de nutrientes é um limitante clássico para a diversidade aquática e já foi detectada como muito influente na estruturação e riqueza da ictiofauna das lagoas do sistema Tramandaí (Artioli, 2012). Esta variável não é marcadamente sazonal, ou seja, as conexões variam sua transparência de forma espacial e não temporal.

O fluxo de água foi outra variável incluída do modelo e, como a transparência, apresentou uma relação inversa com a riqueza. Esta também é uma variável que já foi apontada como um importante preditor para a diversidade de peixes em ambientes aquáticos (Meffe & Sheldon, 1988; Freitas & Garcez, 2004; Thomaz et al., 2007; Cassatti et al., 2012). Embora os resultados indiquem que o fluxo de água funcione como uma barreira para a dispersão de peixes incapazes de nadar contra a corrente ou de manter sua posição na coluna d'água, esta variável também favorece a ocorrência de espécies adaptadas a esta condição hidrodinâmica. Espécies que apresentam o corpo com achatamento dorso-ventral ou de formato fusiforme sofrem menos arrasto (*drag*) em ambientes com muita energia hidráulica (Cassatti & Castro, 2006; Neves 2009), diminuindo o custo metabólico de manutenção da posição (Facey & Grossman, 1989). Em períodos de muito fluxo de água, é provável que todas aquelas espécies não adaptadas a tal condição sejam carregadas até ambientes de menor energia (lagoas), como ocorre com as larvas de peixes em grandes reservatórios (Nakatani et al., 2005). Esta variável também não possui variação temporal significativa, sugerindo que este seja também um filtro de variação espacial.

A salinidade, apesar de marginalmente significativa, mostra-se como um empecilho a ocorrência das espécies de água doce, já que poucas são tolerantes a esta condição, como as estuarinas e estuarinas dependentes (Ramos & Vieira, 2001; Fischer et al., 2011), promovendo a diminuição do número de espécies em conexões com influência salina. A cobertura de plantas aquáticas também foi parcialmente significativa e demonstrou pouca variação da riqueza ao longo do gradiente de cobertura vegetal. Possivelmente uma grande densidade de plantas aquáticas dificulta a passagem de algumas espécies, diminuindo o espaço para natação e ocupação de grandes cardumes, reduzindo a riqueza àquelas espécies menores e mais associadas à vegetação aquática.

Portanto, a riqueza nas conexões é direcionada pelas condições do hábitat, isso indica um efeito de filtro abiótico sobre o processo de dispersão das espécies ao longo do sistema (Poff, 1997), selecionando aquelas capazes de se adaptar em relação à variação de temperatura, transparência, fluxo de água, salinidade e cobertura de plantas aquáticas, refutando nossa hipótese de que variáveis morfológicas seriam preditoras da riqueza de peixes. Podemos afirmar que conexões mais estreitas e rasas não apresentaram necessariamente um número menor de espécies, e não atuaram como filtro obrigatório às espécies em geral. Conexões de água quente, turbida e de pouco fluxo foram as mais ricas em espécies, porém não englobaram todas as espécies do sistema, já que determinados grupos estiveram associados a condições opostas a estas.

A salinidade é um fator especialmente importante na conectividade deste sistema pois muitas espécies não possuem tolerância a esta condição, sendo que Guimarães et al. (2014) já haviam apontado para a importância da distância do mar como fator chave para a riqueza de espécies estuarinas e marinhas nas lagoas deste mesmo sistema e Artioli (2012) mostrou uma clara divisão na ocorrência algumas espécies de peixes em dois subsistemas: Subsistema Norte, ao norte do estuário de Tramandaí; e Subsistema Sul, ao sul do estuário de Tramandaí. Isso indica que conectividade geral desta bacia possui um filtro bem caracterizado espacialmente na região estuarina para determinadas espécies. Conforme já mencionado, tal filtro, mesmo sendo espacialmente definido, pode sofrer variações significativas ante fenômenos climáticos globais, sendo menos influente em períodos com alta pluviosidade.

Quando utilizamos a análise de RDA, nós esperávamos que a relação espécie/ambiente condicionasse a diferentes composições de peixes das conexões. As variáveis de hábitat influenciaram na composição de peixes em 13,74% durante o ano inteiro, 23,80% durante o verão e 8% no inverno, quando as conexões foram aparentemente menos acessadas pelos peixes. Estes valores de partição de variação, apesar de aparentemente baixos, estão de acordo com trabalhos similares (Pérez-Ruzafa et al., 2007; Sharma et al., 2011). Este resultado mostra que há influência do gradiente ambiental na ictiofauna dos canais, promovendo um efeito *turn-over* na composição. As espécies mais abundantes no sistema (e.g. efeito de massa) acabam sofrendo menos influência da heterogeneidade ambiental dos canais (Verberk et al., 2010; Siqueira et al., 2012),

Durante o ano, a temperatura influenciou muito na composição das espécies, sugerindo que algumas dessas estão mais presentes em épocas quentes e outras em épocas frias. Galhos e troncos também foram significativos para a composição ao longo do ano, e favoreceram a ocorrência de espécies em particular, mesmo em estações frias, como *Astyanax eingenmaniorum* que apresentou uma alta associação com esta variável, sugerindo que esta espécie se utiliza desta estrutura ambiental para

dispersar pela paisagem como *stepping-stones*, e que a variação na temperatura não prejudicou tanto sua ocorrência contanto que estas estruturas estivessem presentes. Esta associação pode ser uma mescla complexa de diminuição do efeito hidráulico (Angermeier & Karr, 1984), refúgio (e.g. anti predação) e hábitos alimentares (Jackson et al., 2001). *Geophagus brasiliensis*, *Hyphessobrycon luetkenii* e *Cheirodon interruptus* também demonstraram um nível de associação considerável com esta variável, sendo todas estas espécies abundantes e frequentes nas conexões do sistema.

No verão, quando temos a maior diversidade de peixes nas conexões, a largura, fluxo de água, oxigênio dissolvido e a salinidade foram os melhores preditores para a composição de espécies nas conexões. De forma especulativa, foi possível observar que espécies que formam grandes cardumes e com alta capacidade de natação com corpos fusiformes estão muito associadas a conexões largas, como *Lycengraulis grossidens* e *Diapoma alburnus*. Espécies bentônicas com estruturas anatômicas próprias de fixação no substrato (*Corydoras paleatus* e *Ctenogobius shufeldti*) ou de corpo comprimido dorso-ventralmente (*Loricariichthys anus*) apresentaram associação com ambientes com alto fluxo de água. Algumas espécies apresentaram forte associação a ambientes rasos com baixos níveis de oxigênio dissolvido, tais como *Astyanax eingenmaniorum*, *Geophagus brasiliensis*, *Mimagoniates microlepis*, *Hyphessobrycon luetkenii*, o que pode estar relacionado aos seus hábitos alimentares de consumo de restos de plantas, insetos e macroinvertebrados tanto na superfície como no substrato (Vilella et al., 2002; Gracioli et al., 2003; Lampert et al., 2003; Abelha & Goulart, 2004; Saccol-Pereira, 2008) ou com sua grande abundância no sistema (à exceção de *Mimagoniates microlepis*). A salinidade também foi importante para diferenciar a composição de espécies, obviamente ambientes salinos abrigam somente as espécies mais tolerantes a esta condição, como a estuarina *Mugil liza* e algumas de associação já conhecida com este tipo de condição como *Hyphessobrycon togoi* (Fialho, 1998; Malabarba et al., 2013).

No inverno, a RDA selecionada não incluiu nenhuma variável significativa após o teste de permutação. É difícil prever a composição de peixes baseada em variáveis ambientais neste período do ano, inclusive o nível de partição foi de apenas 8%. Isso se deve ao baixo número de indivíduos coletados, e também a pouca riqueza amostrada em cada sítio durante os meses frios. Podemos apenas afirmar que as margens das conexões estão mais vazias nos meses frios, sem nenhum efeito ambiental detectável a não ser a própria diminuição da temperatura.

Quando juntamos os resultados do gradiente ambiental das conexões, com as variáveis selecionadas pelo modelo de riqueza e com os modelos de RDA (composição), vimos que houve um gradiente espacial e temporal na estrutura ambiental e também nas espécies de peixes das conexões deste sistema. Determinadas variáveis foram importantes para a composição das espécies nas

conexões (temperatura, transparência, fluxo de água, largura, oxigênio dissolvido e salinidade) e algumas delas apresentaram diferenciação em termos de hábitat entre as conexões (comprimento, largura, profundidade, *fishcover*, cobertura de plantas aquáticas, salinidade, transparência e oxigênio dissolvido), indo ao encontro da ideia de que a estrutura do hábitat é um importante seletor para o grau de conectividade (Tonn e Magnusson, 1982; Guimarães et al., 2014) e age também como limitante à dispersão pelos canais, o que é um fator chave na estruturação de comunidades de peixes (Drakou et al., 2009).

Portanto, podemos concluir que o ambiente das conexões nem sempre foi permeável a todas as espécies, já que não houve homogeneidade (espacial e temporal) morfométrica, de habitats disponíveis e de aspectos físico-químicos. Isso indica que modelos de conectividade mais precisos devem incorporar não somente os aspectos morfométricos das conexões (mesmo estes sendo úteis para classificar diferentes tipologias de habitats), mas também as diferentes relações espécie/ambiente condicionadas não somente às variações ambientais espaciais como também às variações temporais. Outros fatores como as relações biológicas inter e intra específicas e a capacidade reprodutiva das espécies podem explicar o restante do efeito de ocorrência dos peixes ao longo do sistema estudado.

Em termos de manejo e gestão ambiental, baseados nos paradigmas de metacomunidades, uma política de conservação eficiente deve contemplar ambos os efeitos: efeito de massa e seleção de espécies. No caso do efeito de massa, é importante preservar uma alta densidade regional das diferentes populações de peixes, maximizar a dispersão mantendo a conectividade entre os habitats e promover a diversidade regional de habitats para assegurar que cada espécie possua ambientes onde são boas competidoras e, considerando a influência da seleção de espécies, é importante preservar não somente os habitats das lagoas, mas principalmente a diversidade e heterogeneidade dos habitats ao longo das conexões, além de preservar a qualidade da água ao longo do sistema, mantendo inclusive a inclusive o aporte de água salgada (Mouillot, 2007).

Referências bibliográficas

Abelha MCF & Goulart E (2004) Oportunismo trófico de *Geophagus brasiliensis* (Quoy & Gaimard, 1824) (Osteichthyes, Cichlidae) no reservatório de Capivari, estado do Paraná, Brasil. *Acta Scientiarum*, 26, 37-45.

Adriaensen F, Chardon JP, DeBlust G, Swinnen E, Villalba S, Gulinck H & Matthysen E, (2003) The application of 'least-cost' modelling as a functional landscape model. *Landscape and Urban Planning*, 64, 233–247.

Agostinho AA, Gomes LC & Júlio jr HF (2003) Relações entre macrófitas e fauna de peixes. In: Thomaz SM & Bini LM eds. *Ecologia e manejo de macrófitas aquáticas*. Maringá, EDUEM, 261-279.

Angermeier PL & Karr JR (1983) Fish communities along environmental gradients in a system of tropical streams. *Environmental Biology of Fishes*, 9, 117-135.

Artioli LGS, Vieira JP, Garcia AM & Bemvenuti MA (2009) Distribuição, dominância e estrutura de tamanhos da assembleia de peixes da lagoa Mangueira, sul do Brasil. *Iheringia, Série Zoologia*, Porto Alegre, 99, 409-418.

Artioli LGS (2012) As assembleias de peixes da zona litoral de lagoas costeiras subtropicais do sistema do rio Tramandaí/RS: aspectos amostrais, variações espaciais e temporais de descritores ecológicos e suas relações com a variabilidade ambiental. Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal como requisito parcial à obtenção do Título de Doutor em Biologia Animal. Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brasil.

Aufret AG, Plue J & Cousins SAO (2015) The spatial and temporal components of functional connectivity in fragmented landscapes. *AMBIO*, 44, 51–59.

Baguette M & Dyck HV (2007) Landscape connectivity and animal behavior: functional grain as a key determinant for dispersal. *Landscape Ecology*, 22, 1117–1129.

Beisner BE, Peres-Neto PR, Lindstrom ES, Barnett A & Longui ML (2006) The role of environmental and spatial processes in structuring lake communities from bacteria to fish. *Ecology*, 87, 2985–2991.

Bélisle M (2005) Measuring landscape connectivity the challenge of behavioral landscape ecology. *Ecology*, 86, 1988–1995.

Bertaco VA (2014) *Astyanax douradilho*, a new characid fish from the rio Tramandaí system, southern Brazil (Characiformes: Characidae). *Zootaxa*, 3794, 492-500.

Bonte D, Dyck HV, Bullock JM, Coulon A, Delgado M, Gibbs M, Lehouck V, Matthysen E, Mustin K, Saastamoinen M, Schtickzelle N, Stevens VM, Vandewoestijne S, Baguette

M, Barton K, Benton TG, Chaput-Bardy A, Clobert J, Dytham C, Hovestadt T, Meier CM, Palmer SCF, Turlure C & Travis JMJ (2012) Costs of dispersal. *Biological Reviews*, 87, 290 – 312.

Bouvier LD, Cottenie K & Doka SE (2009) Aquatic connectivity and fish metacommunities in wetlands of the lower Great Lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 66, 933-948.

Cassatti L, Teresa FB, Gonçalves-Souza T, Bessa E, Manzotti AR, Gonçalves CS & Zeni JO (2012) From forests to cattail: how does the riparian zone influence stream fish? *Neotropical Ichthyology*, 10, 205-214.

Cassatti L & Castro RMC (2006) Testing the ecomorphological hypothesis in a headwater riffles fish assemblage of the rio São Francisco, southeastern Brazil. *Neotropical Ichthyology*, 4, 203 – 214.

Chick JH & McIvor CC (1997) Habitat selection by three littoral zone fishes: effects of predation pressure, plant density and macrophyte type. *Ecology of Freshwater Fish*, 6, 27-35.

Crooks K & Sanjayan M (2006) *Connectivity Conservation*. Cambridge University Press, Cambridge.

Drakou EG, Bobori DC, Kallimanis AS, Mazaris AD, Sgardelis SP & Pantis D (2009) Freshwater fish community structured more by dispersal limitation than by environmental heterogeneity. *Ecology Freshwater Fish*, 18, 369–379.

Dorenbosch M, Verberk WCEP, Nagelkerken I & van der Velde G (2007) Influence of habitat configuration on connectivity between fish assemblages of Caribbean seagrass beds, mangroves and coral reefs. *Marine Ecology Progress Series*, 334, 103 – 116.

Eastman JR (2006) *IDRISI Andes, Guide to GIS and Image Processing*, Clark University, 328.

Facey DE, Grossman GD (1989) The metabolic cost of maintaining position for four North American stream fishes: effects on season and velocity. *Physiological Zoology* 63, 757 – 766.

Fernandes R, Gomes LC, Pelicice FM & Agostinho AA (2009) Temporal organization of fish assemblages in floodplain lagoons: the role of hydrological connectivity. *Environmental Biology of Fish*, 85, 99–108.

Ferrer J, Donin LM & Malabarba LR (2015) A new species of *Ituglanis* Costa & Bockmann, 1993 (Siluriformes: Trichomycteridae) endemic to the Tramandaí-Mampituba ecoregion, southern Brazil. *Zootaxa* 4020, 375-389,

Fialho CB (1998) Estudo da ictiofauna da lagoa das Custódias, Tramandaí, Rio Grande do Sul, Brasil. São Carlos. UFSCar, Tese (Doutorado em Ecologia e Recursos Naturais). p 206.

Fischer LG (2011) Peixes estuarinos e costeiros / Luciano Gomes Fischer, Luiz Eduardo Dias Pereira, João Paes Vieira. - 2. ed. – Rio Grande : Luciano Gomes Fischer.

Freitas CEC & Garcez RCS (2004) Fish community of natural channels between floodplain lakes and Solimões-Amazonas river (Amazon-Brazil). Acta Limnologica Brasileira, 16, 272-280.

Fullerton AH, Burnett KM, Steel EA, Flitcroft RI, Pess GR, Feist BE, Torgersen CE, d. j. Miller DJ & Sanderson BL(2010) Hydrological connectivity for riverine fish: measurement challenges and research opportunities. Freshwater Biology, 1–23.

Garcia AM & Vieira JP (1997) Abundância e diversidade da assembleia de peixes dentro e fora de uma pradaria de *Ruppia maritima*, no estuário da Lagoa dos Patos (RS-Brasil). Revista Atlântica, 19, 161-181.

Garcia AM, Vieira JP & Winemiller KO (2003) Effects of 1997–1998 El Niño on the dynamics of the shallow-water fish assemblage of the Patos Lagoon Estuary (Brazil). Estuarine, Coastal and Shelf Science, 57, 489–500.

Guimarães TRF, Hartz SM & Becker FG (2014) Lake connectivity and fish species richness in southern Brazil coastal lakes. Hydrobiologia, 740, 207 – 217.

Guimarães TFR (2013) Influência de variáveis de paisagem sobre a riqueza e composição de assembleias de peixes em lagoas costeiras no Sul do Brasil. Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia, do Instituto de Biociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ecologia.

Guimarães TFR (2009) Conectividade e padrões de riqueza e diversidade de espécies de peixes nas lagoas do litoral norte do Rio Grande do Sul, Brasil. Trabalho de Conclusão de Curso de Graduação. Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brasil.

Gorman OT & Karr JR (1978) Habitat structure and stream fish communities. Ecology, 59, 507-515.

Gotelli NJ & Ellison AM (2011) Princípios de estatística em Ecologia. Artmed, Porto Alegre, 683p.

Graciolli G, Azevedo MA & Melo FAG (2003) Comparative study of the diet of Glandulocaudinae and Tetragonopterinae (Ostariophysi: Characidae) in a small stream in southern Brazil. Studies on Neotropical Fauna and Environment, 38, 95- 103.

Growns I, Gehrke P, Astles KL & Pollard DA (2003) A comparison of fish assemblages associated with different riparian vegetation types in the Hawkesbury-Nepean River system. *Fisheries Management and Ecology*, 10, 209-220.

Hasenack H & Ferraro L (1989) Considerações sobre o clima da região de Tramandaí, RS. *Pesquisas*, 22, 53-70.

Heino J (2013) Does dispersal ability affect the relative importance of environmental control and spatial structuring of littoral macroinvertebrate communities? *Oecologia*, 171, 971–980.

Heino J & Mendoza G (2016) Predictability of stream insect distributions is dependent on niche position, but not on biological traits or taxonomic relatedness of species. *Ecography*, 39, 001–011.

Hirschmann A, Malabarba LR, Thomaz AT & Fagundes NJR (2015) Riverine habitat specificity constrains dispersion in a Neotropical fish (Characidae) along Southern Brazilian drainages. *Zoologica Scripta*, Royal Swedish Academy of Sciences, 1 – 9.

Hohausová E, Lavoy RJ & Allen MS (2010) Fish dispersal in a seasonal wetland: influence of anthropogenic structures. *Marine and Freshwater Research*, 61, 682– 694.

Jackson DA, Peres-Neto PR & Olden JL (2001) What controls who is where in freshwater fish communities – the roles of biotic, abiotic, and spatial factors. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 58, 157-170.

Kaufmann FR, Levine P, Robison EG, Seeliger C & Peck DV (1999) Quantifying physical habitat in wadeable streams. EPA - U.S. Environmental Protection Agency, Washington, D.C., 620, R-99, 003.

Kaufmann FR, Peck DV, Paulsen SG, Seeliger CW, Hughes RM, Whittier TR & Kamman NC (2014) Lakeshore and littoral physical habitat structure in a national lakes assessment. *Lake and Reservoir Management*, 30, 192-215.

Kennard, Olden JD, Arthington AH, Pusey BJ & Poff NL(2007) Multi-scale effects of flow regime and habitat and their interaction on fish assemblage structure in eastern Australia. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 64, 1346–1359.

Kindlmann P & Burel F (2008) Connectivity measures: a review. *Landscape Ecology*, 23, 879–890.

Kruk C, Rodríguez-Gallego L, Meerhoff M, Quintans F, Lacerot G, Mazzeo N, Scasso F, Paggi JC, Etna P & Marten S (2009) Determinants of biodiversity in subtropical shallow lakes (Atlantic coast, Uruguay). *Freshwater Biology*, 54, 2628–2641.

Lampert VR, Azevedo MA & Fialho CB (2003) Hábito alimentar de *Mimagoniates microlepis* Steindachner, 1876 (Characidae: Glandulocaudinae) do canal de ligação entre as lagoas Emboaba e Emboabinha, Rio Grande do Sul, Brasil. Comunicações do Museu Ciências e Tecnologia da PUCRS, Série Zoologia, 16, 3-16.

Legendre P & Legendre L (2012) Numerical Ecology. Third English edition. Elsevier, Amsterdam, the Netherlands 990 pp.

Leibold MA, Holyoak M, Mouquet N, Amarasekare P, Chase JM, Hoopes MF, Holt RD, JB, Law R, Tilman D, Loreau M & Gonzalez A (2004) The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. Ecology Letters, 7, 601–613

Macedo-Soares PHM, Petry AC, Farjalla VF & Caramaschi EP (2010) Hydrological connectivity in coastal inland systems: lessons from a Neotropical fish metacommunity. Ecology of Freshwater Fish, 19, 7–18.

Magnuson JJ, Tonn WM, Banerjee A, Toivonen J, Sanchez O & Rask M (1998) Isolation vs extinction in the assembly of fishes in small northern lakes. Ecology, 79, 2941-2956.

Malabarba LR, Neto PC, Bertaco VA, Carvalho TP, Ferrer J & Artioli LGS (2013) Guia de identificação dos peixes da bacia do rio Tramandaí. Porto Alegre: Ed. Via Sapiens.

Malabarba LR & Isaia EA (1992) The freshwater fish fauna of the rio Tramandaí drainage, Rio Grande do Sul, Brazil, with a discussion of its historical origin. Comunicações do Museu de Ciências da PUCRS, Série Zoologia, Porto Alegre, 5, 197-223.

Medina GF & Vieira MV (2007) Conectividade funcional e a importância da relação organismo-paisagem. Oecologia Brasiliensis, 11, 493 – 502.

Mefe G & Sheldon A (1988) The influence of habitat structure on fish assemblage composition in southeastern blackwater streams. The American Midland Naturalist, 120.

Miyazono S, Aycok JN, Miranda LE & Tietjen TE (2010) Assemblage patterns of fish functional groups relative to habitat connectivity and conditions in floodplain lakes. Ecology of Freshwater Fish, 19, 578–585.

Mouillot D (2007) Niche-assembly vs. dispersal-assembly rules in coastal fish metacommunities: implications for management of biodiversity in brackish lagoons. Journal of Applied Ecology, 44, 760–767.

Nakatani K, Bialetzki A, Santin M, Borges RZ, Assakawa LF, Ziober SR, Kipper D, Galuch AV & Suiberto MR (2005) Ocorrência e abundância de larvas e juvenis de peixes em reservatórios. In Biocenoses em reservatórios (padrões espaciais e temporais). RiMa, São Carlos, 253 – 268.

Neves GMS (2009) Convergência ecomorfológica entre comunidades de peixes com histórias biogeográficas distintas. Dissertação apresentada ao Programa de Pós Graduação em Biologia Animal, Instituto de Biociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Porto Alegre, Brasil.

Olden JD, Jackson DA & Peres-Neto PR (2001) Spatial isolation and fish communities in drainage lakes. *Oecology*, 127, 572–585.

Olin M, Malinen T & Ruuhijarvi J (2009) Gillnet catch in estimating the density and structure of fish community – comparison of gillnet and trawl samples in a eutrophic lake. *Fisheries Research*, 96, 88 – 94.

Pereira EHL, Lehmann PA, Schvambach LJ & Reis RE (2015) A new species of *Pareiorhaphis* (Siluriformes: Loricariidae) from the headwaters of the Arroio Garapiá, coastal drainage of Rio Grande do Sul state, Brazil. *Zootaxa* 4034, 556-564.

Pérez-Ruzafa A, Mompeán MC & Marcos C (2007) Hydrographic, geomorphologic and fish assemblage relationships in coastal lagoons. *Hydrobiologia* 577, 107–125.

Poff NL (1997) Landscape filters and species traits: towards mechanistic understanding and prediction in stream ecology. *Journal of North American Benthological Society*, 16, 391 – 409.

Pringle CM (2001) Hydrologic connectivity and the management of biological reserves: a global perspective. *Ecological Applications*, 11, 981–998.

Ramos LA & Vieira JP (2001) Composição específica e abundância de peixes de zonas rasas dos cinco estuários do Rio Grande do Sul, Brasil. *Boletim do Instituto de Pesca, São Paulo*, 27, 1, 109-121.

R Development Core Team (2011) R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria. Disponível em: <http://www.R-project.org/>.

Reis R, Kullander ESO & Ferraris Jr CJ (2003) Check list of the freshwater fishes of South and Central America. Porto Alegre, Edipucrs.

Rocha EA (2014) Diversidade funcional em comunidades de peixes lagunares no sul do Brasil. Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia, do Instituto de Biociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ecologia.

Saccol-Pereira A (2008) Variação sazonal e estrutura trófica da assembleia de peixes do Delta do rio Jacuí, RS, Brasil. Tese de Doutorado, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 120p.

Schäfer A (1985) Fundamentos de ecologia e biogeografia das águas continentais. Porto Alegre. Ed da Universidade, UFRGS, 532pp.

Scheffer M & Geest GJ (2006) Small habitat size and isolation can promote species richness: second-order effects on biodiversity in shallow lakes and ponds. *Oikos*, 112,

Schwarzbald A & Schäfer A (1984) Gênese e morfologia das lagoas costeiras do Rio Grande do Sul, Brasil. *Amazoniana*, 9, 87-104, 227–231.

Sharma S, Legendre P, De Cáceres M & Boisclair D (2011) The role of environmental and spatial processes in structuring native and non-native fish communities across thousands of lakes. *Ecography* 34, 762–771.

Silva CP (1982) Ocorrência, distribuição e abundância de peixes na região estuarina de Tramandaí, Rio Grande do Sul. *Atlântica* 5, 49-66.

Siqueira T, Bini LM, Roque FO, Couceiro SRM, Trivinho-Strixino S & Cottenie K (2012) Common and rare species respond to similar niche processes in macroinvertebrate metacommunities. *Ecography* 35, 183–192.

Söndgerath D & Schröder B (2002) Population dynamics and habitat connectivity affecting the spatial spread of populations – a simulation study. *Landscape Ecology* 00, 1–14.

Stendera S, Adrian R, Bonada N, Canedo-Arguells M, Hugueny B, Januschke K, Pletterbauer F & Hering D (2012) Drivers and stressors of freshwater biodiversity patterns across different ecosystems and scales: a review. *Hydrobiologia*, 696(1).

Taylor PD, Fahrig L, Henein K & Merriam G (1993) Connectivity is a vital element of landscape structure. *Oikos*, 68, 571–573.

Thomaz SM, Bini LM & Bozelli RL (2007) Floods increase similarity among aquatic habitats in river-floodplain systems. *Hydrobiologia*, 579, 1–13.

Tonn WM & Magnuson JJ (1982) Patterns in the species composition and richness of fish assemblages in Northern Wisconsin. *Ecology*, 63, 1149–1166.

Travis JMJ, Mustin K, Barton KA, Benton TG, Clobert J, Delgado MM, Dytham C, Hovestadt T, Palmer SCF, Dyck HV & Bonte D (2012) Modelling dispersal: an eco-evolutionary framework incorporating emigration, movement, settlement behaviour and the multiple costs involved. *Methods in Ecology and Evolution*, 3, 628 – 641.

Turgeon K, Robillard A, Gregoire J, Duclos V & Kramer DL (2010) Functional connectivity from a reef fish perspective: behavioral tactics for moving in a fragmented landscape. *Ecology*, 91, 3332 – 3342.

Verberk WCEP, van der Velde G & Esselink H (2010) Explaining abundance–occupancy relationships in specialists and generalists: a case study on aquatic macroinvertebrates in standing waters. *Journal of Animal Ecology*, 79, 589–601.

Vilella FS, Becker FG & Hartz SM (2002) Diet of *Astyanax* species (Teleostei, Characidae) in an Atlantic forest river in Southern Brazil. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 45, 223-232.

Ward JV, Tockner K & Schiemer F (1999) Biodiversity of floodplain river ecosystems: ecotones and connectivity. *Regulated Rivers: Research & Management*, 15, 125 – 139.

Weiss CV, Hasenack H, Becker FG, Lima LT & Terceiro AM (2013) Ferramentas de geoprocessamento aplicadas na análise temporal das conectividades entre lagoas do litoral norte do Rio Grande do Sul, Brasil. *Anais XVI Simpósio Brasileiro de Sensoriamento Remoto - SBSR, Foz do Iguaçu, PR, Brasil, 13 a 18 de abril de 2013, INPE*.

Winegardner AK, Jones BK, Siqueira T & Cottenie K (2012) The terminology of metacommunity ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, 27, 253-254.

Winemiller KO, Tarim S, Shormann D & Cotner JM (2000) Fish assemblage structure in relation to environmental variation among Brazos river oxbow lakes. *Transactions of the American Fisheries Society*, 129, 451–468.

Winemiller KO & Jepsen DB (1998) Effects of seasonality and fish movement on tropical river food webs. *Journal of Fish Biology*, 53, 267-296.

Würdig NL (1987) Alguns aspectos físicos e químicos do sistema lagunar de Tramandaí, RS. *Pesquisas*, 20, 49-74.

Anexos

Tabela 5 – Identificação da sigla de cada espécie.

ESPÉCIES	SIGLA	ESPÉCIES	SIGLA
<i>Platanichthys platana</i>	Plp	<i>Rhamdia aff quelen</i>	Rhq
<i>Lycengraulis grossidens</i>	Lyg	<i>Hypostomus commersoni</i>	Hyc
<i>Acestrorhyncos pantaneiro</i>	Acp	<i>Hisonotus leucofrenatus</i>	Hil
<i>Aphyocharax anistisi</i>	Apa	<i>Otothyris rostrata</i>	Otr
<i>Astyanax sp.</i>	Asp	<i>Loricariichthys anus</i>	Loa
<i>Astyanax eigenmanniorum</i>	Ase	<i>Rinolecacia quadrensis</i>	Riq
<i>Astyanax aff fasciatus</i>	Asf	<i>Microglanis cibela</i>	Mic
<i>Astyanax jacuhiensis</i>	Asj	<i>Homodiaetus anisitsi</i>	Hoa
<i>Charax stenopterus</i>	Chs	<i>Brachyhyppopomus draco</i>	Brd
<i>Cheirodon ibicuiensis</i>	Cib	<i>Eingenmannia trilineata</i>	Eit
<i>Cheirodon interruptus</i>	Cin	<i>Jenynsia multidentata</i>	Jem
<i>Cyanocharax alburus</i>	Dia	<i>Phalloceros caudimaculatus</i>	Phc
<i>Deutorodon stigmaturus</i>	Des	<i>Poecilia vivipara</i>	Pov
<i>Hyphessobrycon boulengeri</i>	Hyb	<i>Atherinella brasiliensis</i>	Atb
<i>Hyphessobrycon igneus</i>	Hyi	<i>Odonthestes argentinensis</i>	Oda
<i>Hyphessobrycon luetkenii</i>	Hyl	<i>Odonthestes sp.</i>	Osp
<i>Hyphessobrycon meridionalis</i>	Hym	<i>Centropomus parallelus</i>	Cep
<i>Hyphessobrycon togoi</i>	Hyt	<i>Australoheros facetus</i>	Auf
<i>Mimagoniates inequalis</i>	Mii	<i>Cichlasoma portoalegrense</i>	Cip
<i>Mimagoniates microlepis</i>	Mim	<i>Crenicichla lepidota</i>	Crl
<i>Oligosarcus jenynsii</i>	Olj	<i>Crenicichla maculata</i>	Crn
<i>Oligosarcus robustus</i>	Olr	<i>Geophagus brasiliensis</i>	Geb
<i>Pseudocorynopoma doriae</i>	Psd	<i>Gymnogeophagus gymnogenis</i>	Gyg
<i>Characidium aff zebra</i>	Chz	<i>Gymnogeophagus lacustris</i>	Gyl
<i>Cyphocarax saladensis</i>	Cys	<i>Eucinostomus gula</i>	Eug
<i>Cyphocarax voga</i>	Cyv	<i>Pomatomus saltatrix</i>	Pos
<i>Steindachnerina biornata</i>	Stb	<i>Mugil liza</i>	Mul
<i>Hoplias malabaricus</i>	Hom	<i>Citharichthys spilopterus</i>	Cis
<i>Pseudobunocephalus iheringii</i>	Psi	<i>Ctenogobius shufeldti</i>	Cts
<i>Corydoras paleatus</i>	Cop	<i>Synbranchus marmoratus</i>	Sym
<i>Heptapterus sympterygium</i>	Hes		

Tabela 6 – Teste T pareado das variáveis ambientais entre as unidades amostrais amostradas no verão e inverno.

	Teste T pareado	p (significância)
Temperatura	16,47	7,43E-14
Oxigênio dissolvido	-7,088	4,14E-07
Largura	-2,836	0,009623
Profundidade	-4,724	0,0001
Fluxo de água	-1,623	0,1188
Salinidade	1,593	0,1253
Cobertura de plantas	1,9876	0,09812
Galhos e troncos	-2,3122	0,44371
<i>Fishcover</i>	-2,011	0,6002
Transparência	-0,5855	0,5641
pH	0,19199	0,84957

Tabela 7 – Valores dos três primeiros eixos da PCA de variáveis ambientais anuais. Em negrito estão destacadas as variáveis mais importantes de cada eixo (acima de 0,30).

	PC 1	PC 2	PC 3
Comprimento	0.39801	-0.13724	-0.14998
Largura	0.40999	-0.092157	0.13199
Profundidade média	0.40813	-0.055647	0.2189
Fluxo de água	0.26916	0.13676	0.17353
OD	0.23184	0.13704	0.46074
Temperatura	-0.11532	0.037495	-0.32605
Sal	-0.06515	0.5333	0.036419
pH	0.27399	-0.19092	0.19442
Transparência	0.062703	0.40486	0.3089
Cobertura de plantas aquáticas	-0.26139	-0.31198	0.38981
Galhos/troncos	-0.28938	0.0025714	0.35295
Fishcover	-0.34131	-0.28273	0.37853

Tabela 8 – Correlação entre as variáveis ambientais.

	Comprimento	Largura	Profundidade	Fluxo de água	OD	Temperatura	Condutividade	Salinidade	pH	Transparência	Plantas aquáticas	Galhos e Troncos	Fishcover
Comprimento		0,0012471	2,59E-05	0,34193	0,91181	0,84125	0,23903	0,25996	0,055883	0,40715	0,19665	0,012233	0,104415
Largura	0,42424		8,10E-09	0,71534	0,13468	0,068029	0,37639	0,47604	0,0017045	0,27413	0,095884	0,0072266	0,0515303
Profundidade	0,53487	0,68484		0,0085609	0,084143	0,26052	0,55014	0,66498	0,00068256	0,52743	0,027091	0,0062798	0,0166854
Fluxo de água	0,1306	0,060299	0,3512		0,09006	0,17339	0,73493	0,68885	0,78186	0,028233	0,67318	0,21168	0,44243
OD	-0,015284	0,20427	0,23501	0,23077		2,95E-06	0,91247	0,86923	0,091854	0,19361	0,70358	0,096658	0,400119
Temperatura	0,027638	-0,2479	-0,15435	-0,18624	-0,58339		0,30358	0,19399	0,87081	0,90414	0,49057	0,99538	0,742975
Condutividade	-0,16143	-0,12163	-0,082328	-0,046701	0,01517	0,14127		7,69E-26	0,12788	0,0014419	0,84588	0,84008	0,84298
Salinidade	-0,15453	-0,09812	-0,059712	-0,05522	-0,022719	0,17783	0,93683		0,094354	0,00066274	0,77177	0,55996	0,665865
pH	0,25933	0,41344	0,44411	0,038201	0,22953	0,022442	-0,20782	-0,22782		0,52622	0,24017	0,115	0,177585
Transparência	-0,11403	-0,15007	0,087047	0,29598	0,17797	-0,016619	0,41927	0,44505	-0,087301		0,78224	0,51068	0,64646
Plantas aquáticas	-0,17679	-0,22683	-0,29806	-0,058162	-0,052475	0,094929	-0,026822	-0,040015	-0,16104	-0,038132		0,56431	0,56431
Galhos e Troncos	-0,33567	-0,35833	-0,36411	-0,17109	-0,22629	0,00079861	-0,027843	-0,080315	-0,21497	-0,090594	0,07943		0,07943
Fishcover	-0,25623	-0,29258	-0,331085	-0,114626	-0,1393825	0,047863805	-0,0273325	-0,060165	-0,188005	-0,064363	0,60342	0,56431	

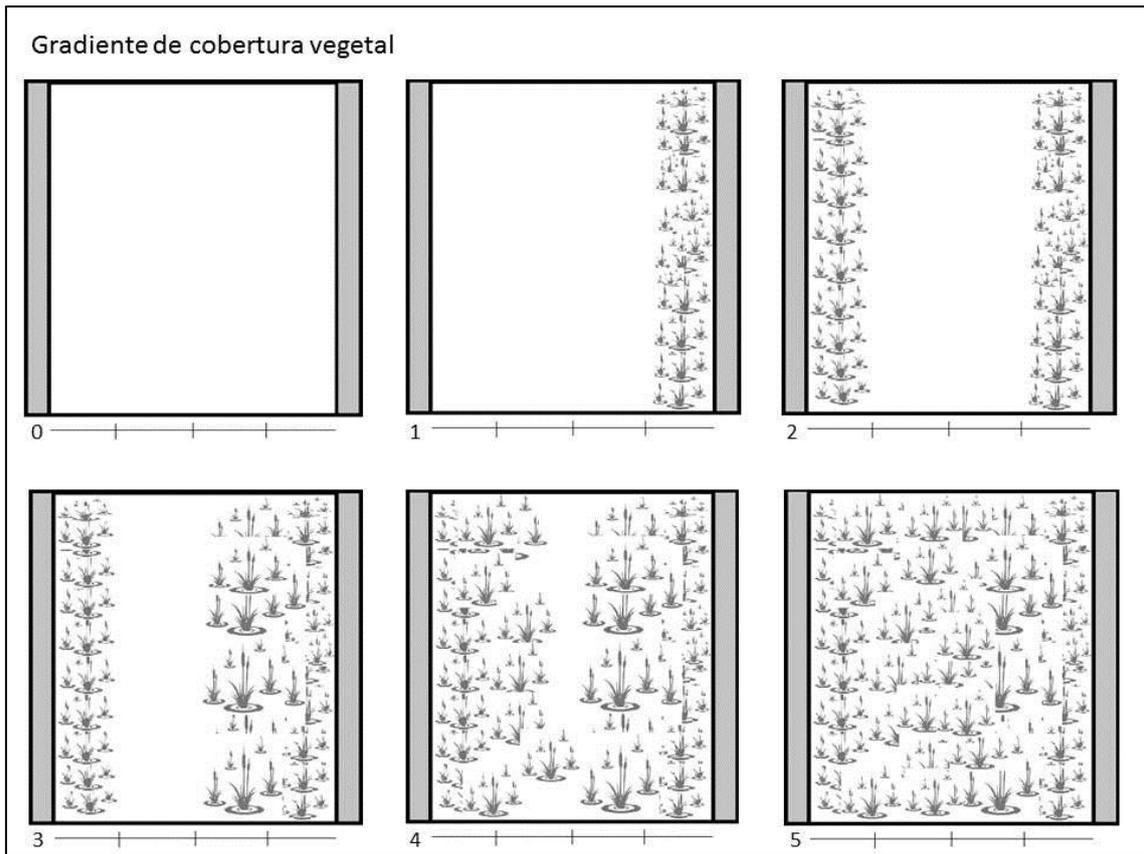


Figura 9 – Esquema representativo da avaliação do gradiente de cobertura vegetal nas conexões. Zero (0) vegetação ausente; (1) cobertura de 1 a 25%; (2) cobertura de 26 a 50%; (3) cobertura de 51 a 75%; (4) cobertura de 76 a 99%; e (5) cobertura de 100%. * Este método de avaliação também foi utilizado para a variável ‘Galhos e troncos’ .