



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



Tese de Doutorado

**Diversidade de ictiofauna em lagoas costeiras na costa atlântica  
da América do Sul: fatores históricos, contemporâneos e  
mudanças climáticas**

Taís de Fátima Ramos Guimarães

Porto Alegre, novembro de 2019

### CIP - Catalogação na Publicação

Guimarães, Taís de Fátima Ramos  
Diversidade de ictiofauna em lagoas costeiras na  
costa atlântica da América do Sul: fatores históricos,  
contemporâneos e mudanças climáticas / Taís de Fátima  
Ramos Guimarães. -- 2019.  
143 f.  
Orientadora: Sandra Maria Hartz.

Coorientadora: Ana Cristina Petry.

Tese (Doutorado) -- Universidade Federal do Rio  
Grande do Sul, Instituto de Biociências, Programa de  
Pós-Graduação em Ecologia, Porto Alegre, BR-RS, 2019.

1. Ictiofauna de lagoas costeiras. 2. Efeitos  
históricos e contemporâneos sobre a ictiofauna. 3.  
Impacto da elevação do nível do mar sobre a ictiofauna  
de lagoas. I. Hartz, Sandra Maria, orient. II. Petry,  
Ana Cristina, coorient. III. Título.

# **Diversidade de ictiofauna em lagoas costeiras na costa atlântica da América do Sul: fatores históricos, contemporâneos e mudanças climáticas**

Taís de Fátima Ramos Guimarães

Tese de Doutorado 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 Doutor em Ciências com ênfase em Ecologia.

Orientador: Prof. Dra. Sandra Maria Hartz - UFRGS

Coorientador: Prof. Dra. Ana Cristina Petry - UFRJ

Comissão examinadora:

Prof. Dra. Sandra C. Müller - UFRGS

Prof. Dra. Clarice B. Fialho - UFRGS

Prof. Dra. Érica M. P. Caramaschi - UFRJ

Porto Alegre, novembro de 2019

Dedico este trabalho à minha mãe,  
pelo seu carinho e exemplo de força.

## Agradecimentos

Escrever os agradecimentos me fez refletir sobre toda a caminhada dos últimos quatro anos (e um pouquinho mais...). Foram anos de muito aprendizado, oportunidades de colaborar e aprender com muitos outros trabalhos. Muitas amizades novas e outras fortalecidas que foram fundamentais para manter o controle emocional e ser feliz durante todo o processo do doutorado.

A elaboração da tese só foi possível graças ao financiamento da bolsa de doutorado pela Capes e pela irmã Rosane, que me deu suporte financeiro para concluir a tese. O apoio dos meus irmãos e da minha mãe foi extremamente importante ao longo do doutorado. Muito obrigada.

Agradeço às minhas orientoras, duas mulheres ictiólogas, Sandra Hartz e Ana Petry. Muito obrigada pela confiança, apoio e conhecimentos compartilhados. Ao longo do meu doutorado tive a oportunidade de fazer uma disciplina na Universidad de La República Uruguay e isso só foi possível graças ao apoio da Sandra Hartz. Muito obrigada, Sandra. Também tive a oportunidade de conhecer e acompanhar algumas coletas nas lagoas do norte fluminense e isso também foi possível graças ao apoio da Sandra e da Ana Petry. Graças ao apoio de vocês tive oportunidade de conhecer um sistema de lagoas muito diferente do que é visto aqui no Sul e isso foi muito importante para elaboração desta tese. Muito obrigada.

Agradeço aos meus amigos pelo carinho e apoio durante os momentos bons e ruins desses últimos quatro anos. Aos meus amigos da época do mestrado (melhor turma de todos os tempos), muito obrigada pelo apoio e amizade, vocês me inspiram como pessoas e profissionais. Nakamura, um grande amigo que o Doutorado me deu. Bianca, juntas começamos a saga de fazer o projeto de doutorado e juntas enfrentamos a saga de terminar a tese... obrigada por ajudar a tornar esses momentos mais leves. Crisla, Dirleane, Giovanna, Lala, obrigada pela amizade de vocês. Berga e Vinicius, obrigada por ouvirem os dramas da vida... vocês foram muito importantes nesse processo. Giuliano (Ceará) obrigada pela companhia em ir de Santa Vitória do Palmar até Montevideú de bicicleta, muitas vezes fazendo caminhos mais longos para passar pelas lagoas costeiras uruguaias. Aos colegas e amigos do Lecopai, obrigada pelo carinho, paciência e amizade. Aos colegas do PPG-Ecologia foi muito legal compartilhar esses anos com vocês. Aos colegas, amigos e professores do NUPEM/UFRJ, obrigada pelo carinho. Ao grupo de trabalho NERF/EGR, muito obrigada por me apresentarem a ecologia de rodovias. Andreas e Lari, obrigada por essa oportunidade e pelas palavras sempre motivantes. Agradeço à família Brock, Gustavo e Calvin, pelo carinho, apoio, parceria e por tornarem tudo mais leve e divertido.

Agradeço ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia da UFRGS pelo apoio, suporte e aos professores pelos conhecimentos compartilhados. Também agradeço aos professores Luis R. Malabarba, Sergio Dillenburg e Fábio di Dario por me ajudarem a compreender alguns processos biológicos e geológicos abordados na tese.

Agradeço imensamente ao Professor Fernando Becker. Pensei em agradecê-lo começando com “Era uma vez em 2008...” mas não farei isso... heheh. Gostaria apenas de registrar que, como muitos doutorandos, também tive momentos de “síndrome do impostor”, “auto-sabotagem” e Fritz me ajudou muito a superar esses sentimentos ruins. Fritz, muito obrigada pela amizade, parceria e orientações, minha formação como profissional se deve, em grande parte, pelos conhecimentos adquiridos contigo.

Agradeço a banca por ter aceitado o convite para avaliar esse trabalho e mais uma vez agradeço a Sandra Hartz por ter composto uma banca de mulheres. Falou-se tanto em mulheres na ciência nos últimos anos... somos competentes e estamos em todas as áreas. Além disso, essa banca composta por mulheres tem um simbolismo, pois dedico esse trabalho à minha mãe, uma mulher forte, independente, que não estudou, mas que trabalhou muito pros seus filhos estudarem. Minha mãe nos deixou no início desse ano, sempre que eu reclamava de alguma dificuldade, ela dizia “Deixa de frescura e faz logo o que tem que fazer, é difícil, está ruim... mas depois que terminar tu vai ver como será bom.” Nessas últimas semanas pensei muito nestas palavras... “agora está difícil, mas depois será bom”. Espero encerrar esse ciclo do doutorado com o sentimento de que “está bom” e, pensando bem, já está sendo.

Enfim, agradeço a todos que direta ou indiretamente contribuíram para a realização deste trabalho.

Muito obrigada!

Taís

# **Diversidade de ictiofauna em lagoas costeiras na costa atlântica da América do Sul: fatores históricos, contemporâneos e mudanças climáticas**

## **Resumo**

Este estudo procura entender como fatores históricos, contemporâneos e de mudanças climáticas atuam sobre a diversidade de peixes em lagoas costeiras. Esses ambientes são geologicamente recentes, de relevante importância ecológica e que estão sob pressão pelo aumento da ocupação humana, que comprometem cada vez mais a qualidade de seus recursos. Aliado a isso, projeções de mudanças climáticas comprometem ainda mais esses ambientes. Dessa forma, existe uma necessidade de compreender as respostas dos organismos às ameaças a qual estão expostos. Assim, a tese foi desenvolvida a partir da compilação de dados de ictiofauna de 134 lagoas da costa atlântica da América do Sul (latitudes 0° e 40° S) e está dividida em três capítulos. Os resultados mostraram que a diversidade beta resulta de processos contemporâneos e, em parte, das diferentes colonizações e/ou recolonizações que seguiram o processo de formação das lagoas. Dessa forma, lagoas costeiras possuem um legado das condições passadas sobre a composição de peixes observada atualmente e que estão cada vez mais ameaçadas pela conversão da paisagem para uso antrópico. A riqueza de peixes para essa lagoas tende a ser negativamente relacionada com a cobertura agrícola e urbana ao redor das lagoas e essas tendências são mais evidentes quando a variação da cobertura do uso do solo ao longo do tempo também é considerada. Paralelamente a esses fatores, mudanças climáticas podem potencializar os efeitos da conversão da paisagem ou podem adicionar novos impactos que ameaçam a ictiofauna. Os resultados também mostraram que nos cenários projetados de aumento de salinidade as espécies de peixes de água doce tendem a reduzir sua abundância e a ficarem restritas a um número reduzido de lagoas. Essas reduções são ainda mais preocupantes quando as espécies endêmicas são consideradas pois seus status de ameaça se elevam. Por outro lado, a aparente resiliência das espécies marinhas e estuarinas deve ser observada com cautela visto que muitas destas espécies são de interesse comercial e há evidências de reduções populacionais devido à pressão da pesca e perda de habitats. As consequências das mudanças climáticas não são mais apenas previsões para um futuro distante. A aceleração dos processos e a perda da diversidade estão cada vez mais presentes e é provável que as espécies não tenham tempo suficiente para se readequarem a novas condições e disponibilidade de habitats, como tiveram durante o processo de formação do sistema costeiro.

**Palavras chave:** Paleodrenagens, peixes neotropicais, salinização, uso do solo

# **Diversidade de ictiofauna em lagoas costeiras na costa atlântica da América do Sul: fatores históricos, contemporâneos e mudanças climáticas**

## **Abstract**

This study aims to understand how historical, current and climate change factors act over fish diversity in coastal lagoons. These environments are geologically recent, they have significant ecological importance and are subject to a great variety of pressures by the increase of human occupation, which increasingly compromises the quality e disponibility of their resources. Besides, the projection of future climate change further compromises these ecosystems. Thus, there is a need to understand how the species respond to the threats to which they are exposed. The thesis was developed from the ichthyofauna data compilation from 134 lagoons of the South American Atlantic coast (latitudes 0° and 40° S) and is divided into three chapters. The results showed that beta-diversity results from contemporary processes and, in part, from the different colonization and/or recolonizations that followed the lagoons' formation process. So, coastal lagoons have past conditions' legacy on fish composition currently observed and are increasingly threatened by landscape conversion for anthropic use. The richness of species in these lagoons tend to be negatively associated with agriculture and urban coverage around them, and this is most evident when the variation in land use coverage over time is also considered. Along with these factors, climate changes may enhance the effects of landscape conversion or may add new impacts that threaten the ichthyofauna. The results also showed that in salinity increase projection scenarios, freshwater fish species tend to reduce their abundance and be restricted to a small number of lagoons. These reductions are even more worrying when endemic species are considered because their status could change to endangered. On the other hand, the apparent resilience of marine and estuarine species should be observed with caution, as many of these species are under commercial interest, and there is evidence of population size reduction due to fishing and habitat loss. The consequences of climate change are no longer just predictions for the distant future. The process acceleration and the loss of diversity are becoming more and more frequent and are likely that many species will not have enough time to adapt to new habitat conditions and availability, as they had during the process of the coastal system's formation.

**Keywords:** paleodrainages, neotropical fish, salinization, land use



## Sumário

<b>Lista de Figuras</b> .....	1
<b>Lista de Tabelas</b> .....	4
<b>Introdução geral</b> .....	1
<b>Capítulo 1:</b> .....	17
Abstract .....	17
Introduction .....	18
Materials and Methods.....	22
Results .....	27
Discussion.....	30
SUPPORTING INFORMATION .....	43
Appendix S1 - Historical factors .....	43
Appendix S2 – Night light as a proxy of human presence.....	45
Appendix S3 – Beta diversity at different spatial scales .....	47
<b>Capítulo 2</b> .....	65
Abstract .....	65
Introduction .....	66
Method.....	68
Results .....	71
Discussion.....	79
SUPPORTING INFORMATION .....	89
Appendix S1.....	89
Appendix S2.....	90
<b>Capítulo 3</b> .....	98
Abstract .....	98
Introdução.....	99
Métodos .....	101
Resultados .....	107
Discussão.....	116
Material Suplementar 1 .....	124
Material Suplementar 2 .....	125
<b>Considerações finais</b> .....	127

## Lista de Figuras

### Introdução Geral

- Figura 1** Temperatura média anual projetada para o período do Último Máximo Glacial (a) e para o período atual (b). Variação anual da temperatura projetada para o período do Último Máximo Glacial (c) e para o período atual (d). Fonte: WorldClim (<https://www.worldclim.org/>)..... 4
- Figura 2** Precipitação anual (mm) projetada para o período do Último Máximo Glacial (a) e para o período atual (b). Coeficiente de variação da precipitação projetado para o período do Último Máximo Glacial (c) e para o período atual (d).Fonte: WorldClim teste. .... 5
- Figura 3** Fotografias de dois sistemas costeiros distintos. Em (a) um exemplo de uma lagoa paralela a linha da costa no Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba – RJ. Em (b) sistema complexo de lagoas costeiras interconectadas entre si paralelas e perpendiculares à linha da costa no Sistema Hidrográfico do rio Tramandaí – RS. Em (c) sistema isolado e composto por apenas uma lagoa, Lagoinha do Leste em Florianópolis – SC..... 7
- Figura 4** Projeções do WorldClim para precipitação anual e projeções do IPCC para o aumento de nível do mar para a América Latina considerando critérios do RPC8.5 para o anos de 2050 e 2040, repectivamente (a), e para os anos 2070 e 2090 (b). Fonte: WorldClim (<https://www.worldclim.org/>) ; IPCC 2019 (<https://www.ipcc.ch/>)..... 10

### Capítulo 1

- Figure 1** Coastal lagoons included on the study (red dot), which belong to eight Freshwater Ecoregions (FEOW, sensu Abell et al., 2008, with two adjustments; see text for details) along the Atlantic Coast of South America. FEOW identification (n = number of included lagoons): 325, Parnaíba (n = 6); 326, Northeast Caatinga and coastal drainages (n = 14); 328, Northeast Atlantic Forest (n = 7); 329, Paraíba do Sul (n = 19); 352, Fluminense (6); 331, Southeast Atlantic Forest (n = 9); 334, Laguna dos Patos (n = 20); 335, Tramandaí-Mampituba (n = 48). ..... 21
- Figure 2** Timeline representing the period in which current and past factors (and their respective proxies) influenced freshwater fish species in south-american coastal lagoons. The solid and dashed lines indicate sea level projections of Lambeck et al. (2014) and Angulo, Lessa, & Souza (2006), respectively. Salinity influence was represented according to García-Rodríguez (2006). NN = non-native species; NL = night light; SL = salinity; SH = shape index; LA = lagoon area; DA = current drainage area; IT = isolation time; SR = Shreve value; PA = paleodrainage area. .... 22
- Figure 3** Coast line configuration during the Last Glacial Maximum (LGM) (a), and in present time (b). Only the southern portion of the study region is shown. Note the isolated drainages in (b). GEBCO (General Bathymetric Chart of Oceans) is the digital elevation model (meters). Lagoons are not represented in (a) because they were assumed to have been formed only recently, after the LGM..... 25
- Figure 4** Fish beta diversity in 129 coastal lagoons across eight freshwater ecoregions (FEOWS) in South America.  $\beta$ -total (a),  $\beta$ -turnover (b) and  $\beta$ -nestedness (c). Freshwater Ecoregions of the World (FEOW) are labeled according to Abell et al. (2008). FEOW sequence follows a north-to-south latitudinal order. See main text for ecoregion names. .... 28
- Figure 5** Average model coefficient values (effect size) for total beta diversity (a), turnover component (b), and nestedness component (c). Error bars represent 95% confidence intervals.

SR = Shreve value; IT = isolation time; PA = paleodrainage area; DA = current drainage area; LA = lagoon area; SH = shape index; SL = salinity; NL = night light; NN = non-native species. .... 29

**Figure 6** Relationship between freshwater fish species richness and isolation time of the drainage basin where the coastal lagoons are located..... 30

**Appendix S2 Fig. 1** Correlations between night light, extracted at different buffer sizes around each lagoon, and beta diversity ( $\beta$ -total) and its turnover ( $\beta$ -turnover) and nestedness components ( $\beta$ -nestedness). Dark symbols represent significant relationships between beta diversity indexes and night light values at each buffer size..... 46

**Appendix S3 Fig. 1** Spatial scales for obtaining beta diversity values: (a) within each ecoregion; (b) between neighboring ecoregions; (c) between all ecoregions..... 47

**Appendix S3 Fig. 2** Values of total beta diversity ( $\beta$ -total) and its turnover ( $\beta$ -turnover) and nestedness components ( $\beta$ -nestedness), measured within ecoregions (dark gray), between neighboring ecoregions (gray) and among all ecoregions (light gray)..... 48

## Capítulo 2

**Figure 1** Study area and location of the coastal lagoons and their respective ecoregions (FEOW – Freshwater Ecoregions of the World). FEOW codes follow Abell et al. (2008)..... 69

**Figure 2** Agricultural and urban (night light) cover (%) around coastal lagoons across five spatial scales and two lagoon groups, Group 1 (a) and Group 2 (b). Mean urbanization cover for group 1 (c) and to group 2 (d). See the definitions of groups 1 and 2 in Methods. .... 72

**Figure 3** Diagram showing the total number of species per group, discriminating freshwater species and marine species (a), vertical habitat use (b) and horizontal habitat use (c). The central portion of the diagram shows the number of species shared between two groups. G1 = group 1 (Southeast region), G2 = group 2 (South region). .... 74

**Figure 4** Percentage of deviance explained by complete models of species richness, considering different spatial scales (buffers of 1, 2, 3, 4 and 5 km) for measuring land use in the landscapes of the 75 coastal lagoons. Predictor variables were current (2012) % cover and CV % cover of agriculture and urbanization (night light). Group 1 represents coastal lagoons in Southeast region and Group 2, coastal lagoons in South region. .... 75

**Figure 5** GLM plots showing the predicted effect of interaction between variables on total fish species richness in Group 1 of the lagoons (a), and Group 2 (b). CVUrb = coefficient of variation of urban, coefficient of variation of agriculture (CVAgr). Shading indicates 95% confidence limits for the fitted relationship. The boxes represent the relationship between species richness and agriculture or urban cover in lagoons with low, intermediate and high CV values..... 78

**Appendix S1 Fig. 1** Dendrogram from the hierarchical cluster analysis of the six FEOW, showing the separation into two groups of FEOW with similar fish species composition. .... 89

## Capítulo 3

**Figura 1** Área de estudo mostrando o Sistemas Hidrográfico do Rio Tramandaí, suas lagoas e sua rede de drenagem. No mapa é indicado o local do estuário. A direita, segue a identificação das 34 lagoas consideradas neste estudo. .... 103

**Figura 2** Gradiente de conectividade estuarina (CE) ao longo do Sistema Hidrográfico do Rio Tramandaí. Valores de CE abaixo de 0,255 e ilustradas em amarelo, representam lagoas dulcícolas. Em cinza são identificadas as lagoas isoladas e também dulcícolas. Valores de CE entre 0,255 e 0,999, ilustrados em azul claro, representam lagoas que são sazonalmente influenciadas pela salinidade. Em azul escuro, valor 1, representam lagoas com permanente influência de salinidade. Em (a) são apresentados valores de CE observados para as condições atuais de conectividade com o estuário, em (b) são apresentados valores esperados de CE para o cenário 1 de provável salinização do Sistema lacustre e em (c) são apresentados valores de CE para o cenário 2. .... 107

**Figura 3** Mapa do Sistema Hidrográfico do Rio Tramandaí mostrando (a) a contribuição de cada lagoa para a beta diversidade (LCBD) e (b) a riqueza de espécies registrada em cada lagoa amostrada. Em (c) é apresentada a relação linear entre Riqueza e LCBD. Ver identificação das lagoas na Figura 1..... 109

**Figura 4** Boxplot do número de indivíduos registrados (abundância) para cada uma das doze espécies de maior importância para a Beta diversidade do Sistema Hidrográfico do Rio Tramandaí e a condição de salinidade de cada lagoa. D = lagoas dulcícolas, SS = sazonalmente influenciada pela salinidade, S = permanentemente salina. Dados de abundância foram transformados por  $\log(x+1)$ . (a) *Diapoma alburnus*, (b) *Mugil* sp., (c) *Hyphessobrycon luetkenii*, (d) *Cheirodon ibicuiensis*, (e) *Hyphessobrycon igneus*, (f) *Jenynsia lineata*, (g) *Odontesthes ledae*, (h) *Astyanax eigenmanniorum*, (i) *Platanichthys platana*, (j) *Geophagus brasiliensis*, (k) *Corydoras paleatus*, (l) *Gymnogeophagus lacustris*..... 111

**Figura 5** Ocorrência de *Mugil* sp. observada e esperada diante de dois cenários de aumento de salinidade no Sistema Lacustre do rio Tramandaí. Símbolos azuis representam a distribuição atual, vermelhos representam a distribuição no cenário 1 de salinização e em amarelo, no cenário 2..... 112

**Figura 6** Distribuição observada e esperada de *Hyphessobrycon luetkenii* (a) e *Geophagus brasiliensis* (b) diante de dois cenários de aumento de salinidade no Sistema lacustre do rio Tramandaí. Símbolos azuis representam a distribuição atual, vermelhos representam a distribuição no cenário 1 de salinização e em amarelo, o cenário 2. .... 113

**Figura 7** Distribuição observada e esperada de *Gymnogeophagus lacustris* (a) e *Odontesthes ledae* (b) diante de dois cenários de aumento de salinidade no Sistema Lacustre. Símbolos azuis representam a distribuição atual, vermelhos representam a distribuição no cenário 1 de salinização e em amarelo, o cenário 2. .... 115

**Figura 8** Distribuição observada e esperada de *Odontesthes bicudo* (a) e *Odontesthes piquava* (b) diante de dois cenários de aumento de salinidade no Sistema Lacustre. Símbolos azuis representam a distribuição atual, vermelhos representam a distribuição no cenário 1 de salinização e em amarelo, o cenário 2. .... 116

**Figura MS 1** Valores de precipitação média anual(Bio 10) e sazonalidade de precipitação (Bio 15) para o Sistema Hidrográfico do rio Tramandaí considerando o cenário atual (a, f); cenários projetados para o ano de 2050 segundo o RCP2.6 (b, g) e RPC 8.5 ((c,h); e cenários projetados para 2070 segundo o RCP2.6 (d, i) e RPC 8.5 (e,j). Fonte: WorldCim (<https://www.worldclim.org/>) ..... 124

## Lista de Tabelas

### Capítulo 1

<b>Table S1</b> Sources of data for fish species occurrence in the coastal lagoons. Data from museum records were accessed via SpeciesLink (2018). Museum acronyms are specified in the table foot note. ....	49
<b>Table S2</b> List of native and non-native fish species by ecoregion. Fr = frequency of occurrence (number of lagoons with presence record). ....	54
<b>Table S3</b> Descriptive statistics (mean, minimum and maximum values) for predictor variables for modeling freshwater fish diversity in South American coastal lakes. FEOW - freshwater ecoregions or the world. ....	60
<b>Table S4</b> Model selection table. Models with AICc values less than 4 were selected (df: degree of freedom; $\Delta$ AICc: difference between a given model and the model with the lowest AICc value; wi: AICc weight).....	61
<b>Table S5</b> Averaged model coefficients and variable relative importance estimated from the model selection table (Table S4). Variables in which the confidence interval included zero were considered not to have an effect. PA = Paleodrainage area (log); IT = Isolation time; SR = Shreve value; DA = Drainage area (log); LA = Lagoon area (log); SH = Shape index; SL = Salinity; NL = Night light; NN = Non-native species. ....	64

### Capítulo 2

<b>Table 1</b> Descriptive statistics (minimum (Min), maximum (Max) and mean (Mean) values) of the predictive variables for the five spatial scales considered in this study (buffers from 1 to 5 km surrounding each of the 75 coastal lagoons). CVAgr = coefficient of variation of % agriculture cover. CVUrb = coefficient of variation of % urban cover (based on night light intensity). For definitions of Groups 1 and 2, see Methods. ....	73
<b>Table 2</b> Results of GLM models of fish species richness in coastal lagoons of Group 1 and Group 2. Predictor variable estimate coefficient (Coef), standard error (std error), significance (p), and percentage of explained deviance (E.D.). Agri = current agricultural % cover, CVAgr = coefficient of variation in % agricultural cover, Urb = current % urban cover, CVUrb = coefficient of variation in % urban cover.....	77
<b>Table S1</b> List of fish species, their respective vertical habitat (VH), horizontal compartment use (HU) and occurrence in the two coastal lagoon groups (Gr). Sources for species records are also presented (Source). B = benthic species, N = nektonic species, Lt = littoral zone, Lm = limnetic zone, Lt_Lm = species that use both the littoral and limnetic zones. See Methods for definition of Groups 1 and 2. For Source codes, see Table footnotes .....	90

### Capítulo 3

<b>Tabela 1</b> Valores de contribuição individual das 12 espécies mais importantes para a beta diversidade do sistema Tramandaí (SCBD). Fr = Número de lagoas com registros da espécie; N.I. = número médio de indivíduos registrados. Também são apresentados os valores de significância entre o número médio dos indivíduos em cada tipo de ambiente (D= lagoas dulcícolas, SS =	
--	--

sazonalmente e S=permanentemente salinas). Valores de significância da relação entre abundância e Conectividade Estuarina (Regressões lineares) e entre presença e Conectividade Estuarina também são apresentados (GLM). C.E. = coeficiente estimado. p = significância. Em negrito são destacados os valores considerados significantes e as espécies endêmicas do Sistema..... 110

**Tabela MS 2** Registros de ocorrência de *Gymnogeophagus lacustris* (GYL), *Odontesthes bicudo* (ODB), *O. ledae* (ODL) e *O. piquava* (ODP) nas lagoas do Sistema Hidrográfico do Rio Tramandaí. Sufixos -1 e -2 representam ocorrências projetadas para os cenários 1 (CE1) e 2 (CE2) de aumento da conectividade estuarina (CE). “\*” representa os registros obtidos no Species-link<sup>1</sup>. ..... 125

# **Diversidade de ictiofauna em lagoas costeiras na costa atlântica da América do Sul: fatores históricos, contemporâneos e mudanças climáticas**

## **Introdução geral**

Padrões de diversidade e distribuição de peixes atuais refletem processos históricos e espaciais, de interações ecológicas entre as espécies e adaptações delas aos ambientes (Reis et al., 2016; Whitfield, Weerts, & Weyl, 2017). Darwin (1859), em seu livro *Origem das Espécies*, já refletia sobre a distribuição atual dos organismos e dois fatos chamavam sua atenção: o primeiro é que nem a similaridade ou dissimilaridade das comunidades podem ser explicadas somente pelas condições físicas e climáticas; e segundo, que as barreiras ou obstáculos para migração são importantes para gerar as diferenças de “espécies” entre regiões. Nesse sentido, lagoas com características físicas e morfológicas semelhantes podem conter uma ictiofauna distinta pois nem todas as espécies tiveram a mesma capacidade ou possibilidade de dispersão. Darwin ainda acrescenta em suas observações que populações de espécies que habitam lagos e rios não seriam amplamente distribuídas pois estes ambientes estariam separados por barreiras terrestres e que o mar seria uma barreira para as espécies de água doce. Assim, a distribuição dos peixes poderia ser atribuída a mudanças na terra (processos geotectônicos) que alterariam o fluxo dos rios, conectando ou isolando drenagens. De fato, as observações de Darwin tem sido corroboradas por estudos atuais (Reis et al., 2016; Ribeiro, 2006). A riqueza de espécies de peixes de água doce neotropicais, estimada em 8000 espécies, reflete, em grande parte, a diversidade de processos geotectônicos que resultaram na formação das principais redes de drenagens desta região (Reis et al., 2016). O soerguimento de cadeias de montanhas, com a captura e isolamento de drenagens, a deposição sedimentar entre os grandes escudos Sulamericanos e na costa do continente são exemplos de importantes processos físicos pretéritos que são relacionados aos padrões atuais de composição e distribuição da ictiofauna (Ribeiro, 2006). Essa natureza dinâmica dos sistemas hidrográficos requer dos organismos que os habitam diferentes respostas a fatores que atuam em escalas espaciais (continental, regional, local) e temporais (tempo geológico e atual). Nesse sentido, os processos de especiação e extinção da ictiofauna são o resultado da interação de processos demográficos populacionais com eventos climáticos e geológicos que tanto promovem o isolamento como possibilitam oportunidades de colonização e dispersão para novas áreas (Lévêque, Oberdorff, Paugy, Stiassny, & Tedesco, 2008; Reis et al., 2016). Em virtude da sobrevivência e dispersão para os

peixes ser majoritariamente limitadas ao ambiente aquático, as limitações fisiológicas desses organismos refletem as condições físicas e químicas dos ambientes nos quais evoluíram. Peixes de água doce, por exemplo, estão restritos a gradientes curtos e baixos de salinidade. Assim, as diferenças na composição das espécies entre as comunidades são o reflexo de fatores intrínsecos e extrínsecos que atuam concomitantemente sobre sua possibilidade de dispersão, estabelecimento e persistência local (Pérez-Ruzafa, Mompeán, & Marcos, 2007; Sharma, Legendre, De Cáceres, & Boisclair, 2011).

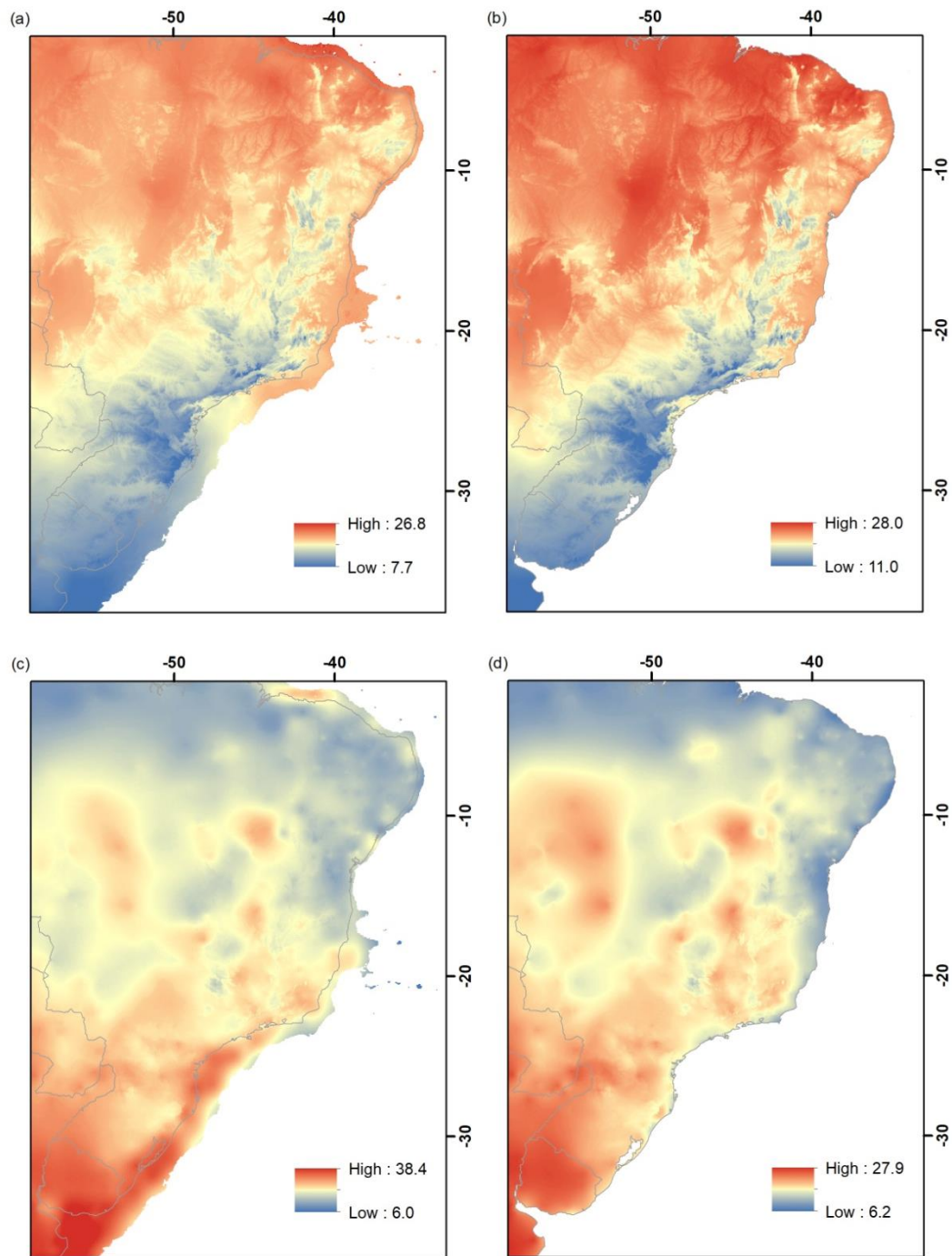
Processos geológicos passados também podem ter atuado na remoção de barreiras. Na costa leste da América do Sul, os recorrentes processos de regressão e transgressão marinha durante o quaternário alteraram a posição da linha da costa causando cíclicos isolamentos e conexões entre as bacias hidrográficas que drenavam para o Atlântico (Dias et al., 2014; Thomaz et al., 2015; Tschá et al., 2017). Na regressão associada ao último máximo glacial (UMG, aproximadamente há 22000 anos) o nível do mar chegou a aproximadamente 130 m abaixo do atual (Lambeck, Rouby, Purcell, Sun, & Sambridge, 2014). Este recuo permitiu que drenagens anteriormente isoladas e que desaguavam no mar de forma independente se conectassem na plataforma continental, até então emersa. Essa maior extensão de borda continental e a profusão de canais fluviais interconectados aumentaram as possibilidades de dispersão de populações e espécies de peixes antes isoladas pela barreira que a água marinha representa para as espécies dulcícolas. As conexões estabelecidas durante a retração do nível do mar no UMG têm sido recentemente identificadas como importantes na determinação da diversidade de peixes, seja por meio da variação genética entre populações (Thomaz et al., 2017; Thomaz et al., 2015), densidades populacionais (C. L. N. Costa et al., 2019; Tschá, Baggio, et al., 2017) e diversidade de espécies (Dias et al., 2014).

Mudanças na linha da costa associadas a processos tectônicos e de superfície são muito pequenas na escala de tempo do UMG (Lambeck et al., 2014; Miller, Mountain, Wright, & Browning, 2011). Nesta escala de tempo (UMG), a posição da linha da costa seria controlada pela combinação do relativo nível do mar com a variação no aporte de sedimentos (Miller et al., 2011). Dessa forma, poderíamos esperar que os eventos de transgressão e regressão do mar aliados com a circulação marinha e os constantes ventos na costa alterassem os processos de deposição e erosão de sedimentos e tornassem a atual morfometria da plataforma continental diferente da passada. No entanto, ao modelarem a posição da linha da costa no Rio Grande do Sul considerando a batimetria atual, Sérgio Rebello Dillenburg, Roy, Cowell, & Tomazelli (2000) constataram não haver grandes diferenças entre a linha da costa atual e a predita. Ou seja, a morfometria da costa gaúcha não apresentou mudanças significativas desde o Holoceno. Esse

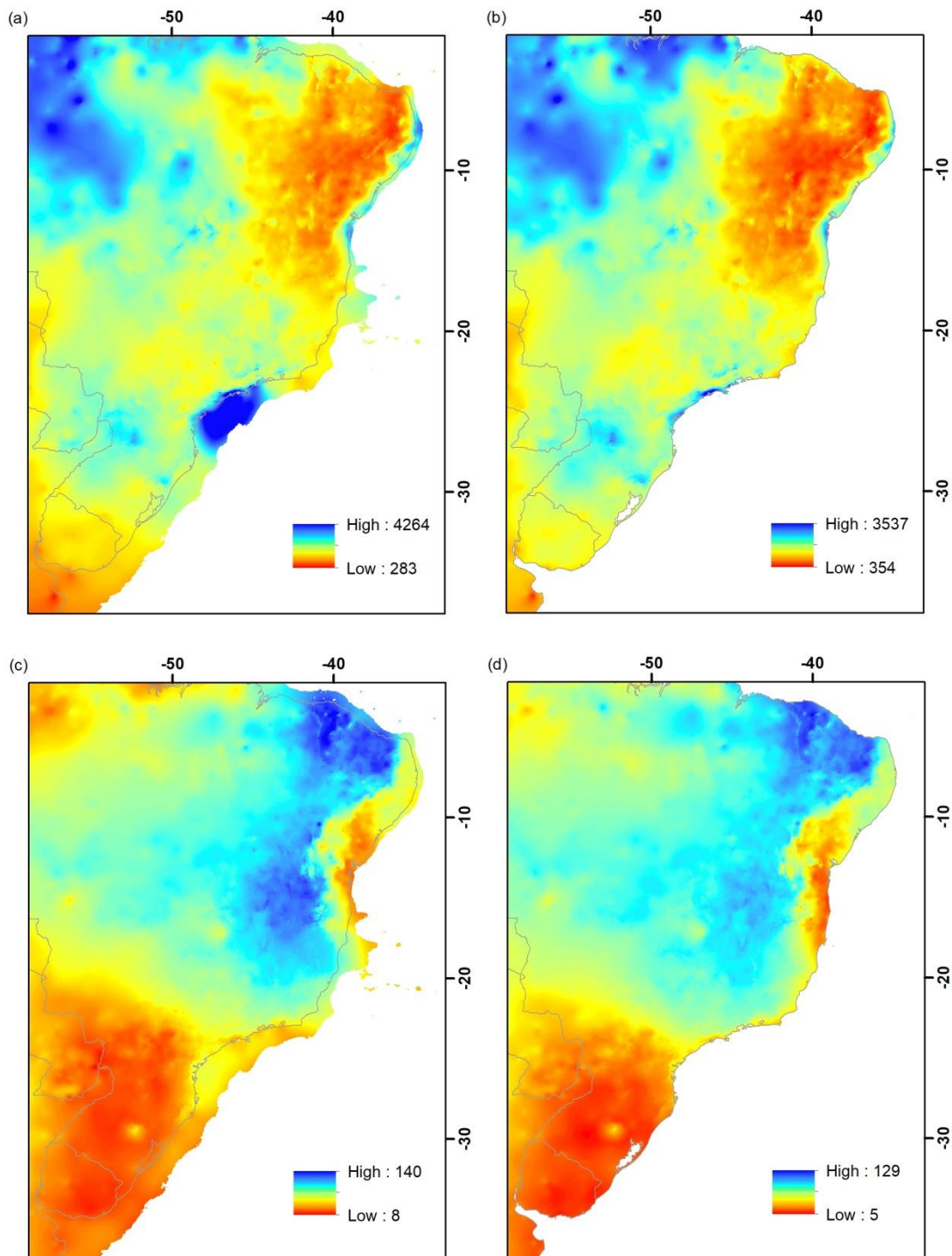


padrão tende a ser similar em plataformas continentais autóctones, onde não há um aporte significativo de sedimentos que faça a morfometria se alterar. As estimativas da variação do nível do mar surgem através de observações diretas que evidenciam o nível do mar passado e menos diretas de variação temporal em sinais de oxigênio isotópico nos sedimentos do oceano (Lambeck et al., 2014). Estas estimativas são importantes pois nos ajudam a compreender como eram as condições ambientais no passado que poderiam ter facilitado ou não a dispersão dos organismos.

Apesar do UMG ser caracterizado por ser um período glacial, poucas alterações de temperatura e precipitação são observadas nas regiões costeiras tropicais. Alterações mais pronunciadas nas variáveis climáticas de temperatura entre o período do UMG e hoje são mais observadas nas regiões polares e temperadas. Essas, de fato, foram importantes pois alteraram a dinâmica global dos oceanos. Durante os ciclos glaciais, a contribuição mais importante para as alterações no nível do mar é o intercâmbio de massa entre os lençóis de gelo polares e os oceanos (Lambeck et al., 2014). Quando reduzimos a escala de observação para a região costeira atlântica da América do Sul, observamos pequenas diferenças de temperatura e precipitação entre o período do UMG e o atual (Figura 1 e Figura 2, respectivamente). Essa similaridade nas condições climáticas entre o UMG e o período presente para as regiões costeiras é um indicativo de que durante o UMG havia um escoamento superficial das drenagens costeiras para o mar que teria possibilitado a conectividade estrutural entre bacias hidrográficas costeiras, atualmente isoladas pelo mar. Há evidências biológicas desta conectividade pretérita (Thomaz et al., 2015; Tschá, Bachmann, Abilhoa, & Boeger, 2017), e entender como essa conectividade de fato ocorreu, como eram as condições ambientais nestes períodos nos permite formular novas hipóteses e buscar descobertas. Muitos destes recentes estudos sobre a influência de paleodrenagens na diversidade atual de peixes foram realizados em sistemas lóticos que já estavam estabelecidos desde o início do Quaternário (Ribeiro, 2006). A influência desses processos históricos sobre a distribuição da ictiofauna em ambientes geologicamente recentes, como as lagoas costeiras, ainda é pouco explorada e é abordada no capítulo 1 desta tese.



**Figura 1** Temperatura média anual projetada para o período do Último Máximo Glacial (a) e para o período atual (b). Variação anual da temperatura projetada para o período do Último Máximo Glacial (c) e para o período atual (d). Fonte: WorldClim (<https://www.worldclim.org/>).



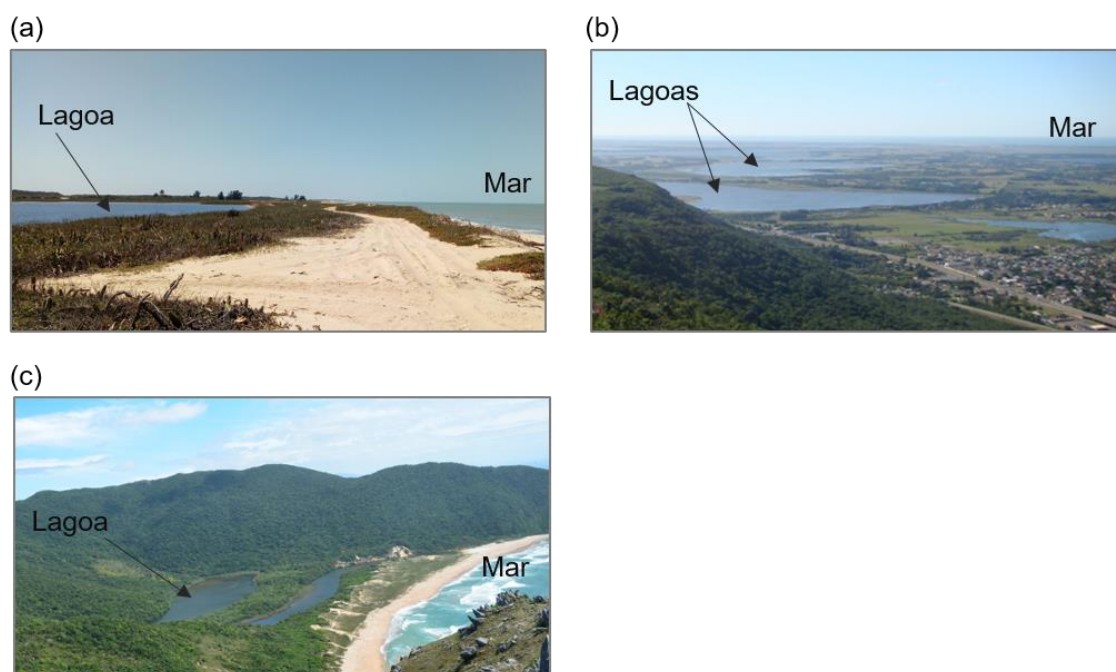
**Figura 2** Precipitação anual (mm) projetada para o período do Último Máximo Glacial (a) e para o período atual (b). Coeficiente de variação da precipitação projetado para o período do Último Máximo Glacial (c) e para o período atual (d). Fonte: WorldClim teste.

A zona costeira brasileira, que se estende por aproximadamente 9200 km, apresenta um conjunto muito diversificado de ambientes, como lagoas, estuários, mangues, marismas, que evoluíram durante o Quaternário em resposta a mudanças climáticas e oscilações do nível do mar. Ao longo da costa brasileira há afloramentos de lamas lagunares datadas de 7 mil anos,

evidenciando que os ambientes lacustres já existiam antes do último evento transgressivo em uma configuração diferente da atual. A origem dessas paleolagoas seria posterior à formação de barreiras oriundas de depósitos sedimentares de eventos transgressivos anteriores e/ou em depressões formadas durante o recuo do mar (Dillenburg & Hesp, 2009). No entanto, foi após o último evento transgressivo (por volta de 7-8 mil anos) que as lagoas costeiras atuais começam a surgir (Dillenburg et al., 2009; Landim Dominguez & Martin, 1992; Macedo & Lourenço, 2017; Martínez & Rojas, 2013). Ao longo desse tempo, a distribuição espacial e a morfologia desses ambientes lacustres variaram consideravelmente. Processos de colmatção aliados aos efeitos dos ventos podem ter levado a expressivas reduções de seus tamanhos originais (Tomazelli & Villwock, 1991). Para a região do litoral norte do Rio Grande do Sul, há indícios de que a planície tenha sido ocupada por grandes lagoas conectadas por vários e estreitos canais de ligação com o mar. Estas lagoas foram perdendo sua ligação direta com o mar e ao mesmo tempo tiveram sua morfologia alterada por processos de colmatção oriundos dos deslocamentos das dunas pela ação dos ventos e estabelecimento de vegetação (Lima & Parise, 2020; Tomazelli & Villwock, 1991). Como consequência, alguns desses grandes corpos d'água se fragmentaram em lagoas menores e relativamente rasas que permanecem ligadas por canais interlagunares (Tomazelli & Villwock, 1991). Para a região sudeste brasileira, também há indícios de que algumas lagoas teriam sido formadas pelo fechamento da desembocadura de rios por sedimentos marinhos depositados no holoceno (Esteves, 2011).

Todo o processo de evolução das lagoas tornaram esses ambientes atualmente diversos com uma grande variedade de área e forma. Eles são altamente produtivos e ecologicamente importantes podendo ser considerados como áreas berçários para muitos invertebrados e peixes (Amezcuca & Amezcuca-Linares, 2014; Vasconcelos, Reis-Santos, Costa, & Cabral, 2011; Wit, 2011). Algumas lagoas são orientadas paralelamente à linha da costa, estando separadas do mar por cordões arenosos bem definidos (Figura 3a), outras apresentam uma configuração distinta e situam-se em sistemas mais complexos com lagoas interconectadas entre si (**Error! Reference source not found.**), enquanto outras podem ser consideradas sistemas únicos por apresentarem conectividade permanente ou temporária apenas com o mar (Figura 3c). Estas feições nas planícies costeiras podem ser consideradas como ecótonos entre ecossistemas terrestres, de água doce e marinhos, sendo caracterizadas por uma alta heterogeneidade e variabilidade temporal fornecendo serviços essenciais para a sociedade e para a maioria das populações que vivem em regiões costeiras (Basset et al., 2006; Camacho-Ibar & Rivera-Monroy, 2014; Pérez-ruzafa, Pérez-ruzafa, Newton, & Marcos, 2019). A alta heterogeneidade e variabilidade temporal desses ambientes está relacionada com o seu grau de salinidade que, em

algumas lagoas, pode ser sazonalmente alterado devido ao maior aporte de água doce proveniente de rios ou à influência das correntes marinhas que adentram o sistema lacustre (Franco, Neves, & Araújo, 2019; Schwarzbald & Schäfer, 1984). O conteúdo de cloretos nas lagoas pode ser influenciado pela direção e força dos ventos; pela configuração da costa marinha, pela topografia regional entre o mar e a lagoa, pela geologia da área de alimentação da lagoa, pela hidrologia e profundidade média das lagoas (Schäfer, 1985). Apesar da flutuação da salinidade ser um fator de estresse para muitas espécies, a alta produtividade das lagoas costeiras e sua condição de águas mais calmas tornam estes ambientes muito vantajosos para muitas outras espécies, especialmente as diádromas (Wit, 2011). Assim, as características ecológicas das lagoas costeiras resultam em grande parte pela ligação direta ou indireta dela com o mar.



**Figura 3** Fotografias de dois sistemas costeiros distintos. Em (a) um exemplo de uma lagoa paralela a linha da costa no Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba – RJ. Em (b) sistema complexo de lagoas costeiras interconectadas entre si paralelas e perpendiculares à linha da costa no Sistema Hidrográfico do rio Tramandaí – RS. Em (c) sistema isolado e composto por apenas uma lagoa, Lagoinha do Leste em Florianópolis – SC.

Todos esses atributos, como o tamanho do corpo d'água, profundidade, posição na rede de drenagem, conectividade, salinidade, são descritos por influenciarem na diversidade de comunidades aquáticas e na dinâmica populacional entre e dentro de lagoas (Franco et al., 2019; Guimarães, Hartz, & Becker, 2014; Pascalis et al., 2019; Pérez-Ruzafa et al., 2007). Muitos destes estudos tem mostrado que a riqueza de espécies de peixes em lagoas é fortemente influenciada

pela área, provavelmente como resultado de uma maior complexidade e heterogeneidade de ambientes (Guimarães et al., 2014; Petry et al., 2016). A produtividade também é um importante fator que influencia na abundância e biomassa de peixes em lagos (Wit, 2011). A produtividade primária, como uma medida de energia disponível na base da cadeia alimentar ao ser aumentada, possibilita uma maior coexistência de espécies (Brucet et al., 2013). Apesar de sua importância biológica abrigando uma grande quantidade de fauna, lagoas costeiras são ambientes altamente pressionados devido a forte tendência de ocupação humana (Neumann, Vafeidis, Zimmermann, & Nicholls, 2015). Esta alta densidade demográfica e constante crescimento populacional aumentam a demanda por recursos e comprometem esses ecossistemas. Extração da água, introdução de espécies exóticas, alterações do fluxo através da construção de barreiras e reservatórios, canalização, superexploração e aumento nos níveis de poluição orgânica e inorgânica tem adicionado estresses para esses ecossistemas (Camacho-Ibar & Rivera-Monroy, 2014; Pérez-ruzafa et al., 2019). Estes múltiplos fatores de estresse atuam simultaneamente e podem ter diferentes efeitos sobre a diversidade de peixes de distintas regiões (Brucet et al., 2013). A identificação dos determinantes naturais e não naturais que agem sobre a biodiversidade de água doce tem sido bem documentado na literatura (Brucet et al., 2013; Gutiérrez-Cánovas, Millán, Velasco, Vaughan, & Ormerod, 2013). No entanto, em lagoas costeiras, os estudos sobre os impactos de ações antrópicas sobre a ictiofauna têm sido pontuais em poucas e/ou individuais lagoas e estuários (Camara, Caramaschi, Di Dario, & Petry, 2018; Whitfield et al., 2017). Dessa forma, o objetivo do capítulo 2 é entender qual o efeito da modificação da cobertura do solo para uso antrópico sobre a ictiofauna de lagoas inseridas em duas regiões brasileiras distintas: região costeira sul e sudeste.

Em adição a essas ameaças, alterações climáticas representam uma crescente mudança na integridade e função dos sistemas de água doce (Collen et al., 2014; Mantyka-Pringle, Martin, Moffatt, Linke, & Rhodes, 2014). Temperaturas extremas afetam a sobrevivência e riqueza de peixes pelo estresse térmico e pela diminuição de oxigênio (Griffiths, McGonigle, & Quinn, 2014; Heino, Virkkala, & Toivonen, 2009). Mudanças no regime hidrológico e a ocorrência de eventos extremos de chuva e seca podem ter potenciais consequências para as comunidades de peixes lacustres (Jeppesen et al., 2010a). Nestes sistemas, secas periódicas podem resultar na morte de indivíduos de muitas espécies e lagos podem se tornar ainda mais isolados com a diminuição do nível da água e desaparecimento de canais. Nesta situação, espécies endêmicas são particularmente afetadas, sendo ameaçadas de extinção global (Jeppesen et al., 2009). No entanto, por serem sistemas geologicamente recentes, a fauna de peixes das lagoas costeiras é predominantemente composta por espécies de origem continental e marinhas; espécies endêmicas a sistemas lacustres costeiros são raras nas lagoas costeiras da costa atlântica da

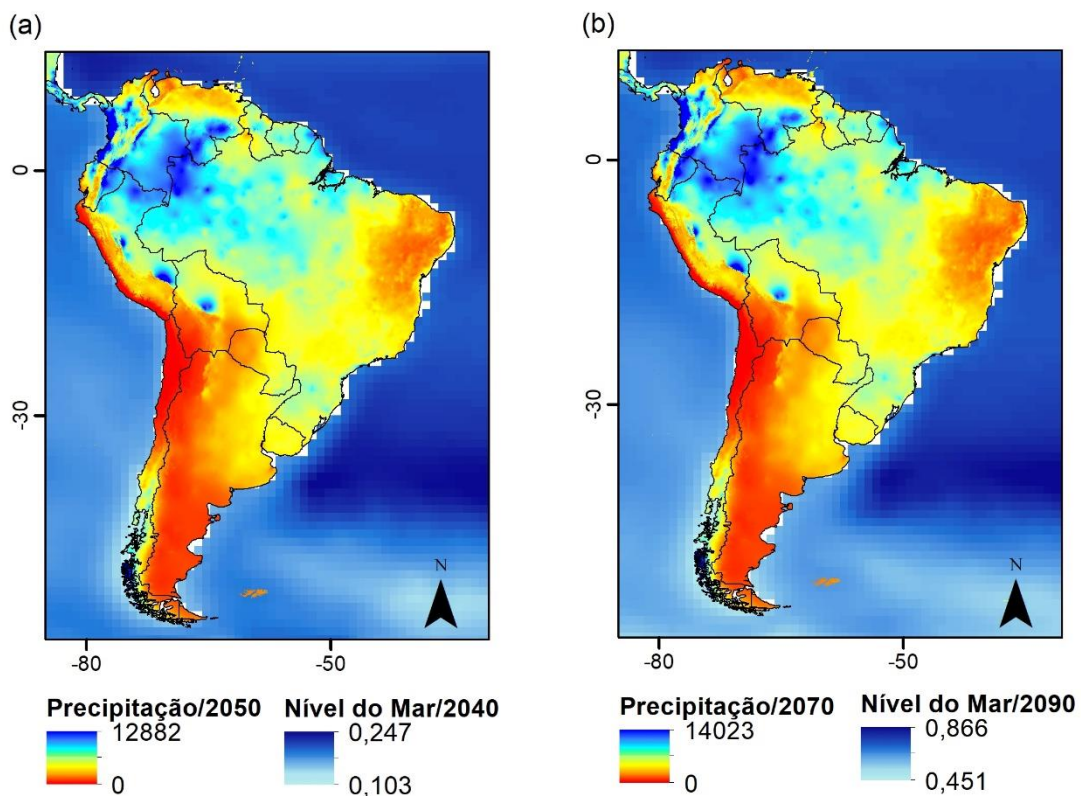
América do Sul e são observadas apenas nas lagoas da bacia hidrográfica do rio Tramandaí, litoral sul brasileiro. Para essa região, quatro espécies endêmicas são encontradas: *Gymnogeophagus lacustris*, *Odontesthes ledae*, *O. bicudo* e *O. piquava* (Malabarba et al., 2013). No Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba, Rio de Janeiro, há o registro da espécie endêmica *Atlantirivulus jurubatibensis* que habita áreas alagadas ao redor de algumas lagoas (Costa, 2008).

O aumento da temperatura pode ainda aumentar o nível do mar que, junto com alterações no regime de precipitação, podem alterar as taxas de trocas de água entre estuários e mar, aumentando a salinidade e alterando a composição das espécies (García-Seoane, Dolbeth, Silva, Abreu, & Rebelo, 2016; Mackenzie, Gislason, Möllmann, & Köster, 2007). Os efeitos mais drásticos podem incluir o afogamento da planície costeira ou parte dela pelo oceano, fazendo com que as lagoas desapareçam, levando à extinção de espécies de água-doce e mesmo daquelas estuarinas ou das diádromas (que realizam pelo menos parte do ciclo de vida em águas continentais). A salinização dos aquíferos é outro grande problema causado pela superexploração dos recursos hídricos subterrâneos e potencializado pelas alterações climáticas (Colombani, Mastrocicco, & Giambastiani, 2015). Planícies costeiras sofrem com a intrusão de água salgada causada tanto pelo aumento do nível do mar como pela salinização do lençol freático. A salinização das reservas de água doce já limitadas pode levar à perda da biodiversidade e dos ecossistemas, bem como à queda da resiliência dos ecossistemas costeiros (Colombani et al., 2015). Pequenas mudanças na salinidade podem provocar grandes mudanças na cadeia trófica afetando a estrutura da comunidade zooplanctônica diretamente (Jeppesen et al., 2007) e alterando a distribuição e composição das comunidades de peixes (García-Seoane et al., 2016; Jeppesen et al., 2010b; Sosa-López, Mouillot, Ramos-Miranda, Flores-Hernandez, & Chi, 2007).

A baixa cota altimétrica das regiões costeiras e o uso humano expressivo fazem com que os efeitos decorrentes de processos naturais e antrópicos sejam maximizados cumulativamente (Heino et al., 2009; Mantyka-Pringle et al., 2014; Pont, Logez, Carrel, Rogers, & Haidvogel, 2015). A magnitude dessas mudanças sobre os corpos d'água não é igual em todas as regiões e várias características como posição geográfica, morfometria, status tróficos e interações bióticas podem alterar a resposta dos ecossistemas aquáticos a essas mudanças (Blenckner, 2005). Há uma gama de efeitos que podem ser esperados a partir de mudanças climáticas em lagoas costeiras, como a perda da biodiversidade de água doce (extinções globais ou locais) e de espécies diádromas, alteração na distribuição ou abundância de espécies economicamente importantes, aumento do número de espécies ameaçadas ou endêmicas (devido a extinções em parte da distribuição original), diminuição da amplitude de distribuição de espécies de água-doce e do hábitat (área) de água-doce disponível; expansão ou contração da distribuição de



espécies estuarinas devido ao maior número de lagoas salinas ou a alteração das zonas climáticas quentes. Assim, no capítulo 3, o objetivo foi verificar quais seriam as mudanças previstas na comunidade de peixes com um possível aumento da salinidade em um sistema lacustre no sul do Brasil. Projeções do *Intergovernmental Panel on Climate Change* (IPCC, 2019) apontam para um aumento no nível do mar na costa atlântica da América do Sul de até 0,25 m em 2040 e 0,87 em 2090 (Figura 4). Apesar de ser previsto um aumento da precipitação anual para estes mesmos períodos (Figura 4) ele poderá não ser suficiente para minimizar o impacto da salinização das águas superficiais e subterrâneas.



**Figura 4** Projeções do WorldClim para precipitação anual e projeções do IPCC para o aumento de nível do mar para a América Latina considerando critérios do RPC8.5 para o anos de 2050 e 2040, repectivamente (a), e para os anos 2070 e 2090 (b). Fonte: WorldClim (<https://www.worldclim.org/>) ; IPCC 2019 (<https://www.ipcc.ch/>).

Assim, esta tese se propõe a investigar padrões de diversidade de peixes de lagoas costeiras na costa atlântica da América do Sul, examinando a influência de fatores históricos e contemporâneos, além de examinar os possíveis impactos de mudanças climáticas sobre a ictiofauna de lagoas costeiras. A tese é composta por três capítulos: o primeiro aborda a origem do sistema costeiro e a influência histórica sobre a ictiofauna atual; o segundo é uma abordagem sobre efeito local do uso e ocupação do solo sobre a ictiofauna e o terceiro investiga potenciais



modificações na composição da ictiofauna frente ao aumento do nível do mar provocado por mudanças climáticas.

## Referências

- Amezcuca, F., & Amezcuca-Linares, F. (2014). Seasonal changes of fish assemblages in a subtropical lagoon in the SE Gulf of California. *TheScientificWorldJournal*, 1–15. <https://doi.org/10.1155/2014/968902>
- Basset, a., Sabetta, L., Fonnesu, a., Mouillot, D., Do Chi, T., Viaroli, P., ... Carrada, G. C. (2006). Typology in Mediterranean transitional waters: new challenges and perspectives. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 16(5), 441–455. <https://doi.org/10.1002/aqc.767>
- Blenckner, T. (2005). A conceptual model of climate-related effects on lake ecosystems. *Hydrobiologia*, 533(1–3), 1–14. <https://doi.org/10.1007/s10750-004-1463-4>
- Brucet, S., Pédrón, S., Mehner, T., Lauridsen, T. L., Argillier, C., Winfield, I. J., ... Jeppesen, E. (2013). Fish diversity in European lakes: geographical factors dominate over anthropogenic pressures. *Freshwater Biology*, 58(9), 1779–1793. <https://doi.org/10.1111/fwb.12167>
- Camacho-Ibar, V. F., & Rivera-Monroy, V. H. (2014). Coastal Lagoons and Estuaries in Mexico: Processes and Vulnerability. *Estuaries and Coasts*, 37(6), 1313–1318. <https://doi.org/10.1007/s12237-014-9896-0>
- Camara, E. M., Caramaschi, É. P., Di Dario, F., & Petry, A. C. (2018). Short-Term Changes in Two Tropical Coastal Lagoons: Effects of Sandbar Openings on Fish Assemblages. *Journal of Coastal Research*, 34(1), 90–105. <https://doi.org/10.2112/JCOASTRES-D-16-00026.1>
- Collen, B., Whitton, F., Dyer, E. E., Baillie, J. E. M., Cumberlidge, N., Darwall, W. R. T., ... Böhm, M. (2014). Global patterns of freshwater species diversity, threat and endemism. *Global Ecology and Biogeography*, 23(1), 40–51. <https://doi.org/10.1111/geb.12096>
- Colombani, N., Mastrocicco, M., & Giambastiani, B. M. S. (2015). Predicting Salinization Trends in a Lowland Coastal Aquifer: Comacchio (Italy). *Water Resources Management*, 29(2), 603–618. <https://doi.org/10.1007/s11269-014-0795-8>
- Costa, C. L. N., Perez, S. I., Louvise, J., Tonhatti, C. H., Clemente-Carvalho, R. B. G., Petry, A. C., &

- dos Reis, S. F. (2019). Demographic Expansion and Contraction in a Neotropical Fish during the Late Pleistocene-Holocene. *Open Journal of Statistics*, 09(04), 470–483. <https://doi.org/10.4236/ojs.2019.94032>
- Costa, W. J. E. M. (2008). *Rivulus jurubatibensis*, a new aplocheiloid killifish from the southeastern Brazilian coastal plains (Cyprinodontiformes: Rivulidae). *Ichthyological Exploration of Freshwaters*, 19(2), 135–140.
- Darwin, C. (1859). *On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*. London: Murrai.
- Dias, M. S., Oberdorff, T., Hugueny, B., Leprieur, F., Jézéquel, C., Cornu, J. F., ... Tedesco, P. A. (2014). Global imprint of historical connectivity on freshwater fish biodiversity. *Ecology Letters*, 17(9), 1130–1140. <https://doi.org/10.1111/ele.12319>
- Dillenburg, S R, Barboza, E. G., Tomazelli, L. J., Hesp, P. A., Clerot, L. C. P., & Ayup-Zouain, R. N. (2009). The holocene coastal barriers of Rio Grande do Sul. *Lecture Notes in Earth Sciences*, 107(1986), 53–91. [https://doi.org/10.1007/978-3-540-44771-9\\_3](https://doi.org/10.1007/978-3-540-44771-9_3)
- Dillenburg, Sérgio R., & Hesp, P. A. (2009). *Geology and Geomorphology of Holocene Coastal Barriers of Brazil*. <https://doi.org/10.1007/978-3-540-78938-3>
- Dillenburg, Sérgio Rebello, Roy, P. S., Cowell, P. J., & Tomazelli, L. J. (2000). Influence of antecedent topography on coastal evolution as tested by the shoreface translation-barrier model (STMJ). *Journal of Coastal Research (ISSN: 0749-0208)*, 16(1), 71–81. <https://doi.org/10.2112/03-0071.1>
- Esteves, F. D. A. (2011). *Fundamentos de Limnologia* (3rd ed.). Rio de Janeiro: Interciência.
- Franco, T. P., Neves, L. M., & Araújo, F. G. (2019). Better with more or less salt? The association of fish assemblages in coastal lagoons with different salinity ranges. *Hydrobiologia*, 828(1), 83–100. <https://doi.org/10.1007/s10750-018-3804-8>
- García-Seoane, E., Dolbeth, M., Silva, C. L., Abreu, A., & Rebelo, J. E. (2016). Changes in the fish assemblages of a coastal lagoon subjected to gradual salinity increases. *Marine Environmental Research*, 122, 178–187. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2016.10.005>
- Griffiths, D., McGonigle, C., & Quinn, R. (2014). Climate and species richness patterns of freshwater fish in North America and Europe. *Journal of Biogeography*, 41(3), 452–463. <https://doi.org/10.1111/jbi.12216>

- Guimarães, T. D. F. R., Hartz, S. M., & Becker, F. G. (2014). Lake connectivity and fish species richness in southern Brazilian coastal lakes. *Hydrobiologia*, *740*(1), 207–217. <https://doi.org/10.1007/s10750-014-1954-x>
- Gutiérrez-Cánovas, C., Millán, A., Velasco, J., Vaughan, I. P., & Ormerod, S. J. (2013). Contrasting effects of natural and anthropogenic stressors on beta diversity in river organisms. *Global Ecology and Biogeography*, *22*(7), 796–805. <https://doi.org/10.1111/geb.12060>
- Heino, J., Virkkala, R., & Toivonen, H. (2009). Climate change and freshwater biodiversity: detected patterns, future trends and adaptations in northern regions. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, *84*(1), 39–54. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2008.00060.x>
- IPCC. (2019). IPCC Special Report on the Ocean and Cryosphere in a Changing Climate. In *In press*. <https://doi.org/https://www.ipcc.ch/report/srocc/>
- Jeppesen, E., Kronvang, B., Meerhoff, M., Søndergaard, M., Hansen, K. M., Andersen, H. E., ... Olesen, J. E. (2009). Climate change effects on runoff, catchment phosphorus loading and lake ecological state, and potential adaptations. *Journal of Environmental Quality*, *38*(5), 1930–1941. <https://doi.org/10.2134/jeq2008.0113>
- Jeppesen, E., Meerhoff, M., Holmgren, K., González-Bergonzoni, I., Teixeira-de Mello, F., Declerck, S. a. J., ... Lazzaro, X. (2010a). Impacts of climate warming on lake fish community structure and potential effects on ecosystem function. *Hydrobiologia*, *646*(1), 73–90. <https://doi.org/10.1007/s10750-010-0171-5>
- Jeppesen, E., Meerhoff, M., Holmgren, K., González-Bergonzoni, I., Teixeira-de Mello, F., Declerck, S. a. J., ... Lazzaro, X. (2010b). Impacts of climate warming on lake fish community structure and potential effects on ecosystem function. *Hydrobiologia*, *646*(1), 73–90. <https://doi.org/10.1007/s10750-010-0171-5>
- Jeppesen, E., Søndergaard, M., Pedersen, A. R., Jürgens, K., Strzelczak, A., Lauridsen, T. L., & Johansson, L. S. (2007). Salinity Induced Regime Shift in Shallow Brackish Lagoons. *Ecosystems*, *10*(1), 48–58. <https://doi.org/10.1007/s10021-006-9007-6>
- Lambeck, K., Rouby, H., Purcell, A., Sun, Y., & Sambridge, M. (2014). Sea level and global ice volumes from the Last Glacial Maximum to the Holocene. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *111*(43), 15296–15303. <https://doi.org/10.1073/pnas.1411762111>
- Landim Dominguez, J., da Silva Pinto Bittencourt, A. C., & Martin, L. (1992). Controls on

- Quaternary coastal evolution of the east-northeastern coast of Brazil: roles of sea-level history, trade winds and climate. *Sedimentary Geology*, 80(3–4), 213–232. [https://doi.org/10.1016/0037-0738\(92\)90042-P](https://doi.org/10.1016/0037-0738(92)90042-P)
- Lévêque, C., Oberdorff, T., Paugy, D., Stiassny, M. L. J., & Tedesco, P. a. (2008). Global diversity of fish (Pisces) in freshwater. *Hydrobiologia*, 595(1), 545–567. <https://doi.org/10.1007/s10750-007-9034-0>
- Lima, L. G., & Parise, C. K. (2020). Holocene coastal evolution of the transition from transgressive to regressive barrier in southern Brazil. *Catena*, 185(January 2019), 104263. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2019.104263>
- Macedo, M. C., Vilela, C. G., Labre, N. dos S., & Lourenço, M. C. (2017). Paleoenvironmental evolution of the Restinga de Jurubatiba Lagoons, Rio de Janeiro State. *Anuário Do Instituto de Geociências - UFRJ*, 40(3), 266–280. [https://doi.org/10.11137/2017\\_3\\_266\\_280](https://doi.org/10.11137/2017_3_266_280)
- Mackenzie, B. R., Gislason, H., Möllmann, C., & Köster, F. W. (2007). Impact of 21st century climate change on the Baltic Sea fish community and fisheries. *Global Change Biology*, 13(7), 1348–1367. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2007.01369.x>
- Malabarba, L. R., Neto, P. C., Bertaco, V. A., Carvalho, T. P., Santos, J. F., & Artioli, L. G. S. (2013). Guia de identificação dos peixes da bacia do Rio Tramandaí. *Via Sapiens*, 140. <https://doi.org/10.13140/2.1.2444.7042>
- Mantyka-Pringle, C. S., Martin, T. G., Moffatt, D. B., Linke, S., & Rhodes, J. R. (2014). Understanding and predicting the combined effects of climate change and land-use change on freshwater macroinvertebrates and fish. *Journal of Applied Ecology*, 51(3), 572–581. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12236>
- Martínez, S., & Rojas, A. (2013). Relative sea level during the Holocene in Uruguay. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 374, 123–131. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2013.01.010>
- Miller, K. G., Mountain, G. S., Wright, J. D., & Browning, J. V. (2011). A 180 Million Year Record of Sea Level and Ice Volume Variations. *Oceanography*, 24(2), 40–53. <https://doi.org/10.5670/oceanog.2011.26.COPYRIGHT>
- Neumann, B., Vafeidis, A. T., Zimmermann, J., & Nicholls, R. J. (2015). Future Coastal Population Growth and Exposure to Sea-Level Rise and Coastal Flooding - A Global Assessment. *PLoS ONE*, 10(3), 1–34. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0118571>

- Pascalis, F. De, Ghezzi, M., Mu, I., Umgieser, G., Vergara, C., & P, I. M. (2019). Connectivity between coastal lagoons and sea : Asymmetrical effects on assemblages ' and populations ' structure. *Estuarine , Coastal and Shelf Science*, 216. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2018.02.031>
- Pérez-Ruzafa, A., Mompeán, M. C., & Marcos, C. (2007). Hydrographic, geomorphologic and fish assemblage relationships in coastal lagoons. *Hydrobiologia*, 577(1), 107–125. <https://doi.org/10.1007/s10750-006-0421-8>
- Pérez-ruzafa, A., Pérez-ruzafa, I. M., Newton, A., & Marcos, C. (2019). Coastal Lagoons : Environmental Variability , Ecosystem Complexity , and Goods and Services Uniformity. In *Coasts and Estuaries*. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-814003-1.00015-0>
- Petry, A. C., Guimarães, T. F. R., Vasconcellos, F. M., Hartz, S. M., Becker, F. G., Rosa, R. S., ... Di Dario, F. (2016). Fish composition and species richness in eastern South American coastal lagoons: additional support for the freshwater ecoregions of the world. *Journal of Fish Biology*, 89(1), 280–314. <https://doi.org/10.1111/jfb.13011>
- Pont, D., Logez, M., Carrel, G., Rogers, C., & Haidvogel, G. (2015). Historical change in fish species distribution: shifting reference conditions and global warming effects. *Aquatic Sciences*, 77(3), 441–453. <https://doi.org/10.1007/s00027-014-0386-z>
- Reis, R. E., Albert, J. S., Di Dario, F., Mincarone, M. M., Petry, P., & Rocha, L. A. (2016). Fish biodiversity and conservation in South America. *Journal of Fish Biology*, 89(1), 12–47. <https://doi.org/10.1111/jfb.13016>
- Ribeiro, A. C. (2006). *Tectonic history and the biogeography of the freshwater fishes from the coastal drainages of eastern Brazil : an example of faunal evolution associated with a divergent continental margin*. 4(2), 225–246.
- Schäfer, A. (1985). *Fundamentos de ecologia e biogeografia das águas continentais*. Porto Alegre: UFRGS.
- Schwarzbold, A., & Schäfer, A. (1984). Gênese e Morfologia das Lagoas Costeiras do Rio Grande do Sul - Brasil. *Amazoniana*, 9(1), 87–104.
- 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(5), 762–771. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2010.06811.x>
- Sosa-López, A., Mouillot, D., Ramos-Miranda, J., Flores-Hernandez, D., & Chi, T. Do. (2007). Fish

- species richness decreases with salinity in tropical coastal lagoons. *Journal of Biogeography*, 34(1), 52–61. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01588.x>
- Thomaz, A. T., Malabarba, L. R., Bonatto, S. L., & Knowles, L. L. (2015). Testing the effect of palaeodrainages versus habitat stability on genetic divergence in riverine systems: Study of a Neotropical fish of the Brazilian coastal Atlantic Forest. *Journal of Biogeography*, 42(12), 2389–2401. <https://doi.org/10.1111/jbi.12597>
- Thomaz, A. T., Malabarba, L. R., & Knowles, L. L. (2017). Genomic signatures of paleodrainages in a freshwater fish along the southeastern coast of Brazil: Genetic structure reflects past riverine properties. *Heredity*, 119(4), 287–294. <https://doi.org/10.1038/hdy.2017.46>
- Tomazelli, L. J., & Villwock, J. (1991). Geologia do Sistema Lagunar Holocênico do Litoral Norte do Rio Grande do Sul, Brasil. *Pesquisas Em Geociências*, 18(1), 13. <https://doi.org/10.22456/1807-9806.21358>
- Tschá, M. K., Bachmann, L., Abilhoa, V., & Boeger, W. A. (2017). Past connection and isolation of catchments: The sea-level changes affect the distribution and genetic variability of coastal freshwater fishes. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 190, 31–39. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2017.02.030>
- Tschá, M. K., Baggio, R. A., Marteleto, F. M., Abilhoa, V., Bachmann, L., & Boeger, W. A. (2017). Sea-level variations have influenced the demographic history of estuarine and freshwater fishes of the coastal plain of Paraná, Brazil. *Journal of Fish Biology*, 90(3), 968–979. <https://doi.org/10.1111/jfb.13211>
- Vasconcelos, R. P., Reis-Santos, P., Costa, M. J., & Cabral, H. N. (2011). Connectivity between estuaries and marine environment: Integrating metrics to assess estuarine nursery function. *Ecological Indicators*, 11(5), 1123–1133. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2010.12.012>
- Whitfield, A. K., Weerts, S. P., & Weyl, O. L. F. (2017). A review of the influence of biogeography, riverine linkages, and marine connectivity on fish assemblages in evolving lagoons and lakes of coastal southern Africa. *Ecology and Evolution*, 7(18), 7382–7398. <https://doi.org/10.1002/ece3.3266>
- Wit, R. de. (2011). Biodiversity of Coastal Lagoon Ecosystems and Their Vulnerability to Global Change. *Ecosystems Biodiversity*. <https://doi.org/10.5772/24995>

## Capítulo 1:

Artigo submetido para a revista *Journal of Biogeography*.

### **Influence of past and current factors on beta diversity of coastal lagoon fish communities of South America**

Taís de Fátima Ramos Guimarães<sup>1</sup>, Ana Cristina Petry<sup>2</sup>, Sandra Maria Hartz<sup>1</sup> and Fernando Gertum Becker<sup>1</sup>

#### **Abstract**

**Aim:** To assess the relative influences of past and current factors on beta diversity of freshwater fishes in coastal lagoons.

**Location:** 129 lagoons located along the Atlantic coast of South America (0° to 40° S).

**Methods:** We built a fish composition dataset of neotropical lagoons, from which we calculated total Beta diversity ( $\beta_{jac}$ ) and its components, nestedness ( $\beta_{itu}$ ) and turnover ( $\beta_{jne}$ ). The values of  $\beta_{jac}$ ,  $\beta_{itu}$  and  $\beta_{jne}$  expressed the mean diversity between each lagoon and all the others of a given freshwater ecoregion. By assuming that contemporary species pool result from dispersal and colonization processes acting at temporal scales, we used (i) pleistocenic paleodrainage area, historical Shreve value and basin isolation time as historical variables and proxies of past freshwater habitat amount and conectivity during the last glacial maximum (LGM) and (ii) present drainage area, lagoon size and shape, salinity, night light (a proxy for human occupation) and occurrence of non-native fish species as current factors. We used multiple linear regressions and multi-model inference to assess the importance of these variables on fish community beta diversity and its components.

**Results:** We found that historical variables influenced beta diversity and its components at most. Nestedness was affected solely by historical factors (paleodrainage area), whereas beta diversity and turnover were also influenced by some current factors (shape, night light and salinity, respectively).

**Main conclusions:** Both current and past factors influence Beta diversity and its components on freshwater fish communities of coastal lagoons. The major changes in the availability of

freshwater areas and connectivity along the eastern coast of South America must have affected colonization, extinction and recolonization processes after the LGM. We highlighted that the knowledge about contemporary fish communities of those lagoons, formed only on the last thousand years, should not ignore ecological processes ongoing on their respective ancient landscapes.

**Keywords:** biogeographical processes, coastal ecosystems, community ecology, nestedness, paleodrainages, species diversity, turnover

## Introduction

Present patterns of freshwater fish community composition and diversity are shaped by current and past (historical) factors (Carvajal-Quintero et al., 2019; Dias et al., 2014; Tedesco, Oberdorff, Lasso, Zapata, & Hugueny, 2005). Both current environmental filters and dispersal limitation are described to affect the freshwater fish diversity patterns. For instance, trophic state, lagoon shape and position relative to the coastline and landscape, temperature and salinity (Boll et al., 2016; Brucet et al., 2013; Guimarães, Hartz, & Becker, 2014; Pérez-Ruzafa, Mompeán, & Marcos, 2007; Petry et al., 2016), as well as anthropogenic factors, such as eutrophication, urbanization, sandbar breaching and non-native species introductions were linked to variations in current fish species composition and diversity across different lakes (Brucet et al., 2013; Camara, Caramaschi, Di Dario, & Petry, 2018; Stendera et al., 2012; Trochine et al., 2018). For coastal lagoon fishes, salinity is a key factor. In general, saline influence occurs via hydrological connections with the sea, so that lagoons vary from completely freshwater to hypersaline (Loitzenbauer & Bulhões Mendes, 2012), directly affecting freshwater species composition and abundance (Di Dario et al., 2013; Pérez-ruzafa & Marcos, 2011; Sosa-López, Mouillot, Ramos-Miranda, Flores-Hernandez, & Chi, 2007).

Past factors, however, have been studied less often (Dias et al., 2014; Tedesco et al., 2005), their influence on contemporary community patterns is not yet well understood. But, recent researches have shown that species range area, genetic and taxonomic diversity and spatial structure display strong signals of paleodrainage history (Thomaz & Knowles, 2018; Thomaz, Malabarba, Bonatto, & Knowles, 2015; Tschá, Baggio, et al., 2017). Therefore, the inclusion of past drainage features such as area, complexity (i.e. number of rivers) and connectivity would improve the knowledge on current patterns of freshwater fish diversity, or at least reduce the fraction of unexplained variation (Camara et al., 2018; Thomaz et al., 2015). Sea-level fluctuations since the Last Glacial Maximum (LGM, ca. 20 k years BP) have been found to affect species richness, endemism and beta-diversity at a global scale, mainly because



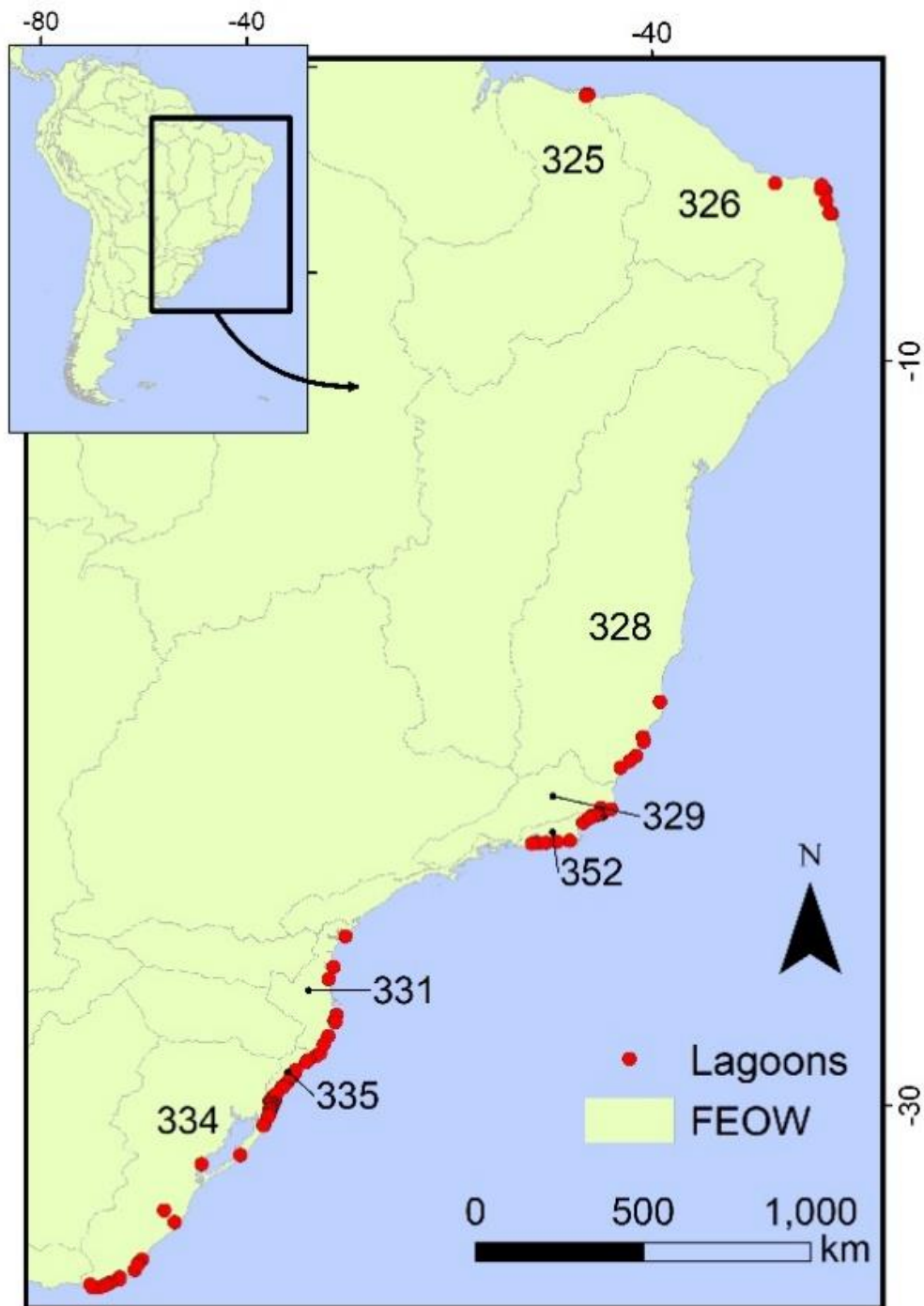
establishment and duration of paleo-river connections may have promoted fish species exchanges (Dias et al., 2014). Therefore, past freshwater habitat connectivity is expected to be an important historical factor affecting current freshwater species composition. Firstly, because fish dispersal is necessarily limited to aquatic pathways (except for human mediated dispersal or alternative extraordinary cases, e.g. Silva et al. (2019)). In fact, current aquatic connectivity has been demonstrated to influence lacustrine fish (Guimarães et al., 2014; Macedo-Soares, Petry, Farjalla, & Caramaschi, 2010). Further, freshwater fish dispersal in coastal hydrographic systems is limited by salinity gradients, so that both hydrological connectivity and physiological tolerance to salinity (Pérez-ruzafa & Marcos, 2011; Pérez-Ruzafa et al., 2007) are assumed to affect community composition. Since the Last Glacial Maximum, recurrent paleodrainage isolation and reconnection have affected fish species dispersal and demographic history (Baggio, Stoev, Spach, & Boeger, 2017; Thomaz et al., 2015; Tschá, Bachmann, Abilhoa, & Boeger, 2017), so that present communities could be expected to show a relevant signal of these historical events.

In Atlantic coastal plains of South America, hundreds of coastal lagoons formed very recently in the Quaternary (between 7 ka and 3 ka years BP; Dillenburger & Hesp, 2009), as a result of multiple marine regression and transgression events that shifted the marine coast line position, causing cyclic isolation and reconnection between freshwater drainages (Dias et al., 2014; Ribeiro, 2006; Thomaz et al., 2015; Tschá, Baggio, et al., 2017). During the Last Glacial Maximum (LGM, ca. 20 k years B.P.), sea level was approximately 130 m lower than today (Lambeck, Rouby, Purcell, Sun, & Sambridge, 2014). At this point, drainages that independently flowed into the sea may have been reconnected on the exposed continental shelf, increasing opportunities for freshwater fish to disperse between drainages that were formerly isolated by marine waters. Drainage connections and wide fish dispersal due to sea level retraction in the past have been proposed by Weitzman, Meneses, & Weitzman, (1988) to explain the origin of freshwater fish fauna in the coastal plain drainages of South America. In fact, recent research found evidence for these factors to influence freshwater fish diversity (Dias et al., 2014; Thomaz et al., 2015; Thomaz, Malabarba, & Knowles, 2017; Tschá, Bachmann, et al., 2017) in the region. However, these former studies focused mostly on fish species or communities from streams situated in old geological compartments of coastal drainages, established as freshwater environments since 20 million years ago (Ribeiro, 2006). Comparatively, coastal lagoons are situated in a much more recent compartment of coastal drainages, and were established as freshwater environments at less than 5 k years ago (García-Rodríguez, 2006; Lima & Parise, 2020). Recent freshwater ecosystems contain a low rate of endemic species (Leprieur et al.,

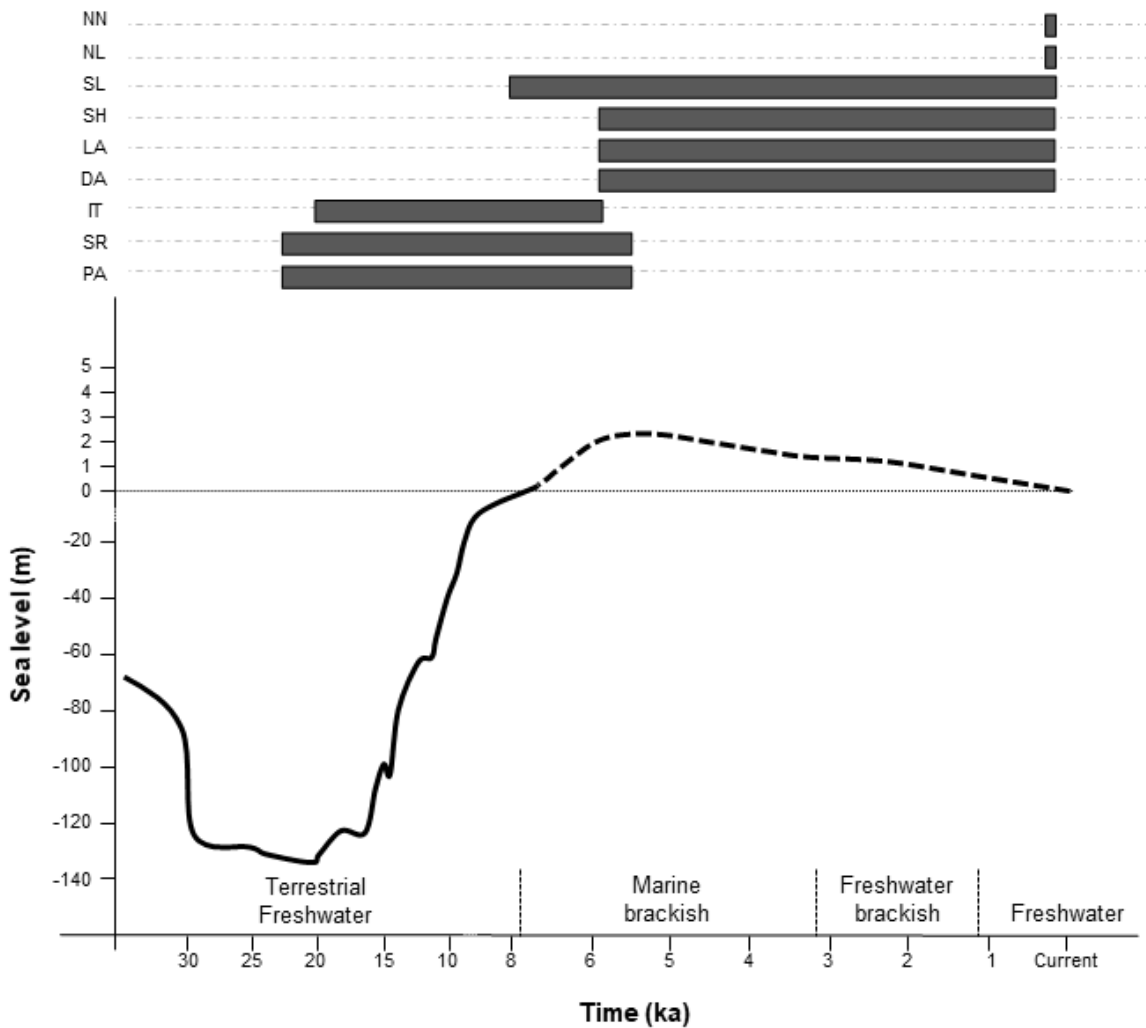
2011) and local communities are expected to be formed by species with good dispersal capability and tolerance to salinity gradient.

We investigated the influence of both current and historical factors on beta diversity of freshwater fish communities in 129 coastal lagoons across eight ecoregions along the Atlantic coast of South America (Fig.1). Thus, we tested the following predictions:

- (a) Beta diversity of freshwater species between coastal lagoons should be low and expressed in the nestedness component of beta diversity, as a result of selective species loss (local extinction) and gain (colonization), linked to dispersal limitation and environmental filtering (salinity) (Leprieur et al., 2011; Si, Baselga, Leprieur, Song, & Ding, 2016).
- (b) Higher beta diversity should be found in drainages that remained isolated by sea/salinity for longer periods (Dias et al., 2014). There are two alternative hypotheses regarding the turnover and nestedness components of beta diversity.
  - (b1) beta diversity would increase due to turnover resulting from random local extinctions in lagoons. Turnover is expected to increase with isolation time because there will be a higher chance for random local extinctions associated to low (and random) colonization rates. A dominant turnover component is expected, relative to nestedness (Si et al., 2016).
  - (b2) beta diversity would increase due to non-random extinction processes, in which some species have higher extinction risk due to dispersal limitation. In this case, the nestedness component of beta-diversity should be positively related to isolation time.
- (c) The influence of past paleodrainage area, Shreve stream value and isolation time should be significant, although current factors should have a larger effect on beta-diversity. We considered that factors influencing lagoon fish communities are distinctly distributed along the history of present coastal drainages (Fig. 2). While past factors operated mainly between 20 k to 8 k years BP, current factors have been active since 5 k years BP, when lagoons were formed, to present day (distal current factors, like lagoon area), or even only from <500 years BP to present (anthropic factors).



**Figure 1** Coastal lagoons included on the study (red dot), which belong to eight Freshwater Ecoregions (FEOW, sensu Abell et al., 2008, with two adjustments; see text for details) along the Atlantic Coast of South America. FEOW identification (n = number of included lagoons): 325, Parnaíba (n = 6); 326, Northeast Caatinga and coastal drainages (n = 14); 328, Northeast Atlantic Forest (n = 7); 329, Paraíba do Sul (n = 19); 352, Fluminense (6); 331, Southeast Atlantic Forest (n = 9); 334, Laguna dos Patos (n = 20); 335, Tramandaí-Mampituba (n = 48).



**Figure 2** Timeline representing the period in which current and past factors (and their respective proxies) influenced freshwater fish species in south-american coastal lagoons. The solid and dashed lines indicate sea level projections of Lambeck et al. (2014) and Angulo, Lessa, & Souza (2006), respectively. Salinity influence was represented according to García-Rodríguez (2006). NN = non-native species; NL = night light; SL = salinity; SH = shape index; LA = lagoon area; DA = current drainage area; IT = isolation time; SR = Shreve value; PA = paleodrainage area.

## Materials and Methods

We compiled fish species composition data for 129 lagoons along the Atlantic coast of South America, between latitudes 0° e 40° S, encompassing eight freshwater ecoregions of the world (FEOW; Abell et al., 2008) (Fig. 1). Those coastal lagoons are mostly shallow (up to approximately 3 m), small-sized (<2 km<sup>2</sup>) waterbodies, although some large lagoons are present (Patos Lagoon, 32°10' S, 52°061'W, 10200 km<sup>2</sup>). These lagoons vary from exclusively freshwater

waterbodies to hypersaline lagoons (Petry et al., 2016). They can be completely isolated (i.e., lacking any surface connection to other lagoons, water courses, estuaries or to the ocean) or highly connected by interlacustrine channels and wetlands to other lagoons and to the ocean (Petry et al., 2016). Anthropogenic influence can be high, due to urbanization, tourism and fishing (Camara et al., 2018; Neumann, Vafeidis, Zimmermann, & Nicholls, 2015).

We had to adjust the original limits of two ecoregions (cf. Abell et al., 2008) which, at the coastal plain and at a finer spatial scale, were inconsistent with fish and physiographic data. First, we included the Macaé river basin in FEO329, based on results from Pereira et al. (2013), who found congruence between a phylogeographic analysis of *Hoplias malabaricus* and endemism areas along Brazilian coastal drainages. Second, we included the Tramandaí river basin in FEO 335, according to the results of Thomaz et al. (2015), who found genetic structure among populations of the *Hollandichthys multifasciatus* in drainages along the south-eastern Brazilian coast.

#### **Fish data**

Fish data consisted of a species by lagoon matrix, with presence/absence records for each species. Most of the data was compiled by Petry et al. (2016), but we added new data by searching fish collections records in the SpeciesLink database (<http://splink.cria.org.br/>) and in primary research papers (Table S1). A taxonomic and nomenclatural verification was performed across the whole fish dataset for validity and identity of species records. More information on the fish dataset can be found in Petry et al. (2016).

#### **Beta diversity**

Beta diversity was calculated only for the freshwater component of fish communities, i.e., only for the freshwater and diadromous fish species present in local communities. Exclusively estuarine species or occasional marine species were not included in the calculations, since we were interested in biogeographical processes related to freshwater species only. Freshwater fish dispersal depends exclusively on the existence of freshwater habitat, so their occurrence in presently isolated areas can be expected to be a result from past connectivity. Non-native species were not included in the matrix for beta diversity calculations.

We estimated dissimilarity in species composition using the Jaccard coefficient to obtain total beta diversity ( $\beta_{jac}$ ) and its components of turnover ( $\beta_{jtu}$ ) and nestedness ( $\beta_{jne}$ ) (Baselga,

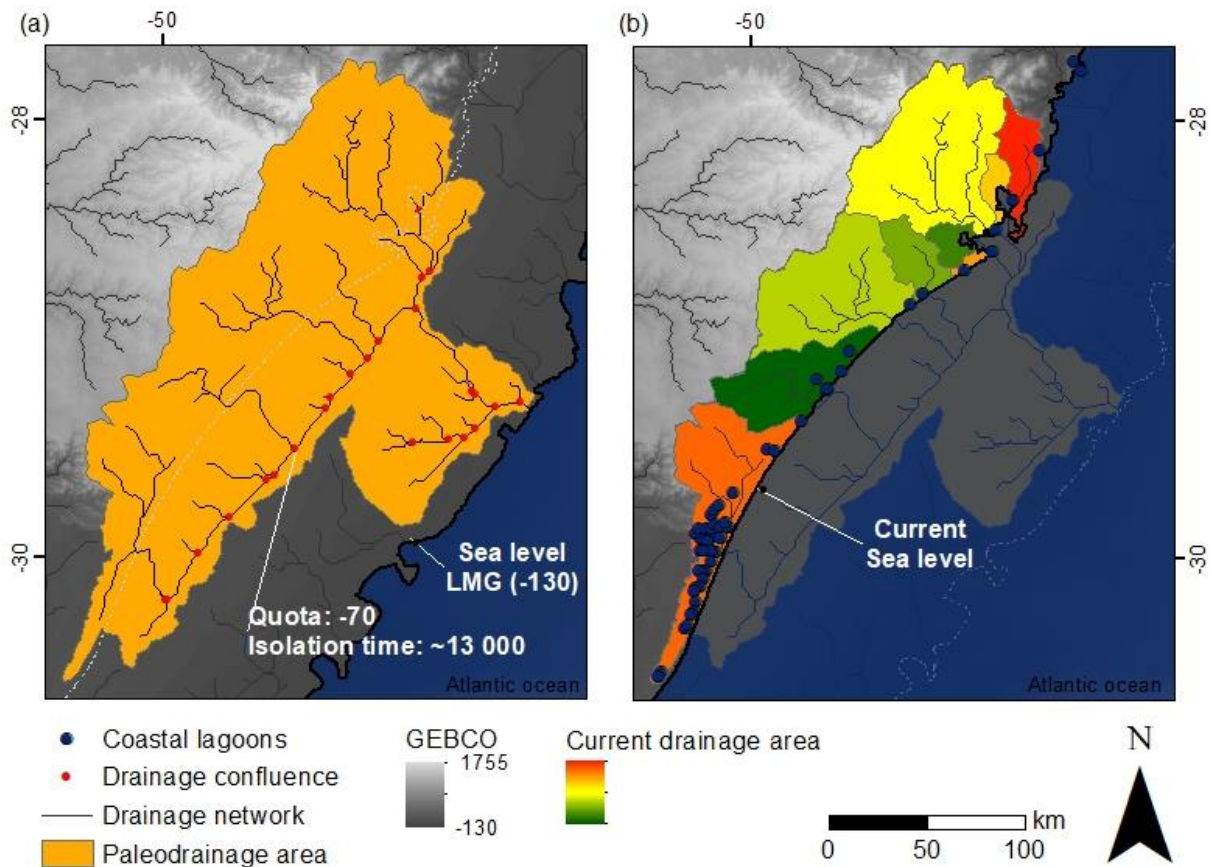
2012). Total beta diversity is an indicator of the proportion of unique species in two sites if they are equal in species richness. The  $\beta_{jtu}$  component estimates the species turnover between communities that is independent of species richness, while  $\beta_{jne}$  is the fraction of  $\beta_{jac}$  not affected by turnover (Baselga, 2012). The values of  $\beta_{jac}$ ,  $\beta_{jtu}$  and  $\beta_{jne}$  expressed the mean diversity between each lagoon and all the others of a given FEOW.  $\beta_{jac}$ ,  $\beta_{jtu}$  and  $\beta_{jne}$  vary between 1 (total dissimilarity) and 0 (total similarity).

Beta diversity was calculated in R3.4.1 (R Core Team, 2019), using the betapart library for Partitioning Beta Diversity (Baselga, Orme, Villeger, Bortoli, & Leprieur, 2018).

### **Past variables (paleodrainages)**

We selected three historical variables, paleodrainage area (PA), paleodrainage Shreve value (SR) and paleodrainage isolation time (IT). We assumed that Shreve value and isolation time are proxies to past freshwater connectivity within and between drainages, and thus should be related to fish dispersal and potential colonization of coastal lagoons (Fig. 3). Paleodrainage area (PA) is the total watershed area in the LGM (Last Glacial Maximum). It includes the present continental portion of the watershed plus the exposed continental shelf during the LGM. Shreve value (SR) represents the number of drainage confluences, quantify by Shreve order (Shreve, 1966), in the paleodrainage area exposed by sea retraction during the LGM. Isolation time (IT) represents the time since a given drainage (and its lagoons) became isolated from other coastal drainages due to sea level rise.

Watersheds and stream networks were modeled in ArcGIS 10.3 using digital elevation model data from General Bathymetric Chart of Oceans (GEBCO\_08; accessed in <https://www.gebco.net>; 30 arc-sec resolution). To obtain PA and SR data, we followed routine steps of ArcGIS tool, ArcHydro 2.0 (Available at: <http://downloads.esri.com/archydro/>) (see Appendix S1). For IT, we used information on sea levels along the Holocene (Lambeck et al., 2014) to allocate estimated dates to each drainage confluence, based on modelled bathymetric quota.



**Figure 3** Coast line configuration during the Last Glacial Maximum (LGM) (a), and in present time (b). Only the southern portion of the study region is shown. Note the isolated drainages in (b). GEBCO (General Bathymetric Chart of Oceans) is the digital elevation model (meters). Lagoons are not represented in (a) because they were assumed to have been formed only recently, after the LGM.

### Present time variables

We obtained drainage area (DA) at present by the same procedure and data used for in the determination of paleodrainage area, except that drainage-sea confluence was defined at the current sea level.

Lagoon area (LA) and shape (SH) were extracted from lagoons mapped using Landsat-8 satellite imagery (freely available at <https://landsat.usgs.gov/landsat-8>; 30 m resolution). The shape index measures the perimeter-area ratio, and varies between 1 (perfect circle) to infinity (long and irregular shapes) (Farina, 2006), being calculated as  $Shape = (0.282 * Perimeter) / \sqrt{Area}$ .

We defined Salinity (SL) as a binary variable (0 = freshwater, 1 = brackish water). Salinity information was obtained from the original sources of fish data. Whenever salinity information was not available, we assumed that lagoons with direct connection to the sea as brackish at least for part of the year.

### **Anthropic influence**

Two variables were used as proxies of physical and biotic anthropogenic influence on a given coastal lagoon: Night light (NL) and presence of non-native fish species (NN). Night light was based on the *night time light* image made available by the National Oceanic and Atmospheric Administration (NOAA, <https://www.ngdc.noaa.gov/eog/>; 30 arc-sec resolution). This is an image of artificial night light, corrected for avoiding confusion with fire light. Because the spatial extent at which landscape attributes are measured may affect the relation between landscape and ecological targets (Jackson & Fahrig, 2015), we extracted mean nightlight at different buffer sizes (1 to 10, 12, 15 and 20 km) around each lagoon and examined correlations with fish beta diversity. Mean night light for each buffer was calculated as the sum of night-light values (brightness digital number) across all pixels in a given buffer, divided by the number of pixels in the buffer. Mean night-light at the 10-km buffer showed the highest correlation with fish beta diversity and was used in all subsequent analysis (Appendix S2).

We represented the potential influence of non-native fish species on coastal lagoon fish communities as a binary variable (NN; 0 = absent, 1 = present). Non-native species occurrences were filtered from the original compilation of fish data described previously. We defined as non-natives all species that are not native at the drainages where they were recorded, including those that are originally native to other continents or from adjacent watersheds.

### **Data analysis**

The relative importance of past, current and anthropic variables to explain total beta diversity ( $\beta_{jac}$ ) and its turnover ( $\beta_{itu}$ ) and nestedness ( $\beta_{jne}$ ) components was assessed using multiple linear models (LM) and multimodel inference. We accounted for collinear variables and looked at all possible models ( $n = 346$ ) that included five or less terms (with collinearity  $< 0.7$ ) using differences in Akaike Information Criterion ( $\Delta AIC$ ). Models with  $\Delta AIC < 4$  were assumed to have a satisfactory empirical support (Burnham & Anderson, 2002). We then calculated model-averaged slope coefficients and associated 95% confidence intervals. Variables in which the



confidence interval included zero were considered not to have an effect (Arnold, 2010). We visually confirmed that residuals for all selected models were normally distributed.

Correlation between predictor variables was  $>0.7$  only for Paleodrainage Area vs. Shreve value. Variables expressing area (PA, DA and LA) were log-transformed. All predictor variables were also z-score transformed to allow comparison of their regression coefficients.

All analyses were performed in R 3.4.1 (R Core Team, 2019), using library MuMIn for model averaging (Barton, 2018).

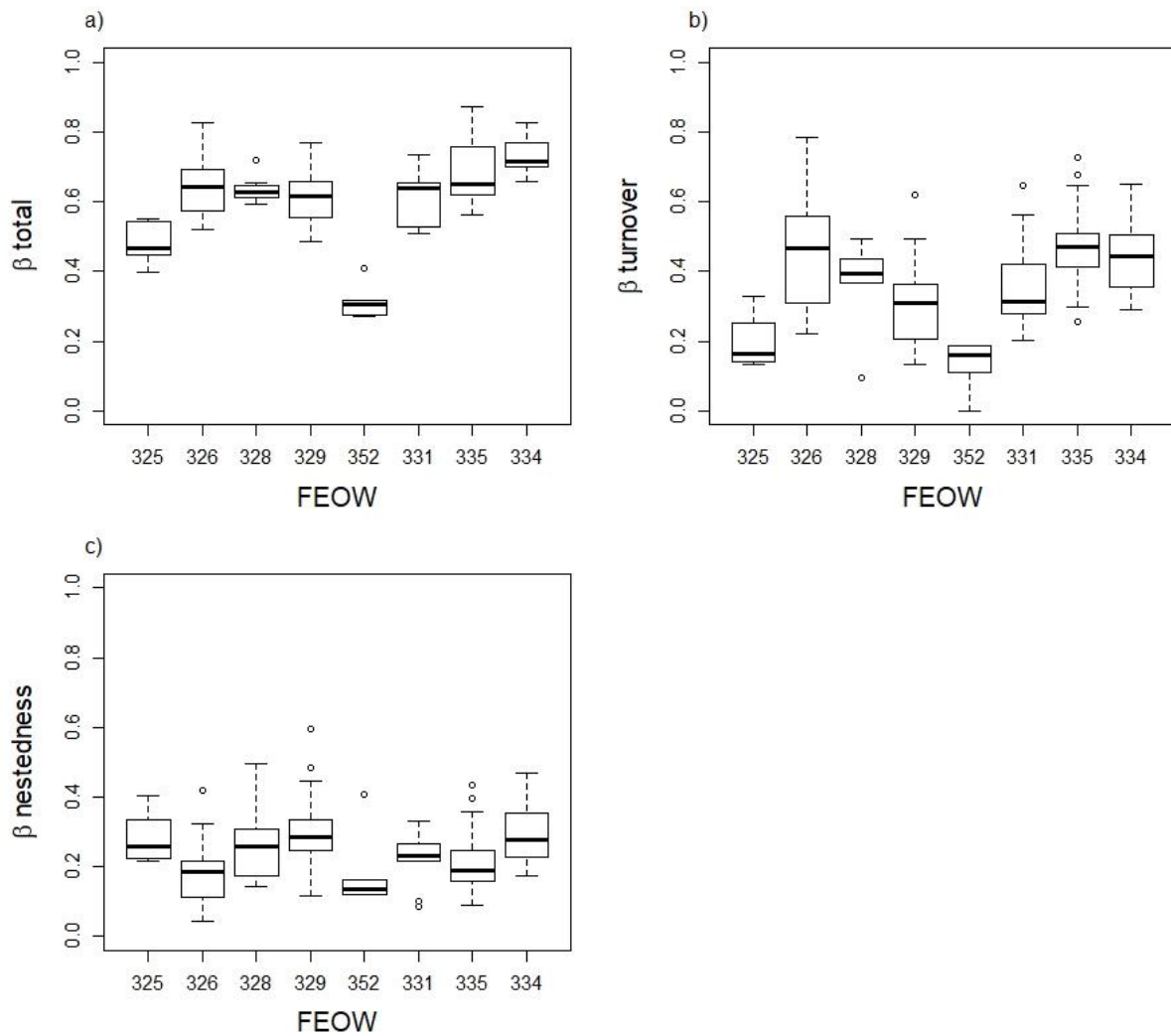
## Results

Our dataset comprised 173 native freshwater fish species, and 15 non-native fish species. Total species richness per ecoregion varied widely, from 11 to 93 species (Table S2, in Supporting Information). At least one non-native species was present in 73 lagoons (Table S2, in Supporting Information) and 56 lagoons had no record of non-native fish.

Past, current and anthropic characteristics were highly variable across the 129 studied lagoons (Table S3, in Supporting Information). However, historical variables are expressed regionally and did not vary much within ecoregions. Contrastingly, current and anthropic variables varied both within and between ecoregions (Table S3, in Supporting Information). From the 129 studied lagoons, 42 were considered to be influenced by saline waters (Table S3, in Supporting Information).

### Current beta diversity

Mean total beta diversity ( $\beta_{jac}$ ) was 0.64 (SD = 0.11, minimum = 0.27, maximum = 0.87; Fig.4a). Across ecoregions, beta diversity usually had a higher contribution from the turnover component (mean = 0.4, SD = 0.15; Fig. 4b), an average 1.5 times higher than the nestedness component (mean = 0.24, SD = 0.1; Fig. 4c).



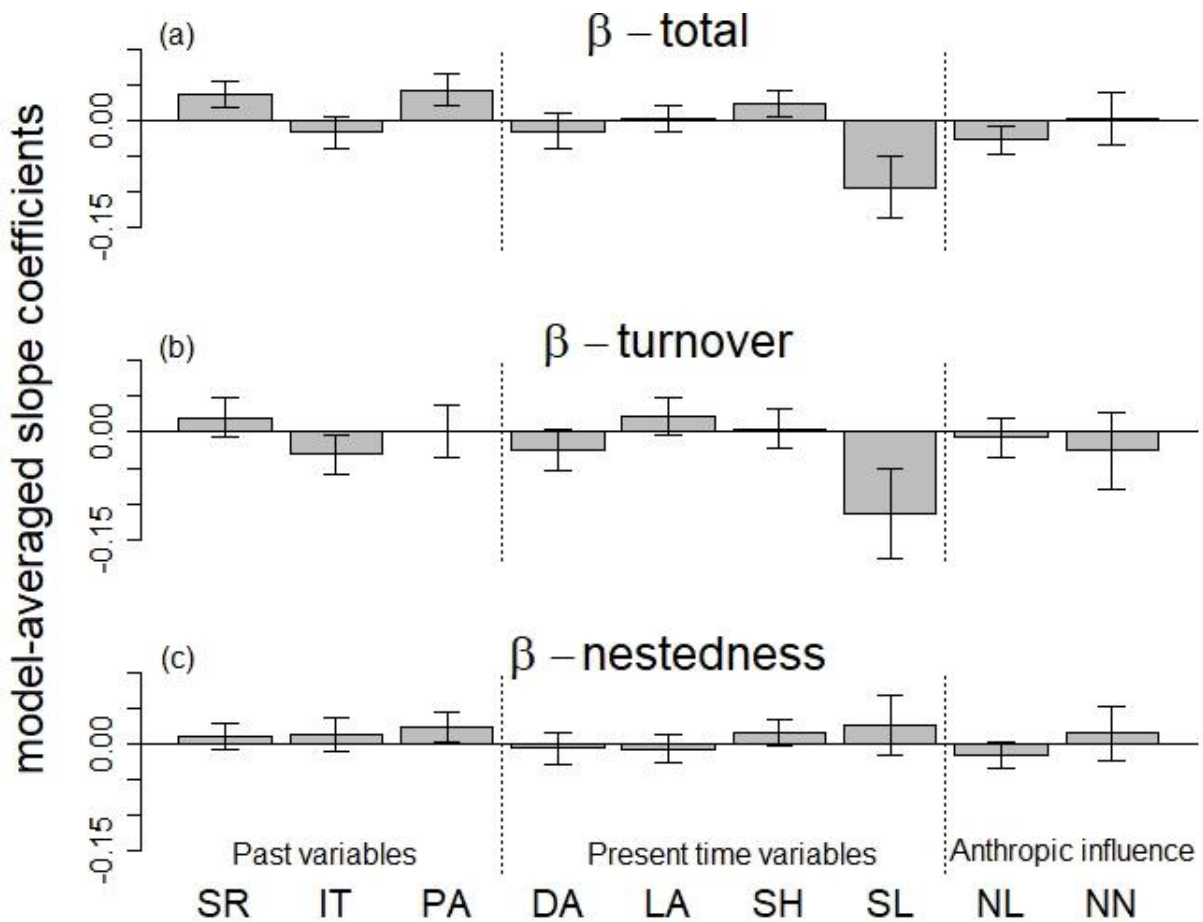
**Figure 4** Fish beta diversity in 129 coastal lagoons across eight freshwater ecoregions (FEOWS) in South America.  $\beta$ -total (a),  $\beta$ -turnover (b) and  $\beta$ -nestedness (c). Freshwater Ecoregions of the World (FEOW) are labeled according to Abell et al. (2008). FEOW sequence follows a north-to-south latitudinal order. See main text for ecoregion names.

### Factors affecting fish beta diversity

As expected, total beta diversity in coastal lagoon fish communities was affected by current (salinity and shape) and anthropic (night light) factors, but also by historical factors (paleodrainage area and Shreve value) (Fig. 5a). As expected, salinity (a current factor) was the main influencing factor on beta diversity. It negatively affected beta diversity, i.e., the freshwater component of fish communities tended to be more similar between lagoons influenced by saline waters, than between freshwater lagoons in the same ecoregion. Salinity was present in all selected models and had the highest mean coefficient for total beta diversity

and to the nestedness and turnover components (Table S4). Salinity had also the highest influence on the turnover component, negatively affecting this component of beta diversity (Fig. 5b), i.e., compositional differences due to species turnover were lower between saline lagoons than between freshwater lagoons. Nestedness was not affected by any current or anthropic factor, except for paleodrainage area (historical factor) (Fig 5c).

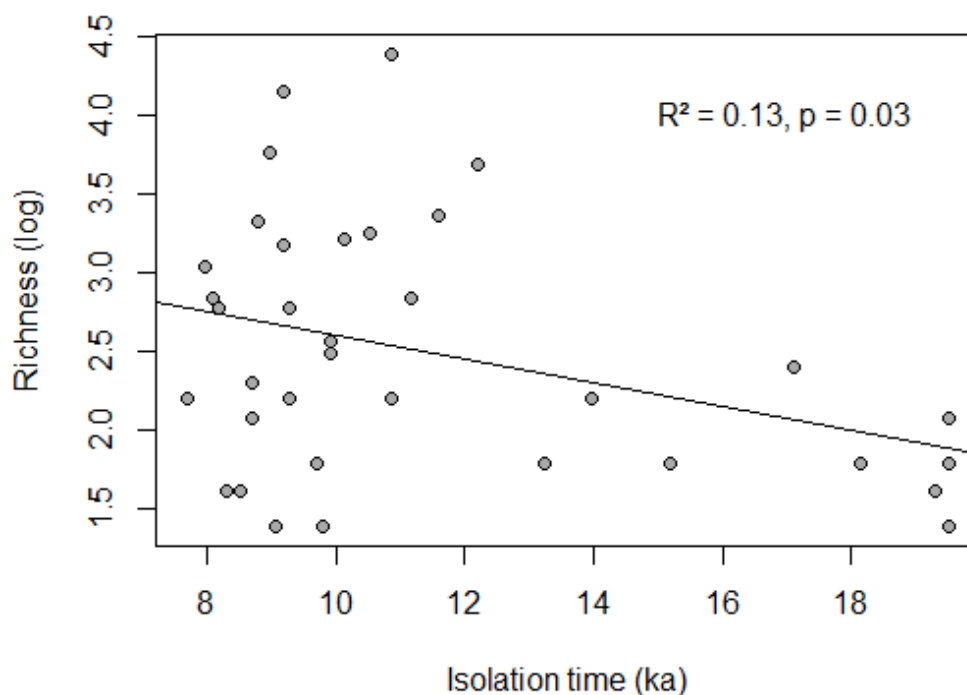
In summary, as expected, historical factors were important in explaining beta diversity in the studied lagoons, in spite of a current factor (salinity) having the main effect on total beta diversity (and its turnover component). Historical factors included Shreve value, which was present in seven out of eight selected models explaining total beta diversity, isolation time, present in 29 of 34 models explaining turnover, and paleodrainage area, present in 51 of 55 selected models explaining nestedness (Table S4 and Table S5).



**Figure 5** Average model coefficient values (effect size) for total beta diversity (a), turnover component (b), and nestedness component (c). Error bars represent 95% confidence intervals. SR = Shreve value; IT = isolation time; PA = paleodrainage area; DA = current drainage area; LA = lagoon area; SH = shape index; SL = salinity; NL = night light; NN = non-native species.

### Isolation time about beta diversity

Beta diversity was expected to decrease with higher isolation during the LGM. However, contrary to what we expected, historical isolation (IT, isolation time) negatively influenced the turnover component of beta diversity (Fig. 5b), so that longer isolation times tended to be related to less dissimilar freshwater fish communities. This result suggests that local extinctions may have been favored by weakness or absence of rescue effects due to long isolation time. In fact, communities of drainages with longer isolation times tend to be poorer (Fig. 6) and formed by the same set of species (low beta diversity).



**Figure 6** Relationship between freshwater fish species richness and isolation time of the drainage basin where the coastal lagoons are located.

## Discussion

### Current beta diversity

The main finding of this study is that long temporal scales are necessary to explain heterogeneous nature of the freshwater fish communities of lagoons along the eastern coast of South America. Contrary to our prediction, we found high freshwater fish beta diversity in coastal lagoons. For most ecoregions, there is approximately 65% of dissimilarity in freshwater

species composition between lagoons within an ecoregion. Such high beta diversity could be explained by two processes: dispersal limitation and speciation, or local extinction and recolonization. In the first case, dispersal limitation and isolation time between ecoregions would favor speciation, so that community dissimilarity would be due to new, endemic species (Leprieur et al., 2011). Nevertheless, we found megadiversity within ecoregions to be very close to beta diversity between neighboring ecoregions (beta diversity, Appendix S3). Beta diversity between ecoregions should be much higher than within ecoregions, since ecoregional isolation time tends to be much longer (~60 million years; Ribeiro, 2006), thus increasing the chance for speciation by geographical isolation and the existence of a significant number of endemic species (20 to 50% of the total species in South American freshwater ecoregions; Abell et al., 2008). However, the proportion of endemic species in coastal lagoons is 2.2%, if we consider endemics that occur only in coastal lagoons and associated habitats (data from Petry et al., 2016), or 14% if upper drainage stream and headwater species are accounted. As a consequence, because there are few freshwater endemic species in the coastal lagoons of eastern South America, an alternative explanation for the high beta diversity could be the occurrence of random local extinctions and recolonization. Dispersal processes are might be thus important in explaining current species distributions (Dias et al., 2014) and community beta diversity. A wider implication of this result is that high regional beta diversity could be rapidly generated, even in regions and ecosystems of relatively recent origin, as coastal plains and freshwater coastal lagoons.

The formation of coastal lagoons occurred only *ca.* 8000 BP (Dillenburg & Hesp, 2009) and establishment of freshwater habitats in the coastal systems of South America is even more recent, possibly starting between 1000 and 7000 years BP (García-Rodríguez, 2006; Lima & Parise, 2020). In addition to isolation between drainages, this recent genesis supports the idea of isolation, followed local extinction and subsequent dispersal as biogeographical processes explaining freshwater fish beta diversity in coastal lagoons of eastern South America. The freshwater fishes in these lagoons are dominantly composed by species that dispersed from older continental drainages or even from marine ancestors (Bruno, Casciotta, Almirón, Ricillio, & Lizarrade, 2015; Malabarba & Isaia, 1992; Thomaz, Carvalho, Malabarba, & Knowles, 2019) with very few endemic species, as mentioned before. Our database contained records of freshwater endemics only for ecoregions FEO335 and FEO329. In FEO335, there are four endemic species, one cichlid (*Gymnogeophagus lacustris*; Reis & Malabarba, 1988) and three silversides (*Odontesthes ledae*, *O. bicudo* and *O. piquava*, Atherinopsidae; Malabarba & Dyer, 2002). Those *Odontesthes* occur mainly in freshwater lagoons, and *O. ledae* populations are

separated from *O. bicudo* and *O. piquava* by the Tramandaí estuary (Malabarba et al., 2013). According to Beheregaray, Sunnucks, & Briscoe (2002), the speciation process of the three *Odontesthes* silversides took place ca. 5k years BP, in coincidence with the formation of the coastal lagoons in the region (Schwarzbold & Schäfer, 1984). These previous studies support for the possible timing (from ca 5 k years BP) and assembly process (dispersal) involved in the composition of current freshwater communities of South America coastal lagoons.

We suggest the most recent period of high dispersal potential for freshwater fish in the lower portion of coastal drainages of eastern South America, could have lasted from approximately 20k years BP (the maximum marine regression during the LMG; Lambeck et al., 2014) to 8k years BP (the last marine transgression, up to 3-5 m above current sea level (Angulo, Lessa, & Souza, 2006). This last marine transgression probably eliminated or greatly reduced the availability of freshwater habitats along the Atlantic coast of South America, a process that occurred at least three times in the last 200,000 years, with correspondent expansion-isolation events of fish populations (Bruno et al., 2015; Costa et al., 2019; Tschá, Baggio, et al., 2017). Most of the studied coastal lagoons were formed after receding of this last transgression (ca. 5 k years BP; García-Rodríguez, 2006), when freshwaters started to dominate over saline waters and connectivity between lowland drainages increased, allowing colonization and the establishment of freshwater species. Under these circumstances, we suggest that the last marine transgression produced local extinctions of freshwater species in the lower portions of current coastal drainages, either by marine flooding or salinization via sea-lacustrine channels. Remnant fish populations would have persisted in streams and rivers in upper portions of watersheds or in lagoons and wetland refuges situated sufficiently higher terrain in the coastal plain to escape flooding or salinization. Later, these populations would be sources for colonization of the new freshwater habitats formed along the coastal plain. Thomaz et al. (2019) and Bruno et al. (2015) provide molecular evidence of secondary contact between populations and species that historically isolated, possibly in coastal plain refuges, and which underwent later secondary contact after dispersal. By considering the high values of Beta diversity found within ecoregions, we postulate that these freshwater refuges possibly contained dissimilar, random samples of the past species pool, then explaining the high turnover component of current beta diversity of freshwater fish communities within ecoregions. This confirmation requires additional effort focusing molecular markers on metapopulations (e.g. Costa et al., 2019). A wider and deeper implication of our results is that high regional beta diversity could be rapidly generated, even in communities inhabiting lagoons formed in relatively recent coastal plains.

### Relative importance of past and current factors affecting fish beta diversity

We found that past, historical factors, were important to explain current freshwater fish beta diversity in South American coastal lagoons. Past variables were present on almost all selected models for beta diversity and its components, turnover and nestedness (Table S4), and were important in the final average model (Fig.5, Table S5), in spite of current factors being equally (night light, shape) or even more important (salinity). For most fish species, dispersal is constrained to the aquatic environment, so that historical events that affect aquatic habitat availability and connectivity are expected to show a strong signal in current fish distribution (Costa et al., 2019; Dias et al., 2014; Tedesco et al., 2005), even when environmental filters appear very important (Leprieur et al., 2011), as in our results. Our results partially support Dias et al. (2014), who observed that paleo-connected basins had lower beta diversity in comparison to paleo-disconnected basins at a global scale, thus emphasizing the importance of historical dispersal for present community patterns.

Current factors are expected to be important for total beta and turnover, because they determine variation in present habitat integrity, amount and connectivity, thereby influencing species filtering or dispersal (Soininen, Heino, & Wang, 2017). Additionally, variables expressing natural (e.g. salinity) and anthropic (e.g. human occupation,) stress factors are expected to affect turnover and nestedness components of beta diversity (Gutiérrez-Cánovas, Millán, Velasco, Vaughan, & Ormerod, 2013). Our results, however, showed that only turnover was affected by current factors and that anthropic factors affected only total beta diversity, with no discernible influence on the turnover and nestedness components. Current lagoon shape, which was positively related to beta diversity, has been related to between-lagoon variation in water color and salinity (Caliman et al., 2010), favoring the establishment of distinct species (Di Dario et al., 2013). This association between lagoon shape complexity and salinity reinforces the importance of salinity as a factor affecting beta diversity (Fig. 5, Table S5). The negative influence of salinity on total beta diversity and turnover is consistent with the assumption that many freshwater species have limited ability to disperse (or tolerate) into saline habitats. Only a small set of freshwater species should be able to disperse via saline environments in a given ecoregion, producing a decrease in diversity (Sosa-López et al., 2007). Salinity fluctuation has been recurrent during the history of coastal freshwater habitats (García-Rodríguez, 2006; Lima & Parise, 2020). Thus, freshwater species found in saline coastal habitats are possibly tolerant *taxa* from a larger species pool also containing euryhaline and strictly freshwater species (e.g. Costa et al., 2019). Anthropic factors, although much more recent in the history of the studied system (*ca.* <300 years BP for the eastern South America; Dean, 1995) had a significant effect on beta

diversity. The negative effect of night light (a proxy for human use of the landscape) on total beta diversity was expected, species locally extinct in degraded lagoons are not replaced by other species (no recolonization) due to a strong environmental filtering by poor habitat conditions (Gutiérrez-Cánovas et al., 2013). Accordingly, nestedness should then be expected to be positively related to salinity or anthropic factors, but our results did not support this prediction. The nestedness component was explained only by a past condition, the palaeodrainage area.

At the global scale, a larger contribution of the nestedness component to beta diversity has often been associated to effects of past climate oscillation during the Quaternary. In the North Hemisphere river basins and regions that were previously glaciated in the Pleistocene suffered a wider climatic oscillation and were environmentally stable for a shorter time (Griffiths, 2017; Leprieur et al., 2011). A shorter stability time would have resulted in less speciation events and endemisms, thus explaining the nestedness component of those communities (Griffiths, 2017). Such nestedness patterns in communities were described for fish (Leprieur et al., 2011), mammals and amphibians (Dobrovolski, Melo, Cassemiro, & Diniz-Filho, 2012) and plants (Douda, Havrdová, Doudová, & Mandák, 2018). Nevertheless, climatic oscillation in the Quaternary affected coastal South America by means of repeated marine regression and transgression events. Similarly to glaciated river basins of the North Hemisphere, coastal lagoons of eastern South America surged and stabilized as freshwater habitats only very recently when compared to streams in higher elevation areas at the same latitude (Ribeiro, 2006). Thus, the relationship found of the nestedness with the historical factor is consistent with what is observed for geologically recent environments.

### **Isolation time about beta diversity**

Beta diversity decreased with isolation time, i.e., the longer the isolation time of a coastal paleodrainage, the smaller its dissimilarity to other coastal paleodrainages. In other words, our result means that between-lagoon dissimilarity will be higher in recently isolated drainages than in those isolated for a longer time. Instead, we expected beta diversity to increase with isolation time, since longer time since isolation implies both higher chance of local extinction due to weak rescue effects, and higher chance for speciation by isolation. A short-time since isolation implies more time for occurrence of dispersal and homogenization of communities (Dias et al., 2014). We speculate that drainages isolated for a shorter time, local extinction events may have been compensated by colonization by the same or other species.



Refuges in drainages isolated for shorter times would have a higher number of species than areas isolated for a longer period. In these refuges, the species pool to colonize lagoons after the last marine transgression (*ca.* 8k years BP) would have been greater than that of drainages that were isolated for a short time after the marine regression. As the lagoon formation and desalinization processes occurred gradually after marine regression, colonization opportunities by freshwater species were probably diverse, allowing an increased current beta diversity. As previously described (see section Current beta diversity patterns), coastal freshwater habitats have formed very recently, and almost all their fish fauna potentially originated by dispersal from adjacent freshwater older habitats (and not by speciation, since endemics are rare). Thus, our results indicate a relatively high beta diversity, with higher importance of the turnover component than of nestedness, supporting our hypothesis b1 (see Introduction), that local extinction and colonization processes possibly had a large random component (Leprieur et al., 2011; Si et al., 2016).

## **Conclusions**

Fish species richness and composition patterns in coastal lagoons have been usually considered as resulting from current processes at local and regional scales (Petry et al., 2016). Recently, past marine regression-transgression events since the Pleistocene and the LGM have been shown to have lasting effects on current fish distribution patterns, demography and spatial population structure (Costa et al., 2019; Dias et al., 2014; Thomaz et al., 2019, 2017; Tschá, Baggio, et al., 2017). Here, we provided evidence that the historical sign of past biogeographical events can be present even in very recently formed freshwater environments (coastal lagoons from the Quaternary) and at the community level (beta diversity). For freshwater fish of South America, as far as we know, such metrics of past paleodrainages have only been used by Thomaz et al. (2015). We emphasize that adding quantitative metrics of past habitats structural properties, as palaeodrainage area and Shreve number, adds insight into understanding current fish community patterns in coastal lagoons and should become tested and further developed in future research.

## **Acknowledgements**

We thank Tiago Carvalho, Adriano Sanches Mello and Vinicius Augusto Bastazini for discussions and suggestions; Sérgio Dillenburg for helping to understand the geological processes; Fabio Di Dario and Luiz R. Malabarba for their suggestions; and PPG-Ecologia UFRGS and

Nupem/UFRJ for the logistical support. We greatly thank so Filipe de Melo, João Vieira, José Attayde, Luisa Maria Sarmento Soares and Nestor Mazzeo for giving us the occurrence records of the species that are included in the article of Petry et al., 2016. This study was financed in part by the Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) – Finance Code 001, and by CNPq (processes: 403841/2012-7; 304820/2014-8 and 305549/2018-9).

## References

- Abell, R., Thieme, M. L., Revenga, C., Bryer, M., Kottelat, M., Bogutskaya, N., ... Petry, P. (2008). Freshwater Ecoregions of the World : A New Map of Biogeographic Units for Freshwater Biodiversity Conservation. *BioScience*, *58*(5), 403–414.
- Angulo, R. J., Lessa, G. C., & Souza, M. C. De. (2006). A critical review of mid- to late-Holocene sea-level fluctuations on the eastern Brazilian coastline. *Quaternary Science Reviews*, *25*(5–6), 486–506. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2005.03.008>
- Arnold, T. W. (2010). Uninformative Parameters and Model Selection Using Akaike's Information Criterion. *Journal of Wildlife Management*, *74*(6), 1175–1178. <https://doi.org/10.2193/2009-367>
- Baggio, R. A., Stoiev, S. B., Spach, H. L., & Boeger, W. A. (2017). Opportunity and taxon pulse: the central influence of coastal geomorphology on genetic diversification and endemism of strict estuarine species. *Journal of Biogeography*, *44*(7), 1626–1639. <https://doi.org/10.1111/jbi.12934>
- Barton, K. (2018). *MuMIn: Multi-Model Inference. R package version 1.40.4*. Retrieved from <https://cran.r-project.org/package=MuMIn>
- Baselga, A. (2012). The relationship between species replacement, dissimilarity derived from nestedness, and nestedness. *Global Ecology and Biogeography*, *21*(12), 1223–1232. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2011.00756.x>
- Baselga, A., Orme, D., Villeger, S., Bortoli, J. De, & Leprieur, F. (2018). *betapart: Partitioning Beta Diversity into Turnover and Nestedness Components. R package version 1.5.1*. Retrieved from <https://cran.r-project.org/package=betapart>
- Beheregaray, L. B., Sunnucks, P., & Briscoe, D. A. (2002). A rapid fish radiation associated with the last sea-level changes in southern Brazil: the silverside *Odontesthes perugiae*

- complex. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 269(1486), 65–73.  
<https://doi.org/10.1098/rspb.2001.1838>
- Boll, T., Levi, E. E., Bezirci, G., Özuluğ, M., Tavşanoğlu, Ü. N., Çakıroğlu, A. İ., ... Beklioğlu, M. (2016). Fish assemblage and diversity in lakes of western and central Turkey: role of geo-climatic and other environmental variables. *Hydrobiologia*, 771(1), 31–44.  
<https://doi.org/10.1007/s10750-015-2608-3>
- Brucet, S., Pédrón, S., Mehner, T., Lauridsen, T. L., Argillier, C., Winfield, I. J., ... Jeppesen, E. (2013). Fish diversity in European lakes: geographical factors dominate over anthropogenic pressures. *Freshwater Biology*, 58(9), 1779–1793.  
<https://doi.org/10.1111/fwb.12167>
- Bruno, M. C., Casciotta, J. R., Almirón, A. E., Ricillio, F. L., & Lizarrade, M. S. (2015). Quaternary refugia and secondary contact in the southern boundary of the Brazilian subregion: Comparative phylogeography of freshwater fish. *Vertebrate Zoology*, 65(1), 45–55.  
<https://doi.org/10.1017/CBO9780511569746>
- Burnham, K. P., & Anderson, D. R. (2002). Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach (2nd ed). In *Ecological Modelling* (Vol. 172).  
<https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2003.11.004>
- Caliman, A., Carneiro, L. S., Santangelo, J. M., Guariento, R. D., Pires, A. P. F., Suhett, A. L., ... Farjalla, V. F. (2010). Temporal coherence among tropical coastal lagoons: a search for patterns and mechanisms. *Brazilian Journal of Biology*, 70(3), 803–814.  
<https://doi.org/10.1590/S1519-69842010000400011>
- Camara, E. M., Caramaschi, É. P., Di Dario, F., & Petry, A. C. (2018). Short-Term Changes in Two Tropical Coastal Lagoons: Effects of Sandbar Openings on Fish Assemblages. *Journal of Coastal Research*, 341, 90–105. <https://doi.org/10.2112/JCOASTRES-D-16-00026.1>
- Carvajal-Quintero, J., Villalobos, F., Oberdorff, T., Grenouillet, G., Brosse, S., Hugueny, B., ... Tedesco, P. A. (2019). Drainage network position and historical connectivity explain global patterns in freshwater fishes' range size. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 116(27), 13434–13439.  
<https://doi.org/10.1073/pnas.1902484116>
- Costa, C. L. N., Perez, S. I., Louvise, J., Tonhatti, C. H., Clemente-Carvalho, R. B. G., Petry, A. C., & dos Reis, S. F. (2019). Demographic Expansion and Contraction in a Neotropical Fish during the Late Pleistocene-Holocene. *Open Journal of Statistics*, 09(04), 470–483.

<https://doi.org/10.4236/ojs.2019.94032>

- Dean, W. (1995). *With broadax and firebrand: the destruction of the Brazilian Atlantic Forest* (University). Berkeley.
- Di Dario, F., Petry, A. C., Pereira, M. M. D. S., Mincarone, M. M., Agostinho, L. S., Camara, E. M., ... Britto, M. R. De. (2013). An update on the fish composition (Teleostei) of the coastal lagoons of the Restinga de Jurubatiba National Park and the Imboassica Lagoon, northern Rio de Janeiro State. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 25(3), 257–278.  
<https://doi.org/10.1590/S2179-975X2013000300006>
- Dias, M. S., Oberdorff, T., Hugueny, B., Leprieur, F., Jézéquel, C., Cornu, J. F., ... Tedesco, P. A. (2014). Global imprint of historical connectivity on freshwater fish biodiversity. *Ecology Letters*, 17(9), 1130–1140. <https://doi.org/10.1111/ele.12319>
- Dillenburg, S. R., & Hesp, P. A. (2009). *Geology and Geomorphology of Holocene Coastal Barriers of Brazil*. <https://doi.org/10.1007/978-3-540-78938-3>
- Dobrovolski, R., Melo, A. S., Cassemiro, F. a S., & Diniz-Filho, J. A. F. (2012). Climatic history and dispersal ability explain the relative importance of turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 21(2), 191–197.  
<https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2011.00671.x>
- Douda, J., Havrdová, A., Doudová, J., & Mandák, B. (2018). Legacy of post-glacial colonization affects  $\beta$ -diversity: Insights into local community assembly processes. *Journal of Biogeography*, 1–12. <https://doi.org/10.1111/jbi.13235>
- García-Rodríguez, F. (2006). Inferring paleosalinity trends using the chrysophyte cyst to diatom ratio in coastal shallow temperate/subtropical lagoons influenced by sea level changes. *Handbook of Environmental Chemistry, Volume 5: Water Pollution*, 36(2), 165–173.  
<https://doi.org/10.1007/s10933-006-0011-9>
- Griffiths, D. (2017). Connectivity and vagility determine beta diversity and nestedness in North American and European freshwater fish. *Journal of Biogeography*, 44(8), 1723–1733.  
<https://doi.org/10.1111/jbi.12964>
- Guimarães, T. D. F. R., Hartz, S. M., & Becker, F. G. (2014). Lake connectivity and fish species richness in southern Brazilian coastal lakes. *Hydrobiologia*, 740(1), 207–217.  
<https://doi.org/10.1007/s10750-014-1954-x>
- Gutiérrez-Cánovas, C., Millán, A., Velasco, J., Vaughan, I. P., & Ormerod, S. J. (2013). Contrasting effects of natural and anthropogenic stressors on beta diversity in river

- organisms. *Global Ecology and Biogeography*, 22(7), 796–805.  
<https://doi.org/10.1111/geb.12060>
- Jackson, H. B., & Fahrig, L. (2015). Are ecologists conducting research at the optimal scale? *Global Ecology and Biogeography*, 24(1), 52–63. <https://doi.org/10.1111/geb.12233>
- Lambeck, K., Rouby, H., Purcell, A., Sun, Y., & Sambridge, M. (2014). Sea level and global ice volumes from the Last Glacial Maximum to the Holocene. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(43), 15296–15303. <https://doi.org/10.1073/pnas.1411762111>
- Leprieur, F., Tedesco, P. A., Hugueny, B., Beauchard, O., Dürr, H. H., Brosse, S., & Oberdorff, T. (2011). Partitioning global patterns of freshwater fish beta diversity reveals contrasting signatures of past climate changes. *Ecology Letters*, 14(4), 325–334.  
<https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01589.x>
- Lima, L. G., & Parise, C. K. (2020). Holocene coastal evolution of the transition from transgressive to regressive barrier in southern Brazil. *Catena*, 185(January 2019), 104263.  
<https://doi.org/10.1016/j.catena.2019.104263>
- Loitzenbauer, E., & Bulhões Mendes, C. A. (2012). Salinity dynamics as a tool for water resources management in coastal zones: An application in the Tramandaí River basin, southern Brazil. *Ocean and Coastal Management*, 55, 52–62.  
<https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2011.10.011>
- Macedo-Soares, P. H. M., Petry, a. C., Farjalla, V. F., & Caramaschi, E. P. (2010). Hydrological connectivity in coastal inland systems: lessons from a Neotropical fish metacommunity. *Ecology of Freshwater Fish*, 19(1), 7–18. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.2009.00384.x>
- Malabarba, L. R., & Dyer, B. S. (2002). Description of three new species of the genus *Odontesthes* from the rio Tramandaí drainage, Brazil (Atheriniformes: Atherinopsidae). *Ichthyological Exploration of Freshwaters*, 13(3), 257–272.
- Malabarba, L R, Neto, P. C., Bertaco, V. A., Carvalho, T. P., Santos, J. F., & Artioli, L. G. S. (2013). Guia de identificação dos peixes da bacia do Rio Tramandaí. *Via Sapiens*, 140.  
<https://doi.org/10.13140/2.1.2444.7042>
- Malabarba, Luiz R., & Isaia, E. A. (1992). The Fresh Water Fish Fauna of the rio Tramandai drainage, Rio Grande do Sul, Brazil, with a discussion of its Historical origin. *Comunicações Do Museu de Ciências PUCRS, Série Zoologia*, 5(12), 197–223.
- Neumann, B., Vafeidis, A. T., Zimmermann, J., & Nicholls, R. J. (2015). Future Coastal

- Population Growth and Exposure to Sea-Level Rise and Coastal Flooding - A Global Assessment. *PLoS ONE*, 10(3), 1–34. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0118571>
- Pereira, T. L., Santos, U., Schaefer, C. E., Souza, G. O., Paiva, S. R., Malabarba, L. R., ... Dergam, J. A. (2013). Dispersal and vicariance of *Hoplias malabaricus* (Bloch, 1794) (Teleostei, Erythrinidae) populations of the Brazilian continental margin. *Journal of Biogeography*, 40(5), 905–914. <https://doi.org/10.1111/jbi.12044>
- Pérez-ruzafa, A., & Marcos, C. (2011). *Coastal lagoons : “ transitional ecosystems ” between transitional and coastal waters*. 369–392. <https://doi.org/10.1007/s11852-010-0095-2>
- Pérez-Ruzafa, A., Mompeán, M. C., & Marcos, C. (2007). Hydrographic, geomorphologic and fish assemblage relationships in coastal lagoons. *Hydrobiologia*, 577(1), 107–125. <https://doi.org/10.1007/s10750-006-0421-8>
- Petry, A. C., Guimarães, T. F. R., Vasconcellos, F. M., Hartz, S. M., Becker, F. G., Rosa, R. S., ... Di Dario, F. (2016). Fish composition and species richness in eastern South American coastal lagoons: additional support for the freshwater ecoregions of the world. *Journal of Fish Biology*, 89(1), 280–314. <https://doi.org/10.1111/jfb.13011>
- R Core Team. (2019). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria.
- Reis, R. E., & Malabarba, L. R. (1988). Revision Of The Neotropical Cichlid Genus *Gymnogeophagus* Ribeiro, 1918, With Descriptions Of Two New Species (Pisces, Perciformes). *Revista Brasileira de Zoologia*, 4(4), 259–305.
- Ribeiro, A. C. (2006). *Tectonic history and the biogeography of the freshwater fishes from the coastal drainages of eastern Brazil : an example of faunal evolution associated with a divergent continental margin*. 4(2), 225–246.
- Schwarzbold, A., & Schäfer, A. (1984). Gênese e Morfologia das Lagoas Costeiras do Rio Grande do Sul - Brasil. *Amazoniana*, 9(1), 87–104.
- Shreve, R. L. (1966). Statistical Law of Stream Numbers. *The Journal of Geology*, 74(1), 17–37. Retrieved from <http://www.jstor.org/stable/30075174>
- Si, X., Baselga, A., Leprieur, F., Song, X., & Ding, P. (2016). Selective extinction drives taxonomic and functional alpha and beta diversities in island bird assemblages. *Journal of Animal Ecology*, 85(2), 409–418. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12478>
- Silva, G. G., Weber, V., Green, A. J., Hoffmann, P., Silva, V. S., Volcan, M. V., ... Maltchik, L.

- (2019). Killifish eggs can disperse via gut passage through waterfowl. *Ecology*, e02774. <https://doi.org/10.1002/ecy.2774>
- Soininen, J., Heino, J., & Wang, J. (2017). A meta-analysis of nestedness and turnover components of beta diversity across organisms and ecosystems. *Global Ecology and Biogeography*, 27(1), 96–109. <https://doi.org/10.1111/geb.12660>
- Sosa-López, A., Mouillot, D., Ramos-Miranda, J., Flores-Hernandez, D., & Chi, T. Do. (2007). Fish species richness decreases with salinity in tropical coastal lagoons. *Journal of Biogeography*, 34(1), 52–61. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01588.x>
- Stendera, S., Adrian, R., Bonada, N., Cañedo-Argüelles, M., Hugueny, B., Januschke, K., ... Hering, D. (2012). Drivers and stressors of freshwater biodiversity patterns across different ecosystems and scales: a review. *Hydrobiologia*, 696(1), 1–28. <https://doi.org/10.1007/s10750-012-1183-0>
- Tedesco, P. A., Oberdorff, T., Lasso, C. A., Zapata, M., & Hugueny, B. (2005). Evidence of history in explaining diversity patterns in tropical riverine fish. *Journal of Biogeography*, 32(11), 1899–1907. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2005.01345.x>
- Thomaz, A. T., Carvalho, T. P., Malabarba, L. R., & Knowles, L. L. (2019). Geographic distributions, phenotypes, and phylogenetic relationships of Phalloceros (Cyprinodontiformes: Poeciliidae): Insights about diversification among sympatric species pools. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 132, 265–274. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2018.12.008>
- Thomaz, A. T., & Knowles, L. L. (2018). Flowing into the unknown : inferred paleodrainages for studying the ichthyofauna of Brazilian coastal rivers. *Neotropical Ichthyology*, 16(3), 1–13. <https://doi.org/10.1590/1982-0224-20180019>
- Thomaz, A. T., Malabarba, L. R., Bonatto, S. L., & Knowles, L. L. (2015). Testing the effect of palaeodrainages versus habitat stability on genetic divergence in riverine systems: Study of a Neotropical fish of the Brazilian coastal Atlantic Forest. *Journal of Biogeography*, 42(12), 2389–2401. <https://doi.org/10.1111/jbi.12597>
- Thomaz, A. T., Malabarba, L. R., & Knowles, L. L. (2017). Genomic signatures of paleodrainages in a freshwater fish along the southeastern coast of Brazil: Genetic structure reflects past riverine properties. *Heredity*, 119(4), 287–294. <https://doi.org/10.1038/hdy.2017.46>
- Trochine, C., Brucet, S., Argillier, C., Arranz, I., Beklioglu, M., Benejam, L., ... Mehner, T. (2018). Non-native Fish Occurrence and Biomass in 1943 Western Palearctic Lakes and Reservoirs

and their Abiotic and Biotic Correlates. *Ecosystems*, 21(3), 395–409.

<https://doi.org/10.1007/s10021-017-0156-6>

Tschá, M. K., Bachmann, L., Abilhoa, V., & Boeger, W. A. (2017). Past connection and isolation of catchments: The sea-level changes affect the distribution and genetic variability of coastal freshwater fishes. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 190, 31–39.

<https://doi.org/10.1016/j.ecss.2017.02.030>

Tschá, M. K., Baggio, R. A., Marteleto, F. M., Abilhoa, V., Bachmann, L., & Boeger, W. A. (2017). Sea-level variations have influenced the demographic history of estuarine and freshwater fishes of the coastal plain of Paraná, Brazil. *Journal of Fish Biology*, 90(3), 968–979.

<https://doi.org/10.1111/jfb.13211>

Weitzman, S. H., Meneses, N. A., & Weitzman, M. J. (1988). Phylogenetic biogeography of the Glandulocaudini (Teleostei: Characiformes, Characidae) with comments on the distributions of other freshwater fishes in eastern and southeastern Brazil. In *Proceedings of a workshop on neotropical distribution patterns* (pp. 79 – 427). Rio de Janeiro: Academina Brasileira de Ciências.



**SUPPORTING INFORMATION**

**Influence of past and current factors on beta diversity of coastal lagoon fish communities of South America**

Taís de Fátima Ramos Guimarães, Ana Cristina Petry, Sandra Maria Hartz and Fernando Gertum Becker.

**Appendix S1 - Historical factors**

Historical factors have affected dispersal of freshwater fish and their colonization of coastal lagoons during marine regression in the Last Glacial Maximum (LGM, 20k years BP), when the sea level reached approximately 130 m below the actual coast line (Lambeck et al., 2014). To measure historical factors, we used three variables, paleodrainage area (PA), paleodrainage Shreve value (SR), and isolation time (IT), which we here describe.

Changes in the coastline associated to tectonic and surficial processes were small at the LGM scale (Lambeck et al., 2014; Miller et al., 2011). During the LGM, coastline position has been controlled by a combination of relative sea level and the variation in sediment input (Miller et al., 2011). Thus, we could expect that marine transgression and regression events, marine circulation and constant winds along the coast should have affected sediment deposition and erosion, so that present coastline morphometry is different from the past one. However, Dillenburg, Roy, Cowell, & Tomazelli (2000) modeled past coastline position in southern Brazil (State of Rio Grande do Sul), and found no relevant distinction in comparison to the current coastline, implying that coastal platform morphometry has not had significant change since the LGM. This result tends to be similar in autochthonous continental platforms, where there is no significant sediment input capable of reshaping coastal morphometry. Most of the coastal lagoons in the present study are situated on autochthonous continental platforms (except for Lagoa Feia, RJ, at the Paraíba do Sul river drainage), so we used data from the “General Bathymetric Chart of Oceans” (GEBCO\_08; downloaded from [www.gebco.net](http://www.gebco.net); 30 arc-seg resolution) to obtain historical data (paleodrainage area, paleodrainage stream network). GEBCO\_08 is a global topographic map that includes current ocean bathymetry.

Using GEBCO\_08 we created a flow accumulation grid where the value of each given cell corresponds to the number of cells accumulated at cell’s catchment. This flow accumulation grid was run for all cells in the bathymetric surface image down to the -130 m bathymetric level,

which corresponds to the maximum sea regression level at the LGM (Lambeck et al., 2014). We then used the accumulated flow data to compute a drainage flow network (stream grid) based on a 300-cell threshold (that is, any cell with value >300 in the flow accumulation grid will be reclassified to value = 1 in the stream grid, while all other cells will get value = “no data” in the stream grid). This procedure was run in ArcGIS 10.5 with the ArcHydro 2.0 tool (ESRI, 2011, available at <http://downloads.esri.com/archydro/ArcHydro/>).

We assumed *stream grid* as a model of the stream network in the LGM. To estimate paleodrainage area (PA) we defined the drainage outlet to the sea as the point where the stream network coincides with coastline at the -130 m bathymetric level. We computed the Shreve order (Shreve, 1966) for stream networks exposed on the continental platform as a proxy of paleostream network complexity (SR). Shreve order expresses the number of confluences upstream from a given stream segment. The higher the Shreve order, the higher the number of connected drainages and the larger the amount of aquatic habitats potentially available for fish dispersal (Benda et al., 2004). We were interested only in stream network complexity at the continental platform because it is assumed to have favored fish dispersal between coastal drainages that are presently isolated by the sea. To measure Isolation Time (IT), we compared the bathymetric level of the drainage outlet closest to the current coastline with the estimates of sea level fluctuation time made by Lambeck et al. (2014).

## References

- Benda, L., Poff, N.L., Miller, D., Dunne, T., Reeves, G., Pess, G., Pollock, M., 2004. The Network Dynamics Hypothesis: How Channel Networks Structure Riverine Habitats. *Bioscience* 54, 413–427. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2004\)054\[0413:tndhhc\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2004)054[0413:tndhhc]2.0.co;2)
- Dillenburg, S.R., Roy, P.S., Cowell, P.J., Tomazelli, L.J., 2000. Influence of antecedent topography on coastal evolution as tested by the shoreface translation-barrier model (STMJ. *J. Coast. Res.* (ISSN 0749-0208) 16, 71–81. <https://doi.org/10.2112/03-0071.1>
- Lambeck, K., Rouby, H., Purcell, A., Sun, Y., Sambridge, M., 2014. Sea level and global ice volumes from the Last Glacial Maximum to the Holocene. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 111, 15296–15303. <https://doi.org/10.1073/pnas.1411762111>
- Miller, K.G., Mountain, G.S., Wright, J.D., Browning, J. V., 2011. A 180 Million Year Record of Sea Level and Ice Volume Variations. *Oceanography* 24, 40–53. <https://doi.org/10.5670/oceanog.2011.26>.COPYRIGHT

**SUPPORTING INFORMATION**

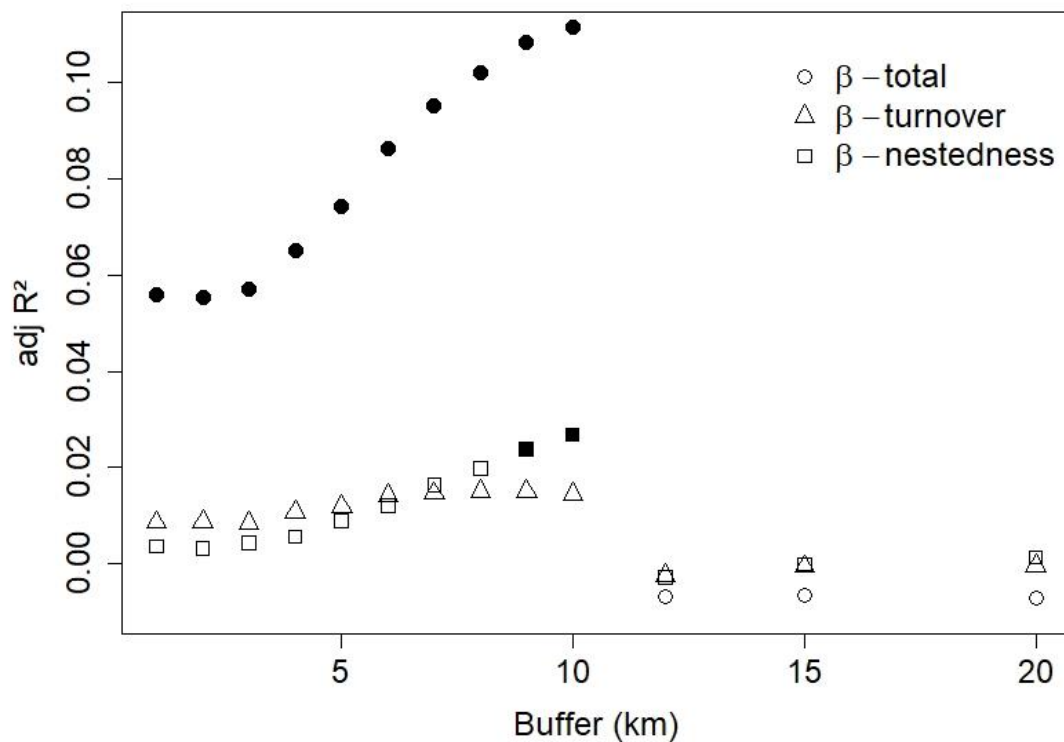
**Influence of past and current factors on beta diversity of coastal lagoon fish communities of South America**

Taís de Fátima Ramos Guimarães, Ana Cristina Petry, Sandra Maria Hartz and Fernando Gertum Becker

**Appendix S2 – Night light as a proxy of human presence**

Night light (NL) variable was based on the night time light image made available by the National Oceanic and Atmospheric Administration (NOAA, <https://www.ngdc.noaa.gov/eog/>; 30 arc-sec resolutions). This image has been used as a proxy to monitor human encroachment around protected areas (Guetté, Godet, Juigner, & Robin, 2018) and we assumed it as a proxy of human pressure on the environment. We found a significant relationship between night light and human demographic density in the urban administrative unities (municipalities) where the coastal lagoons are located. We chose to use night light and not demographic density because some municipalities contain more than one lagoon, and it would be very difficult to determine the actual population density affecting each waterbody. Moreover, night light data is available in finer spatial resolution than human population density, so that we were able to obtain night light values specific for each lagoon.

The mean intensity of nightlight was calculated for each lagoon in 13 surrounding buffers of: 1 to 10, 12, 15 and 20 km. We then performed a linear regression between beta diversity indexes ( $\beta$ -total,  $\beta$ -turnover and  $\beta$ -nestedness) and night light values at each buffer size to determine the scale (buffer size) of the best response of beta diversity to human pressure (night light). We found the greater correlation with  $\beta$ -total and  $\beta$ -nestedness at the 10 km buffer (Appendix S2 Fig. 1 **Error! Reference source not found.**). Thus, night light data at a 10 km buffer around each lagoon were used in posterior analyses.



**Appendix S2 Fig. 1** Correlations between night light, extracted at different buffer sizes around each lagoon, and beta diversity ( $\beta$ -total) and its turnover ( $\beta$ -turnover) and nestedness components ( $\beta$ -nestedness). Dark symbols represent significant relationships between beta diversity indexes and night light values at each buffer size.

### Reference

Guetté, A., Godet, L., Juigner, M., & Robin, M. (2018). Worldwide increase in Artificial Light At Night around protected areas and within biodiversity hotspots. *Biological Conservation*, 223(November 2017), 97–103. <https://doi.org/S0006320717319043>

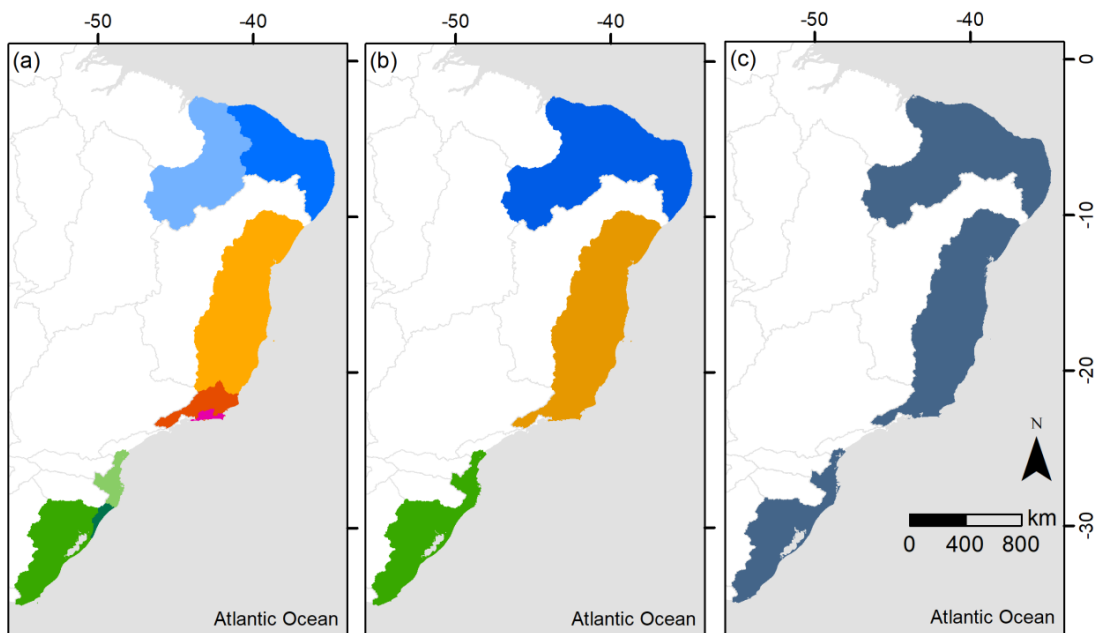
**SUPPORTING INFORMATION**

**Influence of past and current factors on beta diversity of coastal lagoon fish communities of South America**

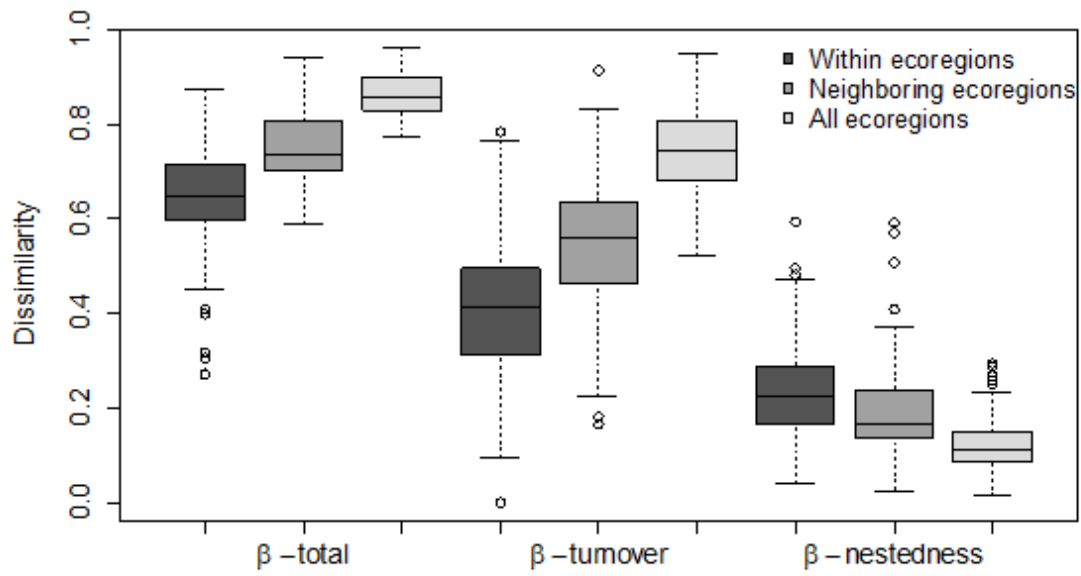
Taís de Fátima Ramos Guimarães, Ana Cristina Petry, Sandra Maria Hartz and Fernando Gertum Becker

**Appendix S3 – Beta diversity at different spatial scales**

We compared beta diversity values at three spatial scales. Beta diversity was calculated as the mean dissimilarity between a given lagoon and all other lagoons in the same ecoregion (Appendix S3 Fig. 1a), between neighboring ecoregions (Appendix S3 Fig. 1b) and between all ecoregions (Appendix S3 Fig. 1c). We expected beta diversity values within ecoregions to be much smaller than values between ecoregions. However, we found these values to be relatively close (Appendix S3 Fig.2) and not significantly different.



**Appendix S3 Fig. 1** Spatial scales for obtaining beta diversity values: (a) within each ecoregion; (b) between neighboring ecoregions; (c) between all ecoregions.



**Appendix S3 Fig. 2** Values of total beta diversity ( $\beta$ -total) and its turnover ( $\beta$ -turnover) and nestedness components ( $\beta$ -nestedness), measured within ecoregions (dark gray), between neighboring ecoregions (gray) and among all ecoregions (light gray).

**SUPPORTING INFORMATION**

**Influence of past and current factors on beta diversity of coastal lagoon fish communities of South America**

Taís de Fátima Ramos Guimarães, Ana Cristina Petry, Sandra Maria Hartz and Fernando Gertum Becker

**Table S1** Sources of data for fish species occurrence in the coastal lagoons. Data from museum records were accessed via SpeciesLink (2018). Museum acronyms are specified in the table foot note.

<b>Ecoregion/Lagoon</b>	<b>Longitude</b>	<b>Latitude</b>	<b>Data Source</b>
<b>325</b>			
Canta Galo	-41.760	-2.896	UESPIPHB
Dez_	-41.690	-2.853	Melo et al. (2014)
Nove	-41.727	-2.847	Melo et al. (2014)
Oito	-41.733	-2.841	Melo et al. (2014)
Sete	-41.755	-2.853	Melo et al. (2014)
Um	-41.735	-2.830	Melo et al. (2014)
<b>326</b>			
Baiao	-35.336	-5.417	MZUEL
Baiaozinho	-35.325	-5.428	Petry et al. (2016)
Boa Agua	-35.183	-6.050	Petry et al. (2016)
Bonfim	-35.209	-6.032	MZUEL
Carcara	-35.159	-6.060	Petry et al. (2016); MZUEL
Catole	-35.444	-5.395	Petry et al. (2016); MZUEL
Cutias	-35.383	-5.376	Petry et al. (2016)
Extremoz	-35.297	-5.713	MZUEL
Grande	-35.363	-5.423	MZUEL
Gravata	-35.418	-5.286	MZUEL
Mutucas	-35.358	-5.400	Petry et al. (2016); MZUEL
Queimada	-36.682	-5.237	Fernandes et al. (2013)
Redonda-RN	-35.193	-6.041	Petry et al. (2016); MZUEL
Urubu	-35.180	-6.031	Petry et al. (2016); MZUEL
<b>328</b>			
Carais	-40.419	-20.613	Petry et al. (2016); MBML
Carapebus-ES	-40.215	-20.228	CIUFES; MBML
Juara, do	-40.214	-20.129	MBML
Mae Ba	-40.579	-20.752	MBML
Sete Pontas	-40.824	-20.933	Petry et al. (2016); MBML
Sucuri	-39.782	-18.270	MBML
Suruaca	-39.763	-19.160	Petry et al. (2016); CIUF
<b>329</b>			
Amarra Boi	-41.526	-22.225	Petry et al. (2016)

<b>Ecoregion/Lagoon</b>	<b>Longitude</b>	<b>Latitude</b>	<b>Data Source</b>
Barrinha	-41.345	-22.172	Petry et al. (2016)
Cabiunas	-41.693	-22.292	Petry et al. (2016); Sánchez-Botero et al. (2008)
Carapebus	-41.615	-22.224	Petry et al. (2016)
Casa Velha	-41.330	-22.168	Petry et al. (2016)
Catingosa	-41.398	-22.185	Petry et al. (2016)
Comprida	-41.658	-22.279	Petry et al. (2016)
Feia (RJ)	-41.383	-22.000	Petry et al. (2016); MNRJ; MZUSP
Garcas	-41.491	-22.211	Petry et al. (2016)
Imboassica	-41.832	-22.411	Petry et al. (2016); LIRP
Lagamar	-41.083	-22.059	MBML
Maria Menina	-41.452	-22.199	Petry et al. (2016)
Paulista	-41.548	-22.223	Petry et al. (2016)
Pires	-41.380	-22.180	Petry et al. (2016)
Piripiri	-41.466	-22.203	Petry et al. (2016)
Preta	-41.375	-22.165	Petry et al. (2016)
Robalo	-41.434	-22.194	Petry et al. (2016)
Ubatuba	-41.314	-22.165	Petry et al. (2016)
Visgueiro	-41.414	-22.189	Petry et al. (2016)
<b>331</b>			
Acarai	-48.556	-26.280	Ribeiro et al. (2014)
Barra Velha	-48.676	-26.609	Ribeiro et al. (2014)
Camacho/GaropabaSul/Jaguaruna	-48.897	-28.600	Ribeiro et al. (2014)
Conceicao, da	-48.454	-27.572	Ribeiro et al. (2014); CIUFES
Ibiraquera	-48.673	-28.149	Ribeiro et al. (2014); UFRGS
Lagoinha do leste	-48.488	-27.773	Ribeiro et al. (2014)
Mirim/Imauri/StoAntonio	-48.798	-28.369	Ribeiro et al. (2014); MBML; UFRGS
Parque Nacional Superagui	-48.232	-25.462	MZUEL
Peri	-48.522	-27.733	Ferreira et al. (2017); Ribeiro et al. (2014)
<b>334</b>			
Bacupari	-50.410	-30.520	Dias (2015); UFRGS
Barro, del	-54.707	-34.850	Petry et al. (2016)
Blanca	-54.837	-34.897	Petry et al. (2016)
Chica	-54.588	-34.788	Petry et al. (2016)
Clotilde	-53.805	-34.294	Petry et al. (2016)
Corvina	-50.424	-30.545	Dias (2015); UFRGS
Diario, del	-55.007	-34.901	Petry et al. (2016)
Escondida	-54.629	-34.818	Petry et al. (2016)
Garcia, de	-53.790	-34.266	Petry et al. (2016)
Mangueira	-52.824	-33.145	Petry et al. (2016); UFRGS
Mansa	-54.519	-34.758	Petry et al. (2016)
Mirim	-53.105	-32.840	Petry et al. (2016); MZUSP; NUP; UFRGS
Moros	-53.763	-34.219	Petry et al. (2016)
Nutrias	-54.295	-34.680	Petry et al. (2016)
Peixe	-51.037	-31.322	Petry et al. (2016); UFRGS
Pequena	-52.086	-31.587	Assumpção et al. (2016)



<b>Ecoregion/Lagoon</b>	<b>Longitude</b>	<b>Latitude</b>	<b>Data Source</b>
Ponderosa	-53.876	-34.429	Petry et al. (2016)
Redonda-UY	-53.680	-34.138	Petry et al. (2016)
Rocha	-54.293	-34.617	Petry et al. (2016)
Sauce, del	-55.076	-34.814	Petry et al. (2016)
<b>335</b>			
A	-50.189	-29.964	Petry et al. (2016)
Arroio Corrente	-49.032	-28.682	Ribeiro et al. (2014)
B	-50.184	-29.970	Petry et al. (2016)
Caconde	-50.207	-29.867	Petry et al. (2016); UFRGS
Caieira	-50.140	-29.858	Petry et al. (2016)
Cavanhada	-49.890	-29.513	Petry et al. (2016)
Cavera	-49.558	-29.049	Ribeiro et al. (2014)
Cerquinha N	-50.262	-30.243	Petry et al. (2016); UFRGS
Cerquinha S	-50.274	-30.257	Petry et al. (2016); UFRGS
Cidreira	-50.253	-30.197	Petry et al. (2016); MZUEL; UFRGS
Cipo	-50.302	-30.328	UFRGS
Cortada	-49.588	-29.146	Ribeiro et al. (2014)
Custodias, das	-50.188	-30.020	Fialho (1998); Petry et al. (2016); UFRGS
D	-50.123	-29.838	Petry et al. (2016)
Emboaba	-50.219	-29.970	Petry et al. (2016); MZUSP; UFRGS
Emboabinha	-50.234	-29.968	Petry et al. (2016); UFRGS
Faxinal	-49.270	-28.841	Ribeiro et al. (2014)
Fazenda Ipe	-50.198	-29.921	Petry et al. (2016)
Fortaleza	-50.233	-30.130	Petry et al. (2016); UFRGS
Gentil	-50.203	-30.056	Petry et al. (2016)
Horacio	-50.232	-29.912	Petry et al. (2016); UFRGS
Inacio	-50.221	-29.909	Petry et al. (2016)
Itapeva	-49.921	-29.496	Petry et al. (2016); MZUEL; MZUSP; UFRGS
Lessa 1	-50.165	-29.847	Petry et al. (2016); UFRGS
Lessa2	-50.257	-30.137	Petry et al. (2016)
Malvas	-50.177	-29.805	Petry et al. (2016); UFRGS
Manoel Nunes	-50.220	-30.096	Petry et al. (2016); UFRGS
Marcelino	-50.253	-29.886	Petry et al. (2016); UFRGS
Negra	-50.168	-29.785	Petry et al. (2016)
Passo	-50.108	-29.862	Petry et al. (2016); UFRGS
Peixoto	-50.239	-29.870	Petry et al. (2016); UFRGS
Prainha	-50.241	-30.059	Petry et al. (2016); UFRGS
Quadros	-50.083	-29.701	Petry et al. (2016); MZUEL; MZUSP; UFRGS
Ramalhete	-50.147	-29.758	Petry et al. (2016)
Rincao 1	-50.205	-29.908	Petry et al. (2016)
Rincao 2	-50.193	-29.910	Petry et al. (2016)
Rincao da Cadeia	-50.143	-29.907	Petry et al. (2016)
Rincao das Eguas	-50.296	-30.310	Petry et al. (2016); UFRGS
Simao	-49.771	-29.377	Petry et al. (2016)
Sombrio	-49.696	-29.188	Ribeiro et al. (2014)

Ecoregion/Lagoon	Longitude	Latitude	Data Source
Suzana	-50.264	-30.149	Petry et al. (2016); UFRGS
Tapera	-49.657	-29.237	Ribeiro et al. (2014)
Tapera Sul	-50.227	-30.057	Petry et al. (2016)
Terneira	-49.650	-29.228	Ribeiro et al. (2014)
Traira	-50.182	-29.866	Petry et al. (2016)
Tramandai	-50.159	-29.973	Petry et al. (2016); MZUSP; UFRGS
Urussanga Velha	-49.218	-28.790	Ribeiro et al. (2014)
Veados	-50.175	-29.906	Petry et al. (2016)
<b>352</b>			
Araruama	-42.146	-22.877	Franco (2019); MZUSP
Itaipu	-43.042	-22.960	Fortes et al. (2013)
Marica	-42.798	-22.945	Franco (2019)
Piratininga	-43.077	-22.948	Fortes et al. (2013)
Rodrigo de Freitas	-43.210	-22.972	Andreatta et al. (1997); Moraes et al. (2014)
Saquarema	-42.534	-22.915	Franco (2019)

CIUFES: Coleção Ictiológica da Universidade Federal do Espírito Santo

LIRP: Coleção de Peixes do Laboratório de Ictiologia de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo - Campus Ribeirão Preto

MBML: Peixes - Coleção de Peixes do Museu de Biologia Professor Mello Leitão

MNRJ: Coleção Ictiológica (MNRJ), Museu Nacional (MN), Universidade Federal do Rio de Janeiro(UFRJ)

MZUEL: Peixes - Museu de Zoologia da Universidade Estadual de Londrina - Coleção de Peixes

MZUSP: Coleção de Peixes do Museu de Zoologia da USP, Universidade de São Paulo

NUP: Coleção Ictiológica do Nupélia, Universidade Estadual de Maringá

UESPIPHB: Subcoleção Ictiológica do Campus Parnaíba da UESPI, Universidade Estadual do Piauí

UFRGS: Coleção de Peixes, Universidade Federal do Rio Grande do Sul

## References

- Andreatta, J. V., Marca, A. G., Soares, C. L. & Santos, R. S. (1997). Distribuição mensal dos peixes mais representativos da Lagoa Rodrigo de Freitas, Rio de Janeiro, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, **14**, 121-134.
- Dias, T. S. (2015). Composição e estrutura das assembleias de peixes em duas lagoas costeiras no Litoral Médio do Rio Grande Do Sul. Porto Alegre. UFRGS, Tese (Doutorado em Biologia Animal). 169p. Available in: <https://www.lume.ufrgs.br/handle/10183/141872>
- Fernandes, T.O., Fernandes, D.S., Araújo, R.S. and Gurgel, L.L. (2013). Dinâmica e estrutura populacional ictiofaunística da lagoa do Queimado, Pendências, RN. Anais do IX CONGIC - IFRN. 645-654. Available in: <http://portal.ifrn.edu.br/pesquisa/editora/livros-para-download/anais-do-ix-congic-ifrn>
- Ferreira, N.C., Guerreschi, R. M., Machado, C., Lopes, C. A. & Nuñez, P.O. (2017). Structure and diversity of fishes in a freshwater and coastal subtropical lagoon. *Journal of Fish Biology*, **90** (4), 1265-1282.
- Fialho, C. B. (1998). Estudo da ictiofauna da lagoa das Custódias, Tramandaí, Rio Grande do Sul, Brasil. São Carlos. UFSCar, Tese (Doutorado em Ecologia e Recursos Naturais). 206p.
- Fortes, W.L.S., Almeida-Silva, P. H., Prestrelo, L. & Monteiro-Neto, C. (2013). Patterns of fish and crustacean community structure in a coastal lagoon system, Rio de Janeiro, Brazil, *Marine Biology Research*, **10:2**, 111-122, DOI: 10.1080/17451000.2013.797645

- Franco, T. P., Neves, L. M. & Araújo, F. G. (2019). Better with more or less salt? The association of fish assemblages in coastal lagoons with different salinity ranges. *Hydrobiologia*, 828 (1), 83-100.
- Assumpção, C. M., Quintela, F., Corrêa, F. & Loebmann, D. (2016). The ichthyofauna of limnic systems in Quaternary deposits of extreme southern Brazil. *ZooKeys*, **638**, 83–104.
- Melo, A. G., Melo, R. N. & Resende, L. B. (2014). Ichthyofauna of coastal lakes and the Igarapu River in Ilha Grande, Delta do Parnaíba, Parnaíba, Piauí State, northeastern Brazil. *Check List – Journal of species listis and distribution*, **10**(6): 1270-1276. DOI: 10.15560/10.6.1270.
- Moraes, L. A. F., Andreatta, J. V. and Oliveira, B. T. (2014). Diversity and fish distribution at Rodrigo de Freitas Lagoon, Rio de Janeiro State, Brazil, using GIS. *Acta Scientiarum. Biological Sciences*, **36** (1), 7-18.
- Petry, A. C., Guimarães, T. F. R., Vasconcellos, F. M., Hartz, S. M., Becker, F. G., Rosa, R. S., Goyenola, G., Caramaschi, E. P., Díaz de Astarloa, J. M., Sarmiento-Soares, L. M., Vieira, J. P., Garcia, A. M., Teixeira de Mello, F., Melo, F. A. G., Meerhoff, M., Attayde, J. L., Menezes, R. F., Mazzeo, N. & Di Dario, F. (2016). Fish composition and species richness in eastern South American coastal lagoons: additional support for the freshwater ecoregions of the world. *Journal of Fish Biology*, **89**, 280–314.
- Ribeiro, G.C., Ghazzi, M. S., Dutra, R.R., Silva, M.S. & Silva, G. (2014). Peixes das lagoas costeiras de Santa Catarina: Listagem preliminar das espécies. In: Soriano-Sierra, E.J., Ribeiro, G. C. and Fonseca, A.L.O. Guia de campo - Vegetação e Peixes das lagoas costeiras de Santa Catarina. Florianópolis, Ed. Insular. 120p. Available in: <http://nemar.paginas.ufsc.br/files/2013/05/Guia-Campo-Lagoas-Costeiras.pdf>
- Sánchez-Botero, J.I., Caramaschi, E.P. & Garcez, D.S. (2008). Spatiotemporal Variation in Fish Assemblage in a Coastal Lagoon without Direct Contact with the Sea (Southeastern Brazil). *Journal of Coastal Research*, **24** (4A), 225 – 238.
- SpeciesLink. 2018. Sistema de Informação Distribuído para Coleções Biológicas: a Integração do Species Analyst e do SinBiota (FAPESP). Centro de Referência em Informação Ambiental-CRIA. <http://smlink.cria.org.br/> (Last accessed 10/10/2018).

SUPPORTING INFORMATION

**Influence of past and current factors on beta diversity of coastal lagoon fish communities of South America**

Taís de Fátima Ramos Guimarães, Ana Cristina Petry, Sandra Maria Hartz and Fernando Gertum Becker

**Table S2** List of native and non-native fish species by ecoregion. Fr = frequency of occurrence (number of lagoons with presence record).

Family/Species	325	326	328	329	331	334	335	352	Fr
<b>Native species</b>									
<b>Anablepidae</b>									
<i>Jenynsia darwini</i> sp. nov.				14					14
<i>Jenynsia lineata</i> (Jenyns, 1842)					3	19	34	6	62
<b>Anostomidae</b>									
<i>Leporinus conirostris</i> Steindachner, 1875				1					1
<i>Leporinus copelandii</i> Steindachner, 1875				1					1
<i>Leporinus piau</i> Fowler 1941		3							3
<b>Ariidae</b>									
<i>Genidens barbatus</i> (Lacepède 1803)				1	3	1	4		9
<i>Genidens genidens</i> (Cuvier 1829)			1	4	6	1	5	4	21
<i>Genidens machadoi</i> (Miranda Ribeiro, 1918)							1		1
<b>Aspredinidae</b>									
<i>Pseudobunocephalus iheringii</i> (Boulenger 1891)						1			1
<b>Atherinopsidae</b>									
<i>Odontesthes bicudo</i> Malabarba & Dyer 2002							9		9
<i>Odontesthes bonariensis</i> (Valenciennes 1835)						5	4		9
<i>Odontesthes ledae</i> Malabarba & Dyer 2002						2	12		14
<i>Odontesthes mirinensis</i> Bemvenuti 1996						2			2
<i>Odontesthes perugiae</i> Evermann & Kendall 1906						2	1		3
<i>Odontesthes piquava</i> Malabarba & Dyer 2002							9		9
<i>Odontesthes retropinnis</i> (de Buen 1953)						1			1
<b>Auchenipteridae</b>									
<i>Glanidium melanopterum</i> Miranda Ribeiro, 1918				1					1
<i>Trachelyopterus galeatus</i> (Linnaeus 1766)	1	7							8
<i>Trachelyopterus striatulus</i> (Steindachner 1877)			2	4		1			7
<b>Bryconidae</b>									
<i>Brycon insignis</i> Steindachner, 1877				1					1
<b>Callichthyidae</b>									
<i>Callichthys callichthys</i> (Linnaeus 1758)				2		2	2		6
<i>Corydoras longipinnis</i> Knaack, 2007							1		1
<i>Corydoras nattereri</i> Steindachner, 1876				1					1
<i>Corydoras paleatus</i> (Jenyns 1842)						13	17		30
<i>Hoplosternum littorale</i> (Hancock 1828)	1	1	2	5	1	4	21		35
<i>Megalechis thoracata</i> (Valenciennes 1840)		1							1

Family/Species	325	326	328	329	331	334	335	352	Fr
<b>Characidae</b>									
<i>Aphyocharax anisitsi</i> Eigenmann & Kennedy, 1903						2			2
<i>Astyanax</i> aff. <i>bimaculatus</i> (Linnaeus 1758)	6	7	1	6			5		25
<i>Astyanax</i> aff. <i>fasciatus</i> (Cuvier 1819)		1	1			5	27		34
<i>Astyanax</i> aff. <i>taeniatus</i> (Jenyns 1842)			1	1	1				3
<i>Astyanax dissensus</i> Lucena & Thofehrn, 2013						2			2
<i>Astyanax eigenmanniorum</i> (Cope 1894)						13	31		44
<i>Astyanax giton</i> Eigenmann, 1908				1					1
<i>Astyanax hastatus</i> Myers, 1928				1					1
<i>Astyanax henseli</i> de Melo & Buckup 2006						3	2		5
<i>Astyanax janeiroensis</i> Eigenmann 1908			1	2					3
<i>Astyanax intermedius</i> Eigenmann, 1908				1					1
<i>Astyanax lacustris</i> (Lütken, 1875)						6	21		27
<i>Astyanax laticeps</i> (Cope, 1894)							1		1
<i>Astyanax parahybae</i> Eigenmann, 1908				1					1
<i>Astyanax procerus</i> Lucena, Castro & Bertaco, 2013							2		2
<i>Bryconamericus iheringii</i> (Boulenger 1887)						5			5
<i>Charax stenopterus</i> (Cope 1894)						7	16		23
<i>Cheirodon ibicuihensis</i> Eigenmann 1915						6	23		29
<i>Cheirodon interruptus</i> (Jenyns 1842)						15	14		29
<i>Diapoma alburnus</i> (Hensel 1870)						6	33		39
<i>Diapoma terofali</i> (Géry 1964)						3			3
<i>Hemigrammus</i> aff. <i>marginatus</i> Ellis 1911	1	11							12
<i>Heterocheirodon yatai</i> (Casciotta, Miquelarena & Protogino 1992)						1			1
<i>Hollandichthys multifasciatus</i> (Eigenmann & Norris, 1900)					2				2
<i>Hyphessobrycon</i> aff. <i>parvulus</i> Ellis 1911	1								1
<i>Hyphessobrycon anisitsi</i> (Eigenmann 1907)						3			3
<i>Hyphessobrycon bifasciatus</i> Ellis 1911			3	16					19
<i>Hyphessobrycon boulengeri</i> (Eigenmann 1907)			1	6		7	3		17
<i>Hyphessobrycon griemi</i> Hoedeman, 1957					1				1
<i>Hyphessobrycon igneus</i> Miquelarena, Menni, López & Casciotta 1980						5	25		30
<i>Hyphessobrycon luetkenii</i> (Boulenger 1887)				7	1	12	36		56
<i>Hyphessobrycon meridionalis</i> Ringuelet, Miquelarena & Menni 1978						7	6		13
<i>Hyphessobrycon reticulatus</i> Ellis, 1911				1					1
<i>Hyphessobrycon togoi</i> Miquelarena & López 2006						1	5		6
<i>Macropsobrycon uruguayanae</i> Eigenmann 1915						2			2
<i>Mimagoniates inequalis</i> (Eigenmann 1911)						3	2		5
<i>Mimagoniates microlepis</i> (Steindachner 1877)							4		4
<i>Oligosarcus acutirostris</i> Menezes 1987			1						1
<i>Oligosarcus hepsetus</i> (Cuvier 1829)				6					6
<i>Oligosarcus jenynsii</i> (Günther 1864)			1			15	36		52
<i>Oligosarcus robustus</i> Menezes 1969						6	28		34
<i>Psellogrammus kennedyi</i> (Eigenmann 1903)	5								5
<i>Pseudocorynopoma doriae</i> Perugia 1891						5	8		13
<i>Pygocentrus nattereri</i> Kner 1858	2								2

Family/Species	325	326	328	329	331	334	335	352	Fr
<i>Roeboides sazimai</i> Lucena 2007	1								1
<i>Serrapinnus heterodon</i> (Eigenmann 1915)	4								4
<i>Serrapinnus piaba</i> (Lütken 1875)	6	3							9
<b>Cichlidae</b>									
<i>Australoheros facetus</i> (Jenyns 1842)				1	2	12	17		32
<i>Australoheros macaensis</i> Ottoni & Costa, 2008					5				5
<i>Australoheros muriae</i> Ottoni & Costa 2008				1	1				2
<i>Cichlasoma bimaculatum</i> (Linnaeus, 1758)		7							7
<i>Cichlasoma dimerus</i> (Heckel, 1840)					1				1
<i>Cichlasoma orientale</i> Kullander 1983	6	5							11
<i>Cichlasoma portalegrense</i> (Hensel 1870)						5	18		23
<i>Crenicichla brasiliensis</i> (Bloch, 1792)					1				1
<i>Crenicichla lacustris</i> (Castelnau, 1855)					2		1		3
<i>Crenicichla lepidota</i> Heckel 1840		9				6	20		35
<i>Crenicichla maculata</i> Kullander & Lucena 2006						1	2	18	21
<i>Crenicichla menezesi</i> Ploeg 1991	3	5							8
<i>Crenicichla punctata</i> Hensel 1870						2	1		3
<i>Crenicichla scottii</i> (Eigenmann 1907)						3			3
<i>Geophagus brasiliensis</i> (Quoy & Gaimard 1824)			7	17	9	6	46	2	86
<i>Geophagus parnaibae</i> Staeck & Schindler 2006	2								2
<i>Gymnogeophagus gymnogenys</i> (Hensel 1870)						4	9		13
<i>Gymnogeophagus lacustris</i> Reis & Malabarba 1988						1	2	28	31
<i>Gymnogeophagus meridionalis</i> Reis & Malabarba 1988						2			2
<i>Gymnogeophagus rhabdotus</i> (Hensel 1870)						4	11		15
<b>Crenuchidae</b>									
<i>Characidium</i> aff. <i>zebra</i> Eigenmann 1909						2	21		23
<i>Characidium fasciatum</i> Reinhardt, 1867		1							1
<i>Characidium lanei</i> Travassos, 1967					1				1
<i>Characidium orientale</i> Buckup & Reis, 1997						1			1
<i>Characidium rachovii</i> Regan 1913						8	1		9
<i>Characidium tenue</i> (Cope 1894)						1	1		2
<b>Curimatidae</b>									
<i>Curimata macrops</i> Eigenmann & Eigenmann 1889	1								1
<i>Cyphocharax gilbert</i> (Quoy & Gaimard 1824)			1	4	1				6
<i>Cyphocharax saladensis</i> (Meinken 1933)						3	7		10
<i>Cyphocharax santacatarinae</i> (Fernández-Yépez, 1948)					1		2		3
<i>Cyphocharax voga</i> (Hensel 1870)						11	37		48
<i>Steindachnerina biornata</i> (Braga & Azpelicueta 1987)						4	5		9
<i>Steindachnerina notonota</i> (Miranda Ribeiro 1937)	1	1							2
<b>Erythrinidae</b>									
<i>Hoplerythrinus unitaeniatus</i> (Spix & Agassiz 1829)	1		2	10					13
<i>Hoplias</i> aff. <i>malabaricus</i> (Bloch 1794)	3	10	4	13	3	11	40		84
<b>Gymnotidae</b>									
<i>Gymnotus</i> aff. <i>carapo</i> Linnaeus 1758				2		2	2		6
<i>Gymnotus omarorum</i> Richer-de-Forges, Crampton & Albert 2009						1			1

Family/Species	325	326	328	329	331	334	335	352	Fr
<b>Heptapteridae</b>									
<i>Heptapterus mustelinus</i> (Valenciennes 1835)						2			2
<i>Heptapterus sympterygium</i> Buckup 1988						2	2		4
<i>Pimelodella australis</i> Eigenmann 1917						11	11		22
<i>Pimelodella lateristriga</i> (Lichtenstein, 1823)				1					1
<i>Rhamdia aff. quelen</i> (Quoy & Gaimard 1824)			1	5	4	14	21		45
<b>Hypopomidae</b>									
<i>Brachyhypopomus draco</i> Giora, Malabarba & Crampton, 2008						3	3		6
<i>Brachyhypopomus gauderio</i> Giora & Malabarba, 2009						2	3		5
<i>Brachyhypopomus janeiroensis</i> (Costa & Campos-da-Paz 1992)				3					3
<b>Lebiasinidae</b>									
<i>Pyrhulina australis</i> Eigenmann & Kennedy, 1903							1		1
<b>Loricariidae</b>									
<i>Ancistrus multispinis</i> (Regan 1912)							1		1
<i>Hisonotus laevior</i> Cope, 1894						1			1
<i>Hisonotus leucofrenatus</i> (Miranda Ribeiro 1908)						2	16		18
<i>Hisonotus nigricauda</i> (Boulenger 1891)						2			2
<i>Hisonotus taimensis</i> (Buckup 1981)						2			2
<i>Hypostomus affinis</i> (Steindachner, 1877)				1					1
<i>Hypostomus commersoni</i> Valenciennes 1836				1	1	6	7		15
<i>Hypostomus pusarum</i> (Starks, 1913)		1							1
<i>Loricariichthys anus</i> (Valenciennes 1835)						4	29		33
<i>Loricariichthys castaneus</i> (Castelnau, 1855)				2					2
<i>Loricariichthys derbyi</i> Fowler, 1915		1							1
<i>Otothyris lophophanes</i> (Eigenmann & Eigenmann 1889)			1						1
<i>Rineloricaria cadeae</i> (Hensel 1868)						2			2
<i>Rineloricaria longicauda</i> Reis 1983						4	1		5
<i>Rineloricaria microlepidogaster</i> (Regan 1904)						1			1
<i>Rineloricaria quadrensis</i> Reis 1983						2	15		17
<i>Rineloricaria strigilata</i> (Hensel, 1868)						2			2
<b>Mugilidae</b>									
<i>Mugil curema</i> Valenciennes 1836			1	5	7	1	4	6	24
<i>Mugil gaimardianus</i> Desmarest, 1831					1			1	2
<i>Mugil hospes</i> Jordan & Culver 1895						1			1
<i>Mugil liza</i> Valenciennes 1836			1	3	8	4	2	3	21
<i>Mugil trichodon</i> Poey, 1875								1	1
<b>Pimelodidae</b>									
<i>Parapimelodus nigribarbis</i> (Boulenger 1889)						2			2
<i>Parapimelodus valenciennis</i> (Lütken 1874)						1			1
<i>Pimelodus maculatus</i> Lacepède 1803						2			2
<i>Pimelodus pintado</i> Azpelicueta, Lundberg & Loureiro 2008						1			1
<b>Poeciliidae</b>									
<i>Cnesterodon decemmaculatus</i> (Jenyns 1842)						12			12
<i>Pamphorichthys hollandi</i> (Henn, 1916)		1							1
<i>Phalloceros caudimaculatus</i> (Hensel, 1868)					1	10	18		29

Family/Species	325	326	328	329	331	334	335	352	Fr
<i>Phalloceros harpagos</i> Lucinda 2008				7	4				10
<i>Phalloceros megapolos</i> Lucinda, 2008					1				1
<i>Phalloptychus iheringii</i> (Boulenger, 1889)						3			3
<i>Phalloptychus januaris</i> (Hensel 1868)				15	1	1		3	20
<i>Poecilia reticulata</i> Peters 1859				1				1	2
<i>Poecilia sarrafae</i> Bragança & Costa, 2011	1								1
<i>Poecilia vivipara</i> Bloch & Schneider 1801		7	6	18	2		2	6	41
<b>Prochilodontidae</b>									
<i>Prochilodus brevis</i> Steindachner 1875		4							4
<i>Prochilodus vimboides</i> Kner 1859			1	1					2
<b>Pseudopimelodidae</b>									
<i>Microglanis cibela</i> Malabarba & Mahler 1998							4		4
<i>Microglanis cottoides</i> (Boulenger 1891)						3	1		4
<i>Microglanis parahybae</i> (Steindachner, 1880)				1					1
<b>Rivulidae</b>									
<i>Atlantirivulus jurubatibensis</i> (Costa 2008)				1					1
<i>Atlantirivulus paranaguensis</i> Costa, 2014					1				1
<i>Atlantirivulus riograndensis</i> (Costa & Lanés, 2009)							1		1
<i>Cynopoecilus melanotaenia</i> (Regan 1912)						2	3		5
<i>Cynopoecilus multipapillatus</i> Costa, 2002						1	5		6
<i>Leptolebias aureoguttatus</i> (da Cruz, 1974)					1				1
<b>Sciaenidae</b>									
<i>Micropogonias furnieri</i> (Desmarest 1823)				6	4	2	4	6	22
<b>Serrasalminidae</b>									
<i>Serrasalmus spilopleura</i> Kner, 1858		1							1
<b>Sternopygidae</b>									
<i>Eigenmannia</i> aff. <i>virescens</i> (Valenciennes 1836)			1	1					2
<i>Eigenmannia trilineata</i> López & Castello 1966						3	3		6
<b>Synbranchidae</b>									
<i>Synbranchus</i> aff. <i>marmoratus</i> Bloch 1795	1	4	1	2	2	11	7		28
<b>Trichomycteridae</b>									
<i>Homodiaetus anisitsi</i> Eigenmann & Ward 1907						2	7		9
<b>Triportheidae</b>									
<i>Triportheus angulatus</i> (Spix & Agassiz, 1829)		1							1
<b>Total of native species by ecoregion</b>	<b>21</b>	<b>21</b>	<b>25</b>	<b>52</b>	<b>29</b>	<b>93</b>	<b>78</b>	<b>11</b>	

Family/Species	325	326	328	329	331	334	335	352	Fr
<b>Non-native species</b>									
<b>Acestrorhynchidae</b>									
<i>Acestrorhynchus pantaneiro</i> Menezes 1992						2	14		16
<b>Anostomidae</b>									
<i>Leporinus obtusidens</i> (Valenciennes 1837)						1	1		2
<b>Auchenipteridae</b>									
<i>Trachelyopterus lucenai</i> Bertoletti, Pezzi da Silva & Pereira 1995						4	25		29



Family/Species	325	326	328	329	331	334	335	352	Fr
<b>Characidae</b>									
<i>Hyphessobrycon eques</i> (Steindachner, 1882)				1					1
<b>Cichlidae</b>									
<i>Astronotus ocellatus</i> (Agassiz 1831)		2							2
<i>Cichla monoculus</i> Agassiz, 1831		1	1						2
<i>Cichla ocellaris</i> Bloch & Schneider 1801		2	2						4
<i>Cichla pinima</i> Kullander & Ferreira 2006			2						2
<i>Coptodon rendalli</i> (Boulenger 1897)			1	13	1			1	16
<i>Oreochromis niloticus</i> (Linnaeus 1758)	2	2	3	2	1			4	14
<b>Clariidae</b>									
<i>Clarias gariepinus</i> (Burchell 1822)			1						1
<b>Cyprinidae</b>									
<i>Cyprinus carpio</i> Linnaeus 1758						1			1
<b>Poeciliidae</b>									
<i>Xiphophorus hellerii</i> Heckel, 1848								1	1
<b>Sciaenidae</b>									
<i>Plagioscion squamosissimus</i> (Heckel, 1840)		1							1
<b>Serrasalminidae</b>									
<i>Metynnis lippincottianus</i> (Cope 1870)		12		4					16
<b>Total of non-native species by ecoregion</b>	<b>1</b>	<b>6</b>	<b>6</b>	<b>4</b>	<b>2</b>	<b>4</b>	<b>3</b>	<b>3</b>	

SUPPORTING INFORMATION

Influence of past and current factors on beta diversity of coastal lagoon fish communities of South America

Taís de Fátima Ramos Guimarães, Ana Cristina Petry, Sandra Maria Hartz and Fernando Gertum Becker

**Table S3** Descriptive statistics (mean, minimum and maximum values) for predictor variables for modeling freshwater fish diversity in South American coastal lakes. FEOW - freshwater ecoregions or the world.

FEOW	Nº lagoons	IT	PA	SR	DA	LA	SH	NL	SL	NN
325	6	7.91 (7.91 - 7.91)	1.72759E+11 (1.72759E+11- 1.72759E+11)	4 (4 - 4)	34748247268 (34748247268 - 34748247268)	0.022990 (0.000355 - 0.114228)	1.53 (1.03 - 2.77)	16.15 (11.45 - 17.91)	0	2
326	14	12.18 (7.69 - 19.50)	7075503050 (2299773632 - 43570787372)	1.79 (1 - 3)	4229244643 (70670969 - 23300072368)	1.692009 (0.423352 - 6.4626)	1.66 (1.16 - 2.96)	12.77 (1.43 - 27.60)	0	13
328	7	11.84 (8.18 - 19.50)	17828256637 (354253657 - 68275304316)	12.29 (1 - 37)	1687199752 (19789447 - 6447147809)	1.232040 (0.008819 - 3.790016)	3.30 (1.33 - 5.6)	16.98 (0.61 - 40.66)	4	5
229	19	10.40 (8.98 - 11.17)	14025340741 (3950629321 - 64400863058)	7.74 (5 - 9)	3159017086 (10375900 - 59348429251)	9.873409 (0.127431 - 168.908185)	2.50 (1.11 - 5.92)	4.99 (0.55 - 27.34)	17	14
352	6	17.90 (15.20 - 19.50)	2372387175 (998605320 - 6837076043)	2.50 (1 - 5)	138372283 (2554602.331 - 604545516)	46.323791 (0.96829 - 219.211673)	2.28 (1.28 - 3.29)	28.08 (10.95 - 41.81)	6	4
331	9	11.54 (8.32 - 13.98)	22123724029 (12149072606 - 35726687085)	17.78 (10 - 26)	1471996341 (24589597 - 5290766695)	24.839349 (0.069651 - 179.57239)	2.61 (1.32 - 3.91)	11.93 (0.37 - 30.80)	8	1
335	48	10.98 (10.85 - 11.58)	28755792230 (28755792230 - 28755792230)	26 (26 - 26)	2367904434 (16558757 - 2780179905)	9.868218 (0.044346 - 122.984834)	1.56 (1.04 - 3.19)	13.52 (3.03 - 24.02)	4	29
334	20	9.67 (8.81 - 12.21)	2.25987E+11 (14166717354 - 2.61651E+11)	70.80 (21 - 79)	20832176487 (2994547 - 1.34341E+11)	248.709474 (0.012355 - 3975.268329)	1.86 (1.01 - 5.46)	3.23 (0.22 - 23.01)	3	5
All	129	11.086 (7.69 - 19.50)	59950153117 (354253657 - 2.61651E+11)	24.19 (1 - 79)	6674897105 (2554602 - 1.34341E+11)	46.566863 (0.000355 - 3975.268329)	1.956 (1.01 - 5.92)	10.8603 (0.22 - 41.81)	42	73

IT = isolation time; PA = paleodrianage area (km<sup>2</sup>); SR = Shreve value; DA = drainage area (km<sup>2</sup>); LA = Lagoon area (km<sup>2</sup>); SH = shape index; NL = night light; SL = salinity (number of lagoons with saline influence); NN = non-native species (number of lagoons with non-native species).

SUPPORTING INFORMATION

**Influence of past and current factors on beta diversity of coastal lagoon fish communities of South America**

Taís de Fátima Ramos Guimarães, Ana Cristina Petry, Sandra Maria Hartz and Fernando Gertum Becker

**Table S4** Model selection table. Models with AICc values less than 4 were selected (df: degree of freedom;  $\Delta$ AICc: difference between a given model and the model with the lowest AICc value; wi: AICc weight).

	Component model	df	AICc	$\Delta$ AICc	wi	R <sup>2</sup> adj
B-Total	IT SR SH SL NL	7	-235.82	0	0.27	0.358
	SR SH SL NL	6	-235.75	0.07	0.26	0.352
	SR DA SH SL NL	7	-234.7	1.12	0.15	0.353
	SR LA SH SL NL	7	-233.57	2.26	0.09	0.347
	SR SH SL NL NN	7	-233.52	2.3	0.08	0.347
	PA DA SH SL NL	7	-232.68	3.14	0.06	0.342
	IT SR DA SH SL	7	-232.52	3.3	0.05	0.342
	IT SR SH SL	6	-232.1	3.72	0.04	0.333
B-turnover	IT DA LA SL	6	-142.99	0	0.1	0.170
	IT SR DA LA SL	7	-142.66	0.33	0.08	0.176
	IT DA LA SL NN	7	-142.17	0.82	0.06	0.173
	IT SR DA SL	6	-142.1	0.9	0.06	0.165
	IT DA SL	5	-141.64	1.35	0.05	0.154
	IT LA SL	5	-141.49	1.5	0.05	0.153
	IT SR LA SL	6	-141.15	1.84	0.04	0.159
	IT SR SL	5	-141.05	1.94	0.04	0.165
	PA IT DA LA SL	7	-141.03	1.96	0.04	0.166
	IT LA SL NN	6	-140.98	2.01	0.03	0.157
	IT DA LA SL NL	7	-140.95	2.04	0.03	0.165
	IT DA LA SH SL	7	-140.76	2.24	0.03	0.164
	IT SL	4	-140.66	2.33	0.03	0.140
	IT SR DA SH SL	7	-140.35	2.64	0.03	0.161
	SR SL	4	-140.13	2.86	0.02	0.137
	IT DA SL NN	6	-139.93	3.06	0.02	0.151
	IT SR DA SL NL	7	-139.92	3.07	0.02	0.158
	SR DA SL	5	-139.92	3.07	0.02	0.143
	IT SR DA SL NN	7	-139.89	3.11	0.02	0.158
	IT DA SL NL	6	-139.73	3.26	0.02	0.149
IT DA SH SL	6	-139.72	3.27	0.02	0.149	
IT LA SL NL	6	-139.65	3.34	0.02	0.149	

	Component model	df	AIC <sub>c</sub>	ΔAIC <sub>c</sub>	wi	R <sup>2</sup> adj
	IT SR LA SL NN	7	-139.62	3.37	0.02	0.156
	PA IT DA SL	6	-139.61	3.39	0.02	0.148
	PA IT LA SL NN	7	-139.54	3.45	0.02	0.156
	PA IT LA SL	6	-139.43	3.56	0.02	0.147
	IT SR SH SL	6	-139.37	3.62	0.02	0.147
	IT LA SH SL	6	-139.29	3.7	0.01	0.146
	IT SL NN	5	-139.2	3.79	0.01	0.138
	SR SL NL	5	-139.2	3.8	0.01	0.138
	SR LA SL	5	-139.1	3.89	0.01	0.137
	IT SR LA SL NL	7	-139.05	3.94	0.01	0.153
	SR DA SL NL	6	-139	3.99	0.01	0.144
	IT SR SL NL	6	-139	3.99	0.01	0.144
B-nestedness	PA SH NL	5	-233.44	0	0.06	0.065
	PA IT SH NL	6	-233.36	0.08	0.06	0.073
	PA SH	4	-233.02	0.42	0.05	0.054
	PA SH SL NL	6	-232.27	1.17	0.03	0.065
	PA IT LA SH NL	7	-232.19	1.25	0.03	0.073
	PA SL NL	5	-232.13	1.31	0.03	0.056
	PA SH SL	5	-232.11	1.34	0.03	0.056
	PA SL	4	-232.06	1.38	0.03	0.047
	PA IT SH SL NL	7	-232.02	1.42	0.03	0.072
	PA IT SH NL NN	7	-231.9	1.54	0.03	0.071
	PA SH NL NN	6	-231.78	1.67	0.03	0.062
	PA LA SH NL	6	-231.74	1.7	0.03	0.062
	PA NL	4	-231.67	1.77	0.02	0.044
	PA DA SH NL	6	-231.51	1.93	0.02	0.060
	PA IT SL NL	6	-231.45	1.99	0.02	0.059
	PA DA SH	5	-231.38	2.06	0.02	0.050
	PA LA SH	5	-231.38	2.07	0.02	0.050
	PA IT DASH NL	7	-231.35	2.09	0.02	0.067
	PA IT SH	5	-231.26	2.18	0.02	0.050
	PA	3	-231.25	2.19	0.02	0.033
	PA SH NN	5	-231.11	2.33	0.02	0.048
	PA IT NL	5	-231.06	2.38	0.02	0.048
	PA SH SL NL NN	7	-230.88	2.56	0.02	0.064
	PA SL NL NN	6	-230.87	2.57	0.02	0.055
	PA LA SH SL NL	7	-230.61	2.84	0.01	0.062
	PA LA SH SL	6	-230.51	2.93	0.01	0.053
	PA SL NN	5	-230.5	2.94	0.01	0.044
	NL	3	-230.44	3	0.01	0.027
	SH NL	4	-230.44	3.01	0.01	0.035
	PA SH SL NN	6	-230.43	3.01	0.01	0.052
	PA IT SL NL NN	7	-230.4	3.04	0.01	0.061
	PA LA SH NL NN	7	-230.34	3.1	0.01	0.060

Component model	df	AIC <sub>c</sub>	ΔAIC <sub>c</sub>	wi	R <sup>2</sup> adj
PA IT SH SL	6	-230.3	3.14	0.01	0.051
SR SH NL	5	-230.23	3.21	0.01	0.042
PA DA SH NL NN	7	-230.14	3.3	0.01	0.059
PA IT SL	5	-230.14	3.3	0.01	0.041
PA DA SH SL NL	7	-230.08	3.36	0.01	0.058
PA DA SH SL	6	-230.06	3.39	0.01	0.049
PA LA SL NL	6	-230.02	3.43	0.01	0.049
PA LA SL	5	-230	3.44	0.01	0.040
PA DA SL	5	-230	3.44	0.01	0.040
PA NL NN	5	-229.96	3.48	0.01	0.040
PA DA SL NL	6	-229.95	3.49	0.01	0.048
PA DANL	5	-229.94	3.5	0.01	0.040
PA DA	4	-229.86	3.58	0.01	0.031
PA IT LA SH	6	-229.81	3.63	0.01	0.047
PA DA SH NN	6	-229.78	3.66	0.01	0.047
PA DA LA SH NL	7	-229.73	3.71	0.01	0.056
PA LA SH NN	6	-229.65	3.79	0.01	0.046
PA IT LA SH	6	-229.64	3.8	0.01	0.046
PA IT DASH	6	-229.62	3.83	0.01	0.046
SR NL	4	-229.53	3.92	0.01	0.028
PA LA NL	5	-229.51	3.93	0.01	0.037
PA IT NL NN	6	-229.49	3.95	0.01	0.045
PA IT LA SL NL	7	-229.46	3.98	0.01	0.054

PA = Paleodrainage area (log); IT = Isolation time; SR = Shreve value; DA = Drainage area (log);  
LA = Lagoon area (log); SH = Shape index; SL = Salinity; NL = Night light; NN = Non-native species.

**Table S5** Averaged model coefficients and variable relative importance estimated from the model selection table (Table S4). Variables in which the confidence interval included zero were considered not to have an effect. PA = Paleodrainage area (log); IT = Isolation time; SR = Shreve value; DA = Drainage area (log); LA = Lagoon area (log); SH = Shape index; SL = Salinity; NL = Night light; NN = Non-native species.

Variable	N models	Importance ( $\sum wi$ )	Coefficient	95% Confidence interval	
				2.50%	97.50%
B-total					
SR	7	0.94	0.0367	0.0184	0.0550
IT	3	0.36	-0.0176	-0.0391	0.0040
PA	1	0.06	0.0422	0.0206	0.0637
DA	3	0.26	-0.0151	-0.0392	0.0090
LA	1	0.09	0.0020	-0.0158	0.0198
SH	8	1	0.0233	0.0050	0.0415
SL	8	1	-0.0940	-0.1363	-0.0516
NL	6	0.91	-0.0277	-0.0464	-0.0090
NN	1	0.08	0.0014	-0.0345	0.0373
B-turnover					
SR	16	0.43	0.0204	-0.0064	0.0471
IT	29	0.92	-0.0306	-0.0580	-0.0032
PA	4	0.09	0.0011	-0.0353	0.0376
DA	17	0.63	-0.0253	-0.0533	0.0028
LA	16	0.57	0.0225	-0.0031	0.0481
SH	5	0.11	0.0047	-0.0232	0.0327
SL	34	1	-0.1148	-0.1774	-0.0521
NL	8	0.15	-0.0074	-0.0353	0.0204
NN	7	0.19	-0.0254	-0.0792	0.0284
B-nestedness					
SR	2	0.02	0.0114	-0.0066	0.0295
IT	15	0.3	0.0133	-0.0090	0.0357
PA	51	0.95	0.0250	0.0041	0.0459
DA	14	0.17	-0.0058	-0.0273	0.0157
LA	14	0.19	-0.0064	-0.0249	0.0121
SH	33	0.68	0.0169	-0.0014	0.0352
SL	22	0.37	0.0274	-0.0147	0.0694
NN	14	0.2	0.0147	-0.0221	0.0515
NL	33	0.64	-0.0161	-0.0350	0.0028

## Capítulo 2

Este artigo está formatado conforme as normas da revista *Estuarine, Coastal and Shelf Science* para a qual ele será submetido.

### **Effect of land use on fish richness of neotropical coastal lagoons**

Guimarães, T. F. R., Petry, A. C., Becker, F. G. & Hartz, S. M.

#### **Abstract**

Anthropic influences on aquatic systems threaten biodiversity by altering the quality and heterogeneity of these environments. In coastal lagoons, anthropic effects may be even greater due to the strong tendency of human occupation of coastal regions and because they are considered naturally stressful environments due to fluctuating salinity. In this study, we examined the response of fish species richness in 75 neotropics coastal lagoons along a gradient of landscape anthropic modification. We measured the proportion of agriculture and urbanization around each lagoon from 1985 to 2012 and calculated their coefficient of variation (CV) as a measure of the temporal variability and instability of the landscape. Species composition in each lagoon was compiled from literature review and museum records. Total richness was analyzed separately according to different habitat uses by fish: bottom and water column use; littoral, limnetic and littoral + limnetic zone. In general, we observed that fish species richness was negatively related to agriculture and urban cover, and these trends were stronger when the coefficient of variation is considered. In regions where lagoons are under stronger influence from salinity, the interaction between agriculture cover and CV was present in all GLM models. In these regions, bottom species richness and littoral species richness were the most affected. For freshwater lagoons, both agriculture and urban variables were present in the models, and their effects were greater for total and bottom species richness. The fish fauna of freshwater coastal lagoons may be more sensitive to human modification of land cover because they lack a constant external source of incoming individuals and species, in contrast to saline lagoons connected to the sea. However, this apparent resilience of fish species in brackish lagoons must be regarded with caution, since several common estuary-associated marine fish populations are declining worldwide.

**Keywords:** brackish lagoon, freshwater lagoon, fish communities, land use change

## Introduction

Changes in both land cover and use, resulting in habitat fragmentation and loss, are the major responsible for biodiversity reduction (Fahrig, 2003). In freshwater environments, for example, agriculture, urbanization, and overexploitation are the three most threatening anthropic activities to freshwater fishes (Collen et al., 2014). Such alterations reduce both the quality and natural heterogeneity of freshwater habitats (Jennings et al., 2009). But anthropic influence on habitat heterogeneity is somehow difficult to measure, due to cumulative effects, temporal scales and size magnitude effects (Lewin et al., 2013; Olden and Jackson, 2001). Cumulative effects result from several activities occurring on the surroundings of a given water body, such as agriculture, urbanization and removal of natural vegetation (Jennings et al., 1999). Agriculture is one of the most important factors affecting water bodies, because of water extraction, as well as organic and inorganic pollution. In Brazil, irrigation responds for 70% of water consumption (ANA, 2017). Consequently, water bodies are reloaded with water, sediments and agricultural inputs that amplify eutrophication processes (Carey et al., 2013). Domestic and recreational activities are also associated with such inputs, leading to eutrophication, overfishing and introduction of non-native species (Marchetti et al., 2006; Pérez-ruzafa et al., 2019). Moreover, recreational activities may also remove macrophytes and woody structures from the margins, primarily to create sandy beaches or retaining-wall shore constructions in urbanized locations. Vegetation removal, for agriculture or other uses, increases sedimentation and homogenization of the littoral habitat (Jennings et al., 2009). The combination of nutrient input and reduction of habitat structural diversity may influence all aquatic trophic levels, affecting the availability of resources and refuges against predators, factors that have a direct effect on fish distribution as well (Jackson et al., 2001; Jennings et al., 1999; Mehner et al., 2005).

The impacts of anthropic land use may impose environmental filters in aquatic environments that prevent recolonization and reduce species richness (Socolar et al., 2016) of invertebrates (Gutiérrez-Cánovas et al., 2013) and vertebrates (Dustin et al., 2017). For fish, reduction of species richness is expected with both the increase in organic loadings (Pérez-Ruzafa et al., 2007) and urbanization (Dustin et al., 2017). However, due to the high diversity of species, life-history strategies and functional groups, fish may respond differently to changes in the environment (Dala-Corte et al., 2016; Jellyman et al., 2013; Ripple et al., 2017).

The influence of anthropic activities on fish richness has been well documented in the literature (Edge et al., 2017; Lewin et al., 2014; Wang et al., 2000), and these influences in



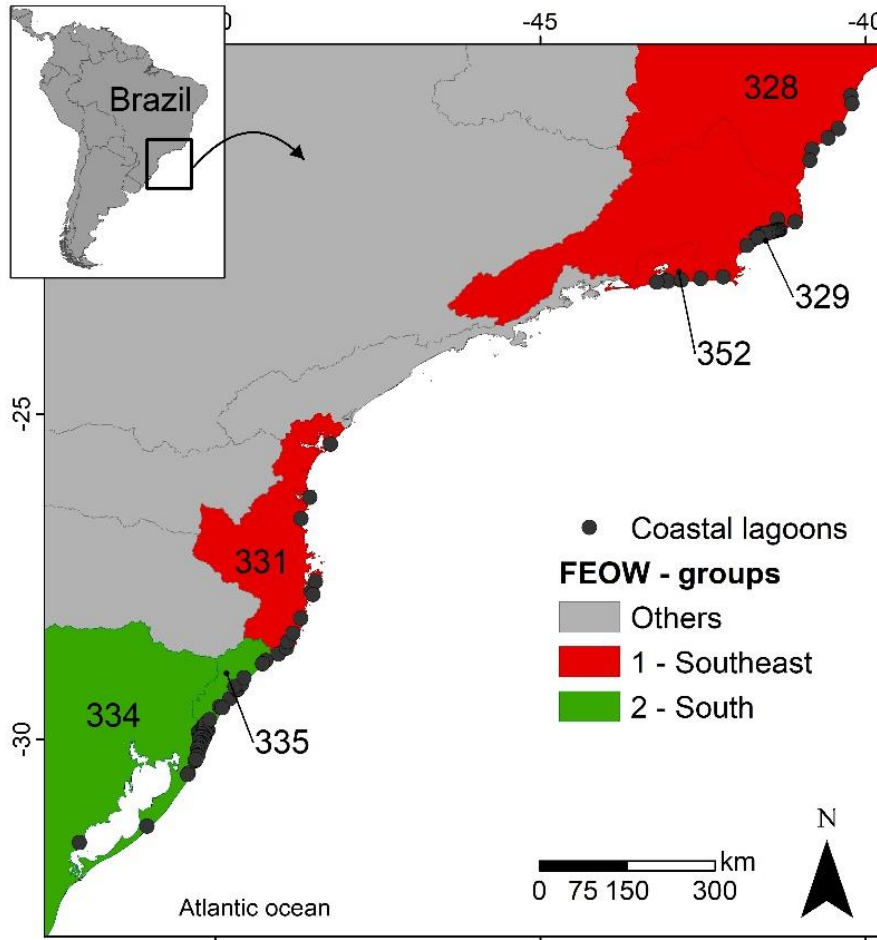
transitional waters such as coastal lagoons and estuaries can be more impactful. The influence of anthropic activities on fish richness has been well documented in the literature (Edge et al., 2017; Lewin et al., 2014; Wang et al., 2000), and these influences in transitional waters such as coastal lagoons and estuaries can be more impactful. By lying across terrestrial, freshwater and marine ecosystems, these ecotones are nursery areas for invertebrates, fish and birds (Amezcuca and Amezcuca-Linares, 2014; Vasconcelos et al., 2011). Coastal lagoons are submitted to strong pressure by human occupancy (Neumann et al., 2015), but the high variability in physical and chemical characteristics may mask this influence, since these environments are naturally stressed by variation in salinity (Pérez-ruzafa et al., 2019).

In this study, we examined the response of fish species richness in coastal lagoons along a gradient of human landscape modification and salinity influences. Firstly, we investigated how the landscape cover surrounding the lagoons is altered by agriculture and urbanization, and whether landscape cover changed in the last 10 years. We accounted for the temporal variability in agriculture and urbanization, due to the delayed response fish may have to land use change (Harding et al., 1998). By assuming that not every species is equally and simultaneously affected by changes in land cover, we hypothesized that time elapsed since changes interferes in the magnitude of land use change effects on fish richness. We predicted that total fish richness should decrease with increasing landscape conversion for anthropic use and that this decrease will be most evident where conversion has been greater and constant over the last 10 years. Additionally, we split species richness into two habitat-use components, namely the vertical (benthic and nektonic species) and the horizontal habitat compartments (littoral, limnetic or both). We expected that benthonic and littoral habitat species richness should be the most affected by landscape conversion. Agriculture and urbanization may have an impact on the environment by decreasing the structure and complexity of littoral habitats (Allan, 2004; Jackson et al., 2001). The impact of irrigated agriculture may be slightly greater, due to the large water volume that is extracted from lagoons, later returning full of nutrients and sediments. Moreover, irrigation can change the limnic characteristics by converting fresh- into brackish water (Loitzenbauer and Bulhões Mendes, 2012). Because all these factors affect the quality and availability of resources to fish communities, we expect that overall species richness will be reduced with increasing human land use, with some species groups more sensitive than others due to their foraging habitat specificity (benthic or nektonic) and lake compartment preference (limnetic and littoral zones).

## Method

### Study area

We studied 75 coastal lagoons across a 14° latitudinal range in the southeastern Brazilian coast (from 18° to 32° S, Fig. 1). Surface area varied greatly, from 0.04 to 219.21 ha, across freshwater (N=47) and brackish (N=28) coastal lagoons, which are mostly shallow waterbodies (maximum depth from 1.5 to 4 m). Herein, we considered as lagoons under saline influence all those that were directly or indirectly, and seasonally or permanently connected with the sea. Lagoons were located in six freshwater ecoregions in Brazil (FEOW, Abell et al., 2008). Species composition, lagoon connectivity and salinity are highly variable across ecoregions. For example, the predominantly freshwater lagoons of the FEOW 335 exhibit high degree of interlacustrine connectivity and fish communities are dominated by freshwater species (Guimarães et al., 2014). Contrastingly, the brackish to hypersaline lagoons of the FEOW 329, fish composition is dominated by marine and estuarine fish species (Di Dario et al., 2013). Because fish data were available for only three lagoons in some FEOWs (FEOW 328, 334 e 352), preventing the use of FEOW as covariables in the statistical analysis, we performed a cluster analysis and identified two main groups of FEOWs that encompass coastal lagoons with similar species pools and which were analyzed in separate models (Appendix S1). For the cluster analysis we used a matrix of species presence per FEOW, after Hellinger standardization, in order to reduce the effect of many zeros. We used Gower's dissimilarity and Ward's clustering method. We used the *silhouette* function from the *cluster* package in R, to identify the best subset groups (Borcard et al., 2018).



**Fig. 1** Study area and location of the coastal lagoons and their respective ecoregions (FEOW – Freshwater Ecoregions of the World). FEOW codes follow Abell et al. (2008).

### Fish species data

Fish occurrence in each coastal lagoon was compiled from an extensive literature review and from museum records available on-line (<http://smlink.cria.org.br/>), in addition to our own database from primary sampling in FEOWs 335, and 329 (Appendix S2). Our data matrix did not include non-native species, lagoons with low number of species (<5), and species sampled before the year 2010. Marine species recorded in only one lagoon were excluded from analysis.

Fish species were allocated to habitat use categories considering (a) preferential foraging habitats in the water column (benthic or nektonic foragers) and (b) preferential lake compartment use (littoral, limnetic or littoral-limnetic zones) (Appendix S2). Species allocation to these categories was performed according to information from FishBase (<http://www.fishbase.org>) and from the author's personal expertise on coastal lagoon fishes.

We used fish data to calculate six measures of species richness: total number of species recorded in each lagoon; benthic species richness, nektonic species richness, limnetic species richness, littoral species richness and littoral-limnetic species richness. To check for sample sufficiency, we used the iNEXT-package in R. The iNEXT provides a function to compute interpolation and extrapolation sampling curves of Hill numbers for sampling-unit-based incidence data (Chao et al., 2014).

### **Pressure factors: agriculture and urbanization**

Agricultural % cover was measured at five buffer sizes (1 to 5 km buffers) for each lagoon. We obtained agriculture data in 2012 from the MapBiomas Project (3.1 collection, Brazilian Land Cover & Use Map Series, accessed on June 27, 2019: <http://mapbiomas.org/>). Because ecological responses to land use change may be delayed (Kuussaari et al., 2009), we also obtained the % agricultural cover for 1985 (the first year with available data), 1990, and from 2000 to 2012 (at two-year intervals).

Artificial night light was used as a proxy for urbanization (i.e. human presence; Ghosh et al., 2010). Data was obtained as a raster data set “nighttime light”, downloaded from the National Center for Environmental Information (NOAA, <https://www.ngdc.noaa.gov/eog/>), which includes urban and rural areas. “Night time light” expresses annual stable light averaged over a year, with brightness digital number ranging from 0 (no artificial light) to 63 (max value at which the sensors get saturated). For each buffer level (1 to 5 km) within the surroundings of each lagoon, we extracted the average brightness digital number in 2012. We standardized the average brightness by its maximum value of 63 (i.e. 100% of human presence) in a given buffer. To assess urbanization change over time, we obtained annual night-light values in a 12-year interval (from 2000 to 2012) for each of the five buffers levels. Agricultural % cover and urbanization (night light data) were obtained for 2012 because the fish species data included only records from the 2010 to present, and 2012 year was the average year in which species were recorded.

We obtained agriculture and urbanization data for the five buffer levels, because the spatial extent at which environmental changes are measured can affect the detection of species-landscape relationships. As a consequence, it was important to analyze ecological responses at multiple scales for identifying the scale with the highest effect (Jackson and Fahrig, 2015). The % agriculture cover and night light were both arcsine-square-root transformed prior to analyses. We measured the temporal variability in agriculture and urbanization using the coefficient of variation ( $CV = \sqrt{S^2/\bar{X}}$ , where  $S^2$  and  $\bar{X}$  are the variance and mean, respectively). The CV

represents a measure of landscape instability over time, ie how much its coverage ratio has varied over the analyzed period. We created the lagoon buffers and used them to extract agriculture and night light data in ArcGis 10.4 (ESRI, 2016).

In summary, we obtained four predictor variables: (i) % agricultural cover, (ii) % urbanization (night light), (iii) temporal coefficient of variation for agriculture cover (CVAgr), and (iv) temporal coefficient of variation for urbanization (CVUrb).

## **Data analysis**

We performed generalized linear models (GLMs) to test the effects of agriculture and urbanization on fish richness. We assumed a negative-binomial error distribution in order to avoid overdispersion. Firstly, we established a full model with all predictor variables, including the interaction between 2012 % cover (agriculture and urbanization) and their respective coefficients of variation. We treated each spatial scale (buffer size) separately in different models. To identify the scale at which landscape effects had the greatest outcome on fish richness, we calculated the percentage of explained deviance, that is, the deviance explained by the full model compared with the deviance explained by the null model (which included only the intercept). We defined the scale of best effect as the one with the highest percentage of explained deviance. Predictor variables were all independent (variance inflation factors, VIF < 3) (Dormann et al., 2013). Secondly, after identifying the effect scale, we constructed a full model with the four predictive variables and their interactions. Since fish richness in coastal lagoons is highly influenced by area (Guimarães et al., 2014), we included lagoon area in all models. We simplified the models by individually excluding predictors that had the highest p-values; after each exclusion, we generated a new model, repeating this procedure until only significant predictors remain ( $p < 0.05$ ). We then selected the best model for each response variable by comparing the AIC of the candidate models with the null model (containing only the intercept). The model with smaller AIC was considered the best one. We used the MASS package (Venables and Ripley, 2002) to generate the GLM models and function AICtab() of the bbmle package (Bolker and R Core Team, 2017) to select the best model. All data analyses were performed with R software (R Core Team, 2019).

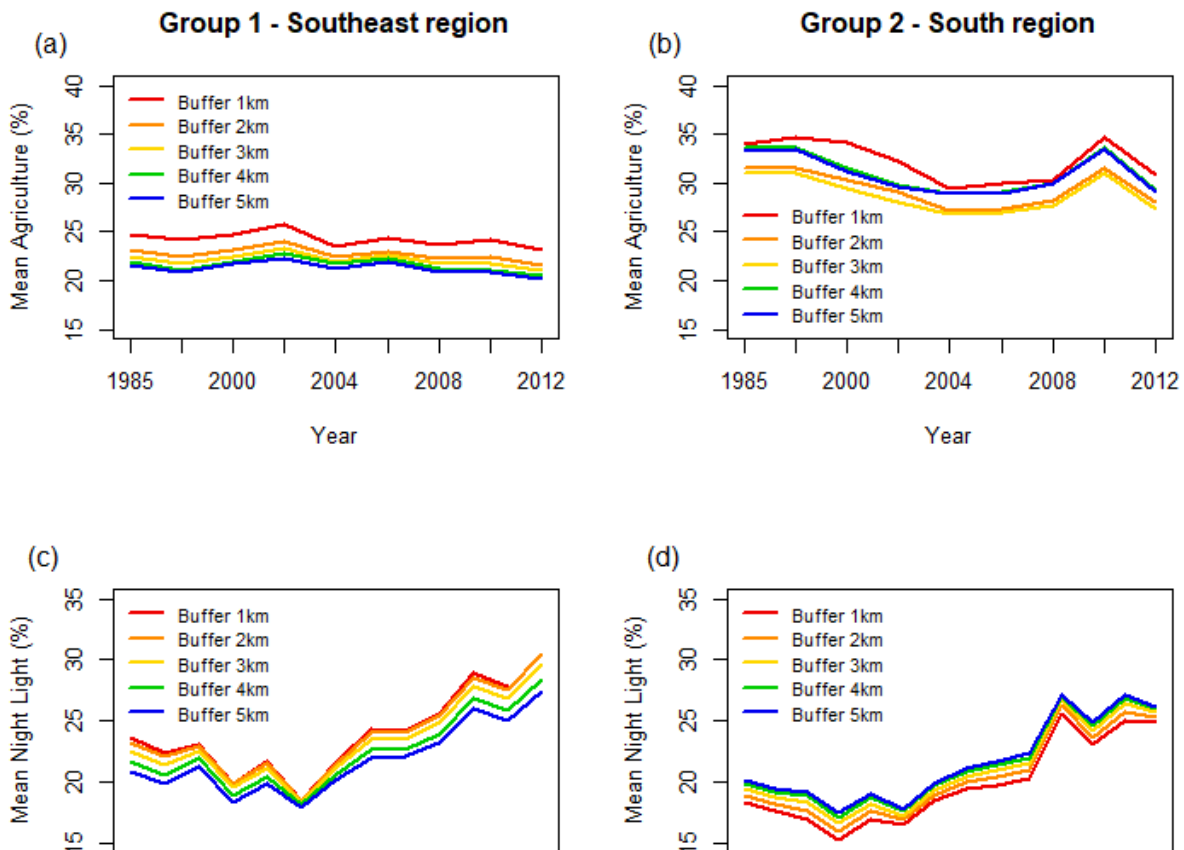
## **Results**

### **Land use patterns around lagoons**

In general, land use (agriculture and urbanization) around the studied lagoons was consistent both between scales (buffer sizes) and through the years (Fig. 2, Table 1). Values of

% agricultural cover in a given year were very similar between buffer sizes (typically less than 5%) and temporal variation in %cover was highly congruent among all buffer sizes. Also, there is a notable increase in urbanization (night light) between 2005 and 2012 (Fig. 2b, d).

There are, however, differences in land use patterns between Group 1 and Group 2. Coastal lagoons of Group 1 (Southeast region) are located in landscapes higher proportion of urban (ca. 27 to 31%) than agricultural cover (ca. 21 a 23%) (2012 values; Fig. 2a, c). Twenty-three out of the 26 lagoons of this group presented some degree of salinity. On the other hand, lagoons of Group 2 (South region) are embedded in more agricultural landscapes (ca. 27 to 31 % agricultural cover in 2012), with a smaller proportion of urban cover (ca. 24 to 27 mean % cover; Fig. 2 b, d). Group 2 lagoons are predominantly freshwater, with only five out the 49 lagoons with some degree of salinity. In Group 1, urbanization (night light) is higher next to the lagoons (higher values in the 1 km buffer), while in Group 2 it is higher at the 5-km buffer, suggesting human occupation tends to be farther from the lagoons (Fig. 2d).



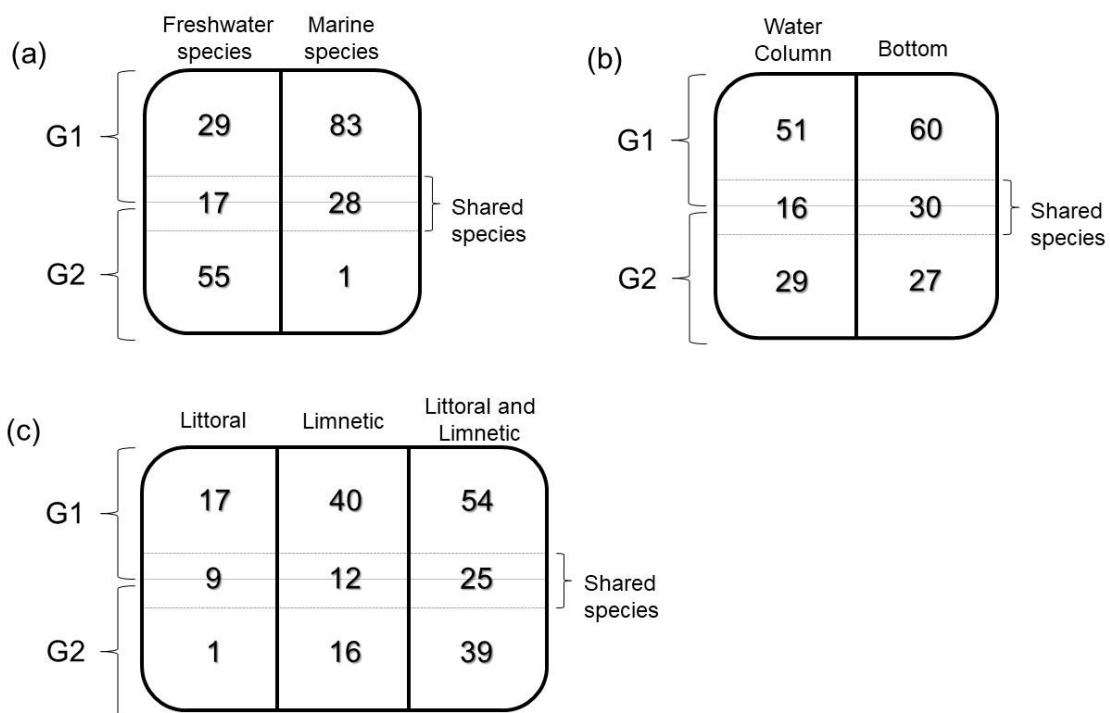
**Fig. 2** Agricultural and urban (night light) cover (%) around coastal lagoons across five spatial scales and two lagoon groups, Group 1 (a) and Group 2 (b). Mean urbanization cover for group 1 (c) and to group 2 (d). See the definitions of groups 1 and 2 in Methods.

**Table 1** Descriptive statistics (minimum (Min), maximum (Max) and mean (Mean) values) of the predictive variables for the five spatial scales considered in this study (buffers from 1 to 5 km surrounding each of the 75 coastal lagoons). CVAgr = coefficient of variation of % agriculture cover. CVUrb = coefficient of variation of % urban cover (based on night light intensity). For definitions of Groups 1 and 2, see Methods.

	1 km buffer			2 km buffer			3 km buffer			4 km buffer			5 km buffer		
	Min	Max	Mean	Min	Max	Mean	Min	Max	Mean	Min	Max	Mean	Min	Max	Mean
<b>Group 1</b>															
% Agriculture cover	8.61	51.22	23.15	8.77	49.53	21.55	8.49	48.02	21.09	8.89	45.86	20.55	9.29	44.25	20.12
% Urban cover	4.61	74.80	30.66	4.95	72.61	30.42	5.40	67.44	29.57	5.30	62.42	28.39	5.21	57.46	27.32
CV %Agr	0.03	0.47	0.15	0.03	0.32	0.13	0.03	0.30	0.12	0.03	0.27	0.11	0.03	0.24	0.10
CV %Urb	0.10	0.29	0.19	0.10	0.26	0.17	0.09	0.27	0.16	0.08	0.26	0.15	0.08	0.25	0.15
<b>Group2</b>															
% Agriculture cover	16.39	51.49	30.82	17.51	44.80	28.05	18.58	43.34	27.42	18.52	44.64	29.31	18.37	45.24	29.10
% Urban cover	4.02	74.62	24.97	4.16	68.65	25.68	4.44	61.78	26.35	4.69	55.03	26.86	4.87	47.57	27.07
CV Agr	0.05	0.32	0.18	0.06	0.33	0.17	0.04	0.25	0.16	0.04	0.23	0.16	0.03	0.22	0.15
CV Urb	0.10	0.35	0.22	0.10	0.31	0.21	0.10	0.33	0.19	0.10	0.27	0.18	0.08	0.28	0.17

### Fish communities

We recorded 213 fish species (54 families and 21 orders, Table S1), of which 112 are marine and 101 freshwater species (Fig. 3a). Total richness per lagoon ranged from 5 to 76 (mean = 26, sd= 21) in Group 1 and from 5 to 48 (mean = 21, sd = 11) in Group 2. These differences in local richness accounted for a higher number in species in Group 1 (157 species), compared to Group 2 (103 species) (Fig. 3a). Regarding vertical habitat use, 96 species preferentially use the water column and 117 the bottom stratum (Fig. 3b). Most species are widely distributed across the horizontal compartment of the lagoons (114 species, littoral + limnetic zone), 71 species are more typically limnetic and 28 species preferentially occur in the littoral zones (Fig. 3c).



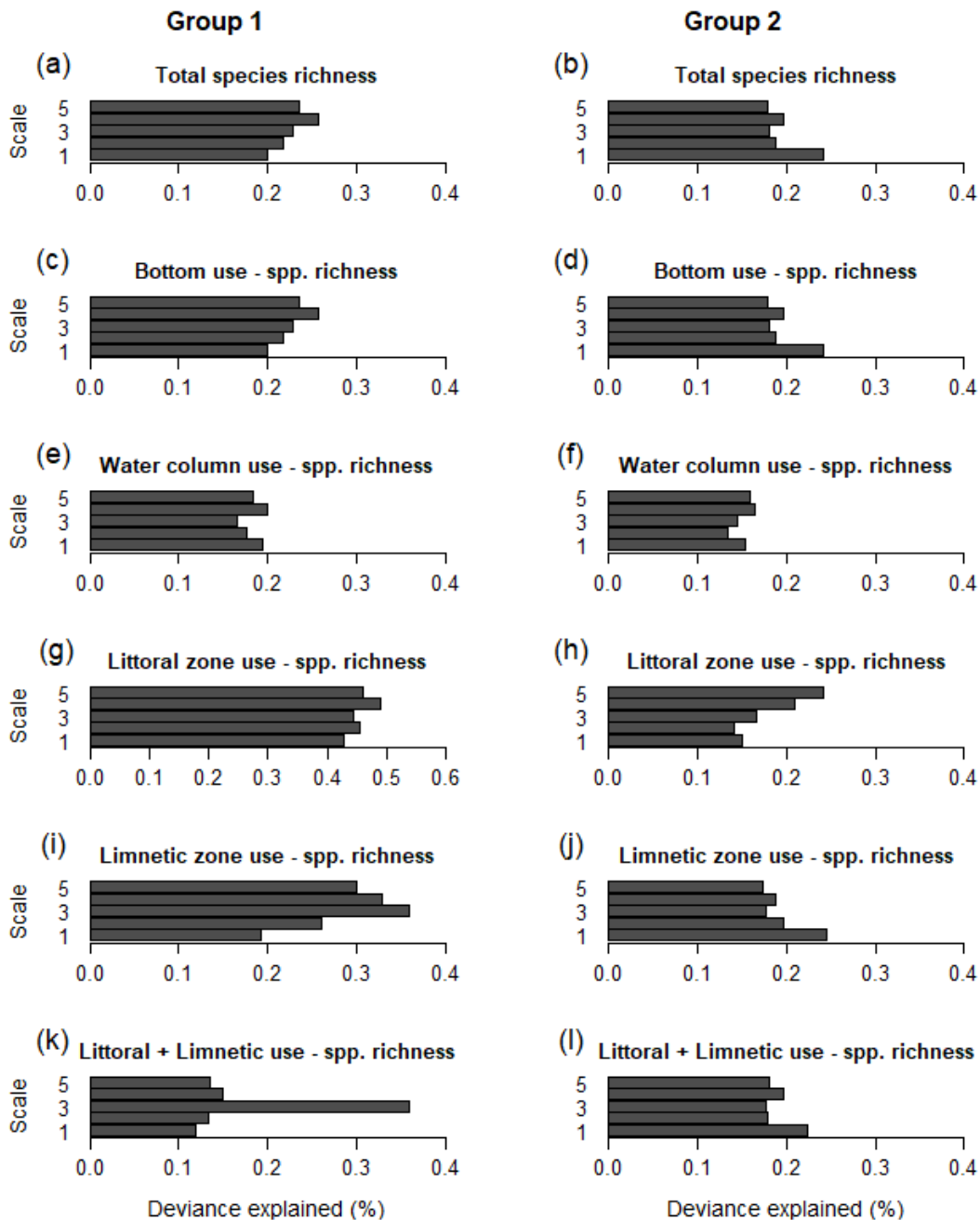
**Fig. 3** Diagram showing the total number of species per group, discriminating freshwater species and marine species (a), vertical habitat use (b) and horizontal habitat use (c). The central portion of the diagram shows the number of species shared between two groups. G1 = group 1 (Southeast region), G2 = group 2 (South region).

### Spatial scale of land use effect

The 4-km buffer captured the largest effect on fish richness in Group 1 (Fig. 4a, c, e, g). However, except for the horizontal compartment, for which the 3-km buffer had the larger effect (Fig. 4 k, i). In lagoons of Group 2, the 1-km buffer presented the largest effect on most richness measures (total, bottom, limnetic, and littoral + limnetic species richness (Fig. 4 b, d, j,



l), except richness of water-column and littoral species, for which the 4-km and 5-km buffers were the best scale (Fig. 4 d, h), respectively. In general, these results indicate that in Group 1, the spatial extent where of land use has stronger effects on lagoon fish species richness is larger than in Group 2, where species richness is mostly influenced by immediately adjacent landscape modification.



**Fig. 4** Percentage of deviance explained by complete models of species richness, considering different spatial scales (buffers of 1, 2, 3, 4 and 5 km) for measuring land use in the landscapes of the 75 coastal lagoons. Predictor variables were current (2012) % cover and CV % cover of agriculture and urbanization (night light). Group 1 represents coastal lagoons in Southeast region and Group 2, coastal lagoons in South region.

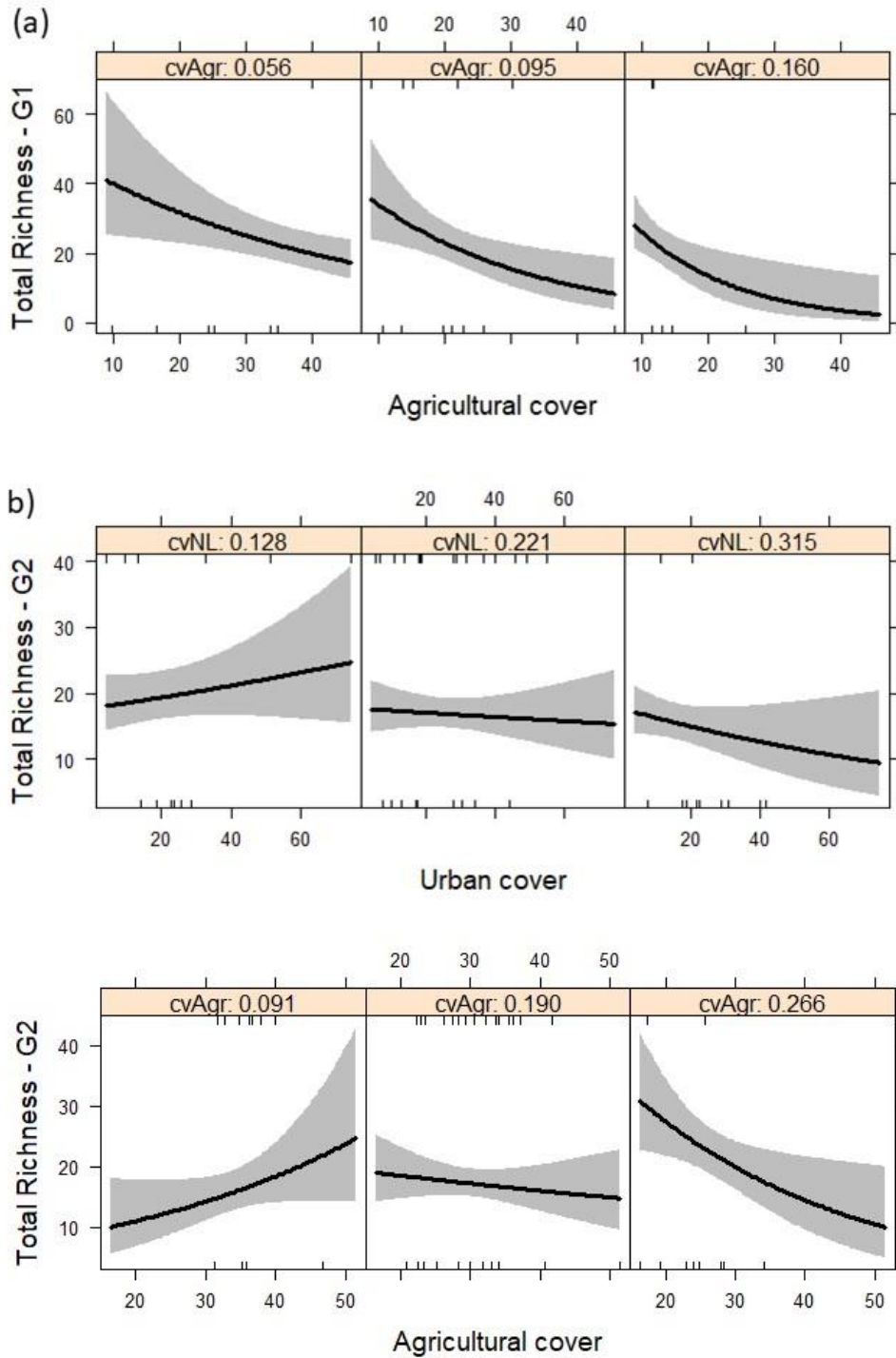
### **Models that best explain the variation in species richness**

In general, fish species richness was negatively related to agriculture and urban land use and this trend was stronger when temporal scale is considered. For coastal lagoons of Group 1, species richness decreased with increasing agricultural cover, especially in regions presenting higher variation over time (Fig. 5). Benthic and nektonic species (bottom and water-column species, respectively) were equally affected by the interaction between current agricultural cover and variation in agricultural cover. Our models included only the interaction between current agricultural cover and CVAgr, predicting a decrease in species richness with an increase of these variables (Table 2). Along the horizontal compartment, species richness decreases with the increase of agriculture and urbanization. In this sense, littoral zone species seem to be the most affected ones (explained deviance value of 0.59; see estimate coefficients in Table 2). Littoral species richness was explained by CVUrb and by the interaction between urban cover variables, besides having interaction between current agricultural cover and CVAgr. Although CVUrb has a negative effect on species richness (estimate coefficient = -6.64), when it interacts with current urban coverage it has a positive effect (estimate coefficient = 0.15). Limnetic zone species were affected by current agricultural cover and CVAgr individually. Similarly, littoral-limnetic species were also affected by current agricultural cover, but both with very low estimate coefficients (-0.05 and -0.03, respectively).

For coastal lagoons of Group 2, species richness was negatively affected by the interaction between current cover and its variation for both agriculture and urbanization. However, when considered individually, these factors have a weak but positive effect, except for CVAgr (Table 2). This means that species richness tends not to change with % land cover at low or intermediate levels of temporal variation (CV). But in areas with higher CV, species richness tends to decrease with increasing agriculture and urbanization, being much higher in agricultural landscapes (Fig. 5b). In Group 2, species richness according vertical habitat use was the most affected by land use. GLM model for benthic species richness included the same predictive variables and relationships than the total richness model, but with a slightly larger explained deviation (0.52 for total richness and 0.55 for benthic species). On the other hand, in the GLM model for nektonic species we observed opposite relations. Richness of nektonic species tended to decrease with increasing agriculture and urban coverage, and in regions with large agricultural conversion and less variable cover over time (low CVAgr), the effect tends to be stronger. Regarding horizontal habitat use, the species richness was affected only by agriculture, being negatively related to CVAgr, especially in regions with greater current conversion (Table 2).

**Table 2** Results of GLM models of fish species richness in coastal lagoons of Group 1 and Group 2. Predictor variable estimate coefficient (Coef), standard error (std error), significance (p), and percentage of explained deviance (E.D.). Agri = current agricultural % cover, CVAgr = coefficient of variation in % agricultural cover, Urb = current % urban cover, CVUrb = coefficient of variation in % urban cover.

Richness	Variables	Coef	Std error	p	E.D.
<b>Group 1</b>					
Total	Agri:CVAgr	-0.412	0.157	0.008	0.41
Bottom	Agri:CVAgr	-0.439	0.152	0.004	0.45
Water column	Agri:CVAgr	-0.361	0.193	0.061	0.31
Littoral zone	CVUrb	-6.643	3.242	0.040	0.59
	Urb:CVUrb	0.147	0.058	0.012	
	Agri:CVAgr	-0.407	0.193	0.035	
Limnetic zone	Agri	-0.048	0.024	0.043	0.41
	CVAgr	-14.551	4.681	0.002	
Littoral and limnetic zone	Agri	-0.026	0.013	0.042	0.31
<b>Group 2</b>					
Total	Urb	0.013	0.007	0.055	0.52
	Agri	0.056	0.025	0.025	
	CVAgr	11.838	3.846	0.002	
	Urb:CVUrb	-0.069	0.034	0.044	
	Agri2:CVAgr	-0.330	0.121	0.006	
Bottom use	Urb	0.016	0.006	0.006	0.55
	Agri	0.069	0.022	0.002	
	CVAgr	12.598	3.352	0.0002	
	Urb:CVUrb	-0.081	0.030	0.008	
	Agri:CVAgr	-0.358	0.104	0.001	
Water column	Urb	-0.014	0.006	0.030	0.38
	Agri	-0.038	0.015	0.010	
	Agri:CVAgr	0.109	0.064	0.088	
Littoral zone	Agri:CVAgr	-0.303	0.177	0.086	0.24
Limnetic zone	Agri	0.051	0.028	0.068	0.39
	CVAgr	11.073	4.371	0.011	
	Agri:CVAgr	-0.334	0.138	0.015	
Littoral and limnetic zone	CVAgr	4.376	1.338	0.001	0.45
	Agri:CVAgr	-0.092	0.049	0.064	



**Fig. 5** GLM plots showing the predicted effect of interaction between variables on total fish species richness in Group 1 of the lagoons (a), and Group 2 (b). CVUrb = coefficient of variation of urban, coefficient of variation of agriculture (CVAgr). Shading indicates 95% confidence limits for the fitted relationship. The boxes represent the relationship between species richness and agriculture or urban cover in lagoons with low, intermediate and high CV values.

## Discussion

Our results evidenced that anthropic land use decreases fish richness in neotropical coastal lagoons, and that the magnitude of this effect is dependent on the region (Groups 1 and 2) where lagoons are located. The expectation that lagoons presenting higher anthropic influence over time would have fewer species was only partially confirmed, being more evident in regions where conversion to agricultural and urban use varied over short and recent time, irrespective of the group. For Group 1 lagoons (Southeast region), the interaction between current agricultural cover and CVAgr was important in explaining the variation in species richness, whereas in Group 2 (South region), the interactions among the variables of both agriculture and urban cover were important. Also, the effect of land use in Group 2 was larger in lagoons embedded in landscapes with higher temporal variation in agricultural and urban cover (coefficient of variation). Such results are consistent with Araújo et al. (2017), where changes in species richness over an urban gradient were much stronger in low-salinity compared to brackish sites. This lack of relationship we observed between urban and species richness in lagoons of Group 1 might be at least partially explained by marine species inflating local richness (Fig. 3**Error! Reference source not found.**a), since most of these lagoons are under higher influence of marine waters due to sandbar openings to reduce wetted area of urban lagoons in rainy years (Camara et al., 2018). In these urban brackish lagoons, salinity varies throughout the year and may be similar to sea water during sand bar openings. Therefore, salinity plays a key role of species composition in the structuring of those assemblages, which are composed by a larger number of species, some of them from marine origin (Franco et al., 2019). In this context, the relationship between urbanization and total richness in lagoons of Group 2, where freshwater species predominate is much more relevant since, differently from Group 1, these lagoons lack a major and constant source of species, represented by the sea.

Although the studied lagoons are shallow waterbodies (maximum depth of 4 m), fish species have distinct behaviors in using the vertical and horizontal spatial dimensions of their habitats (benthic and nektonic; limnetic and littoral), and we wanted to test whether this would result in different sensitivity to land use around the lagoons. As we expected, benthic and littoral species were the most affected in Group 1. For Group 2, species that use both the littoral and the limnetic zones were also affected, but estimated coefficients were similar to those of the littoral and limnetic zones (Table 2). In general, irrespective of regional Groups, species richness was best predicted by agriculture variables, which were included in all predictive models (Table 2). Even though average agricultural cover for Group 1 was relatively constant over the study time, in some lagoons it underwent relevant changes (Table 1). Agriculture may have larger effects on freshwater lagoons, where recolonization is dependent from other populations inside

the same drainage (hydrographic basin), so that input of individuals and species is not as constant as in saline lagoons connected to the sea. In freshwater lagoons, therefore, the loss of one species will hardly be replaced.

In Group 2, agricultural cover varied annually, with increases and decreases in % cover. Such fluctuations reflect largely the dynamics of rice cultivation in southern Brazil, which responds to 70% of the overall national production (MAPA, 2017) and is characterized by extensive periods of irrigation and shorter fallow periods (years). In 2012, the harvest area of rice encompassed 136,000 ha in south Brazil (Instituto Rio Grandense de Arroz - IRGA, available at <https://irga.rs.gov.br/safras-2>, accessed on October 16<sup>th</sup>, 2019), an area partially overlapped with that belonging to the Group 2. Although we expected a negative effect of agriculture on fish communities, CVAgr was positively associated with species richness when analyzed individually within Group 2 (Table 2). In some smaller and shallower lagoons, there is no typical limnetic zone, and the whole lake area resembles “a littoral zone”, with widespread distribution of aquatic macrophytes. In this situation, agricultural activity possibly affects edge-located macrophytes more strongly than macrophyte stands farther from the lagoon edges, which then provide sufficient resources and habitat diversity for fish species (Lewin et al., 2014). Also, the presence of macrophytes may soften the sedimentation effect and maintain structured habitat for species (Jennings et al., 1999). However, when taking into consideration the interaction between CVAgr with current agriculture coverage, there has been a decrease in species richness whenever the proportion of agriculture coverage and CV increased. This means that in large areas that were recently converted (higher CV) the negative effect of agriculture is more pronounced.

As for urbanization, the CVUrb had higher effect on littoral species richness in Group 1. Increased urbanization may be responsible for the elimination of littoral habitat by the conversion of vegetated areas into sand beaches and /or by the presence of water-retaining walls (Jennings et al., 1999). Even though being significant to explain variation in species richness for Group 2, urbanization had very low estimated coefficients (Table 1). If we look at the urbanization cover over a time frame (Fig. 2d), we observe a significant increase of night light especially after 2005 in lagoons of the Group 2. Thus, our results showed that an increase in urbanization affects negatively fish richness, and this effect can be detected within a few years.

The mechanisms by which agriculture and urbanization affect fish communities might be difficult to determine, since the effects are mostly cumulative and differ in magnitude. Despite having confounding effects due to their overlapped influences, both urban and agriculture land cover are the main responsible for environmental changes, especially across littoral environments (Jennings et al., 2009, 1999; Lewin et al., 2014). Such anthropic alterations

add environmental filters which prevent species colonization or establishment, and even constrain species dispersal among hydrologically connected lagoons (Di Dario et al., 2013; Guimarães et al., 2014). In other words, by reducing environmental quality, both urban and agriculture land cover can exclude intolerant species or fish with low dispersal capacity due to poor environmental conditions and isolation. In addition, urbanization and agriculture might be considered as point and diffuse sources of pollution (Whitney et al., 2019). Diffuse pollution occurs mainly by surface runoff, agricultural inputs, as well as organic and inorganic pollutants, which are especially more important than water abstraction in the brackish-to saline lagoons, since they are unsuitable for irrigation. Irrigated agriculture, in turn, can be more impactful by the large volume of water diverted from freshwater lagoons, which may be afterwards loaded with sediments and agricultural inputs drained to the same lagoon or even to other waterbodies. Thus, the irrigation channels are point sources of disturbance. Bazin et al. (2014), studying an estuary from Spain found that the presence of irrigation and drainage channels within crop lands constituted an additional physical source of disturbance on phytoplankton. Moreover, agriculture may contribute to freshwater salinization through the input of minerals, changing water chemistry and increasing dissolved salts in freshwater (Kaushal et al., 2018). These effects are more intense in coastal regions because they may change the concentrations and dynamic of salinity in lagoons (Loitzenbauer and Bulhões Mendes, 2012). Agriculture has been shown to decrease riparian forest cover and to affect in-stream environmental conditions, producing changes in fish species composition and diversity (Dala-Corte et al., 2016; Edge et al., 2017). These environmental modifications in the riparian forest increase light incidence, allowing macrophytes to proliferate increasing vertical habitat structure but decreasing benthic habitat quality and heterogeneity (Dala-Corte et al., 2016).

The studied lagoons are embedded in Quaternary plains that experienced the first and more drastic deforestation and subsequent changes in land cover after European colonization, more than 200 years ago (Dean, 1995). Therefore, even though most of these coastal lagoons are under the domain of the Atlantic Forest biome, aquatic macrophytes are the most prevalent components of vegetation. Because aquatic macrophytes respond positively to eutrophication, agricultural runoff may produce heterogeneity in the littoral zone, what could explain the increase in total richness we observed in Group 2. Thus, as observed by Dala-Corte et al. (2016), we found an positive relation between fish species richness and agricultural cover. However, this increase in total richness in Group 2, depends on the interaction between agriculture cover and CVAgr, that is, it occurs in landscapes where agriculture cover is relatively constant over time (Fig. 5**Error! Reference source not found.**b, the interaction between agriculture cover and CVAgr > 0.1). Other studies, as Wang et al. (2000), found species richness to increase with

increasing agricultural influence. But they related this result with the low levels of urbanization, that is, the positive effect of agriculture was associated with lower urbanization. However, our results did not hold this tendency. At least two non-mutually exclusive hypothesis might be involved; (i) we did not find a significant relationship between agriculture and urbanization, and/or (ii) the negative effects of these anthropogenic factors over fish communities are independent. In summary, land use pressure factors may have different magnitudes of effects on fish species richness, depending on the regional setting and on the particular habitat guild.

There are several determinants for fish richness in coastal lagoons, including lagoon area, connectivity, position relative to the coastline (Di Dario et al., 2013; Guimarães et al., 2014; Pérez-Ruzafa et al., 2007; Petry et al., 2016). By emphasizing a short temporal variability of anthropogenic pressure factors, as agriculture and urbanization, this study adds information on the factors structuring the fish communities over a large coastal extension on the neotropics (six freshwater ecoregions, FEOWs, Fig. 1). In coastal lagoons, salinity acts as a natural filter, selecting euryhaline species and causing stress to stenohaline species, filtering them out. Anthropogenic addition of new environmental filters may threaten species with additional physiological restrictions. According to our results, fishes of freshwater coastal lagoons may be more sensitive to anthropic-derived pressures because they don't have a constant external source of species like the sea. However, this apparent resilience of brackish lagoons must be regarded with caution, since there is documented decreasing in population size of several common estuary-associated fishes elsewhere (Haimovici and Cardoso, 2017; Mérigot et al., 2017; Whitfield et al., 2018). In addition, other mechanisms by which urbanization can affect the lagoon fish communities are, for example, microplastics ingestion by fish (Rodrigues et al., 2019) and the influence of night light on fish behavior, which ultimately may interfere in habitat selection and predator-prey dynamics (Zapata et al., 2019). Thus, the effect of anthropic land-use on fish richness in coastal lagoons tends to decrease the biodiversity in these naturally stressful ecosystems which are undergoing increasing pressure from human occupancy, water demand and climate change. We reinforce with the compiled data of 213 fish species that the coastal lagoons house an important fraction of the neotropical biodiversity, and therefore they must be continuously monitored. As a consequence, public policies must be implemented in order to control the effects of degradation, as well as to prevent the ecosystem from collapsing.



## Acknowledgements

We thank PPG-Ecologia UFRGS and Nupem-UFRJ for logistical support. This study was financed in part by the Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) -Finance Code 001. SMH received research grant from CNPq (process 305549/2018-9).

## References

- Abell, R., Thieme, M.L., Revenga, C., Bryer, M., Kottelat, M., Bogutskaya, N., Coad, B., Mandrak, N., Balderas, S.C., Bussing, W., Stiassny, M.L.J., Skelton, P., Allen, G.R., Unmack, P., Naseka, A., Ng, R., Sindorf, N., Robertson, J., Armijo, E., Higgins, J. V, Heibel, T.J., Wikramanayake, E., López, H.L., Reis, R.E., Lundberg, J.G., Pérez, M.H.S., Petry, P., 2008. Freshwater Ecoregions of the World : A New Map of Biogeographic Units for Freshwater Biodiversity Conservation. *Bioscience* 58, 403–414.
- Allan, J.D., 2004. LANDSCAPES AND RIVERSCAPES: The Influence of Land Use on Stream Ecosystems. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 35, 257–284.  
<https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.35.120202.110122>
- Amezcuca, F., Amezcuca-Linares, F., 2014. Seasonal changes of fish assemblages in a subtropical lagoon in the SE Gulf of California. *ScientificWorldJournal*. 1–15.  
<https://doi.org/10.1155/2014/968902>
- ANA, A.N. de Á., 2017. Conjuntura dos recursos hídricos no Brasil 2017: relatório pleno/Agência Nacional de Águas. ANA, Brasília.  
<https://doi.org/10.7868/s0016675817100046>
- Araújo, F.G., Pinto, S.M., Neves, L.M., de Azevedo, M.C.C., 2017. Inter-annual changes in fish communities of a tropical bay in southeastern Brazil: What can be inferred from anthropogenic activities? *Mar. Pollut. Bull.* 114, 102–113.  
<https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2016.08.063>
- Bazin, P., Jouenne, F., Deton-Cabanillas, A.F., Pérez-Ruzafa, Á., Véron, B., 2014. Complex patterns in phytoplankton and microeukaryote diversity along the estuarine continuum. *Hydrobiologia* 726, 155–178. <https://doi.org/10.1007/s10750-013-1761-9>
- Bolker, B., Core Team, R.D., 2017. *bbmle: Tools for General Maximum Likelihood Estimation*. R package version 1.0.20.
- Borcard, D., Gillet, F., Legendre, P., 2018. *Numerical Ecology with R*, Springer. Springer

International Publishing. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-71404-2>

Camara, E.M., Caramaschi, É.P., Di Dario, F., Petry, A.C., 2018. Short-Term Changes in Two Tropical Coastal Lagoons: Effects of Sandbar Openings on Fish Assemblages. *J. Coast. Res.* 341, 90–105. <https://doi.org/10.2112/JCOASTRES-D-16-00026.1>

Carey, R.O., Hochmuth, G.J., Martinez, C.J., Boyer, T.H., Dukes, M.D., Toor, G.S., Cisar, J.L., 2013. Evaluating nutrient impacts in urban watersheds: challenges and research opportunities. *Environ. Pollut.* 173, 138–49. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2012.10.004>

Chao, A., Gotelli, N.J., Hsieh, T.C., Sander, E.L., Ma, K.H., Colwell, R.K., Ellison, A.M., 2014. Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: A framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecol. Monogr.* 84, 45–67. <https://doi.org/10.1890/13-0133.1>

Collen, B., Whitton, F., Dyer, E.E., Baillie, J.E.M., Cumberlidge, N., Darwall, W.R.T., Pollock, C., Richman, N.I., Soulsby, A.-M., Böhm, M., 2014. Global patterns of freshwater species diversity, threat and endemism. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 23, 40–51. <https://doi.org/10.1111/geb.12096>

Core Team, R.D., 2019. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing.

Dala-Corte, R.B., Giam, X., Olden, J.D., Becker, F.G., Guimar??es, T. de F., Melo, A.S., 2016. Revealing the pathways by which agricultural land-use affects stream fish communities in South Brazilian grasslands. *Freshw. Biol.* 61, 1921–1934. <https://doi.org/10.1111/fwb.12825>

Dean, W., 1995. *With broadax and firebrand: the destruction of the brazilian Atlantic Forest*, University. ed. Berkeley.

Di Dario, F., Petry, A.C., Pereira, M.M.D.S., Mincarone, M.M., Agostinho, L.S., Camara, E.M., Caramaschi, É.P., Britto, M.R. De, 2013. An update on the fish composition (Teleostei) of the coastal lagoons of the Restinga de Jurubatiba National Park and the Imboassica Lagoon, northern Rio de Janeiro State. *Acta Limnol. Bras.* 25, 257–278.

Dormann, C.F., Elith, J., Bacher, S., Buchmann, C., Carl, G., Carré, G., Marquéz, J.R.G., Gruber, B., Lafourcade, B., Leitão, P.J., Münkemüller, T., Mcclean, C., Osborne, P.E., Reineking, B., Schröder, B., Skidmore, A.K., Zurell, D., Lautenbach, S., 2013. Collinearity: A review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography*

- (Cop.). 36, 027–046. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2012.07348.x>
- Dustin, D.L., Vondracek, B., Dustin, D.L., 2017. Nearshore Habitat and Fish Assemblages along a Gradient of Shoreline Development. *North Am. J. Fish. Manag.* 37, 432–444. <https://doi.org/10.1080/02755947.2017.1280567>
- Edge, C.B., Fortin, M.-J., Jackson, D.A., Lawrie, D., Stanfield, L., Shrestha, N., 2017. Habitat alteration and habitat fragmentation differentially affect beta diversity of stream fish communities. *Landsc. Ecol.* 32, 647–662. <https://doi.org/10.1007/s10980-016-0472-9>
- ESRI, 2016. ArcGis Desktop v.10.4.
- Fahrig, L., 2003. Effects of Habitat Fragmentation on Biodiversity. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 34, 487–515. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132419>
- Franco, T.P., Neves, L.M., Araújo, F.G., 2019. Better with more or less salt? The association of fish assemblages in coastal lagoons with different salinity ranges. *Hydrobiologia* 828, 83–100. <https://doi.org/10.1007/s10750-018-3804-8>
- Ghosh, T., Powell, R.L., Elvidge, C.D., Baugh, K., Sutton, P.C., 2010. Shedding Light on the Global Distribution of Economic Activity. *Open Geogr. J.* 3, 147–160. <https://doi.org/10.2174/1874923201003010147>
- Guimarães, T.D.F.R., Hartz, S.M., Becker, F.G., 2014. Lake connectivity and fish species richness in southern Brazilian coastal lakes. *Hydrobiologia* 740, 207–217. <https://doi.org/10.1007/s10750-014-1954-x>
- Gutiérrez-Cánovas, C., Millán, A., Velasco, J., Vaughan, I.P., Ormerod, S.J., 2013. Contrasting effects of natural and anthropogenic stressors on beta diversity in river organisms. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 22, 796–805. <https://doi.org/10.1111/geb.12060>
- Haimovici, M., Cardoso, L.G., 2017. Long-term changes in the fisheries in the Patos Lagoon estuary and adjacent coastal waters in Southern Brazil. *Mar. Biol. Res.* 13, 135–150. <https://doi.org/10.1080/17451000.2016.1228978>
- Harding, J.S., Benfield, E.F., Bolstad, P. V., Helfman, G.S., Jones, E.B.D., 1998. Stream biodiversity: The ghost of land use past. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 95, 14843–14847. <https://doi.org/10.1073/pnas.95.25.14843>
- Jackson, D. a, Peres-Neto, P.R., Olden, J.D., 2001. What controls who is where in freshwater fish communities – the roles of biotic, abiotic, and spatial factors. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*

- 58, 157–170. <https://doi.org/10.1139/f00-239>
- Jackson, H.B., Fahrig, L., 2015. Are ecologists conducting research at the optimal scale? *Glob. Ecol. Biogeogr.* 24, 52–63. <https://doi.org/10.1111/geb.12233>
- Jellyman, P.G., Booker, D.J., McIntosh, A.R., 2013. Quantifying the direct and indirect effects of flow-related disturbance on stream fish assemblages. *Freshw. Biol.* 58, 2614–2631. <https://doi.org/10.1111/fwb.12238>
- Jennings, M.J., Bozek, M.A., Hatzenbeler, G.R., Emmons, E.E., Staggs, M.D., 1999. Cumulative Effects of Incremental Shoreline Habitat Modification on Fish Assemblages in North Temperate Lakes. *North Am. J. Fish. Manag.* 19, 18–27. [https://doi.org/10.1577/1548-8675\(1999\)019](https://doi.org/10.1577/1548-8675(1999)019)
- Jennings, M.J., Emmons, E.E., Hatzenbeler, G.R., Bozek, M.A., Jennings, M.J., Emmons, E.E., Hatzenbeler, G.R., 2009. Is Littoral Habitat Affected by Residential Development and Land Use in Watersheds of Wisconsin Lakes? *Lake Reserv. Manag.* 19, 272–279. <https://doi.org/10.1080/07438140309354092>
- Kaushal, S.S., Likens, G.E., Pace, M.L., Utz, R.M., Haq, S., Gorman, J., Grese, M., 2018. Freshwater salinization syndrome on a continental scale. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 201711234. <https://doi.org/10.1073/pnas.1711234115>
- Kuussaari, M., Bommarco, R., Heikkinen, R.K., Helm, A., Krauss, J., Lindborg, R., Öckinger, E., Pärtel, M., Pino, J., Rodà, F., Stefanescu, C., Teder, T., Zobel, M., Steffan-Dewenter, I., 2009. Extinction debt: a challenge for biodiversity conservation. *Trends Ecol. Evol.* 24, 564–571. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.04.011>
- Lewin, W.-C., Mehner, T., Ritterbusch, D., Brämick, U., 2014. The influence of anthropogenic shoreline changes on the littoral abundance of fish species in German lowland lakes varying in depth as determined by boosted regression trees. *Hydrobiologia* 724, 293–306. <https://doi.org/10.1007/s10750-013-1746-8>
- Lewin, W.-C., Mehner, T., Ritterbusch, D., Brämick, U., 2013. The influence of anthropogenic shoreline changes on the littoral abundance of fish species in German lowland lakes varying in depth as determined by boosted regression trees. *Hydrobiologia* 724, 293–306. <https://doi.org/10.1007/s10750-013-1746-8>
- Loitzenbauer, E., Bulhões Mendes, C.A., 2012. Salinity dynamics as a tool for water resources management in coastal zones: An application in the Tramandaí River basin, southern Brazil. *Ocean Coast. Manag.* 55, 52–62.

<https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2011.10.011>

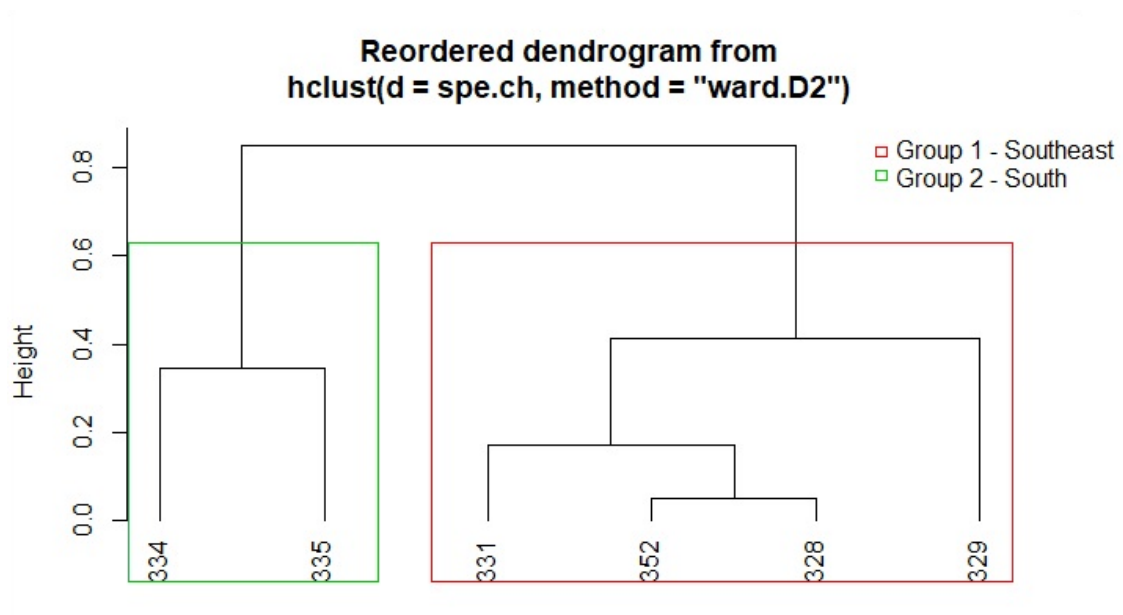
- MAPA, M. da A.A.P., 2017. Projeções do Agronegócio : Brasil 2017/18 a 2027/28 projeções de longo prazo/Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento. Secretaria de Política Agrícola. SPA/Mapa, Brasília.
- Marchetti, M.P., Lockwood, J.L., Light, T., 2006. Effects of urbanization on California's fish diversity: Differentiation, homogenization and the influence of spatial scale. *Biol. Conserv.* 127, 310–318. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.04.025>
- Mehner, T., Diekmann, M., Bramick, U., Lemcke, R., 2005. Composition of fish communities in German lakes as related to lake morphology, trophic state, shore structure and human-use intensity. *Freshw. Biol.* 50, 70–85. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2004.01294.x>
- Mérigot, B., Frédou, F.L., Viana, A.P., Ferreira, B.P., do Nascimento Costa Junior, E., Beserra da Silva Júnior, C.A., Frédou, T., 2017. Fish assemblages in tropical estuaries of northeast Brazil: A multi-component diversity approach. *Ocean Coast. Manag.* 143, 175–183. <https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2016.08.004>
- Neumann, B., Vafeidis, A.T., Zimmermann, J., Nicholls, R.J., 2015. Future Coastal Population Growth and Exposure to Sea-Level Rise and Coastal Flooding - A Global Assessment. *PLoS One* 10, 1–34. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0118571>
- Olden, J.D., Jackson, D.A., 2001. Fish – Habitat Relationships in Lakes : Gaining Predictive and Explanatory Insight by Using Artificial Neural Networks. *Trans. Am. Fish. Soc.* 130, 878–897.
- Pérez-Ruzafa, A., Mompeán, M.C., Marcos, C., 2007. Hydrographic, geomorphologic and fish assemblage relationships in coastal lagoons. *Hydrobiologia* 577, 107–125. <https://doi.org/10.1007/s10750-006-0421-8>
- Pérez-ruzafa, A., Pérez-ruzafa, I.M., Newton, A., Marcos, C., 2019. Coastal Lagoons : Environmental Variability , Ecosystem Complexity , and Goods and Services Uniformity, Coasts and Estuaries. Elsevier Inc. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-814003-1.00015-0>
- Petry, A.C., Guimarães, T.F.R., Vasconcellos, F.M., Hartz, S.M., Becker, F.G., Rosa, R.S., Goyenola, G., Caramaschi, E.P., Díaz de Astarloa, J.M., Sarmiento-Soares, L.M., Vieira, J.P., Garcia, A.M., Teixeira de Mello, F., de Melo, F.A.G., Meerhoff, M., Attayde, J.L., Menezes, R.F., Mazzeo, N., Di Dario, F., 2016. Fish composition and species richness in eastern South American coastal lagoons: additional support for the freshwater ecoregions of the world. *J. Fish Biol.* 89, 280–314. <https://doi.org/10.1111/jfb.13011>

- Ripple, W.J., Wolf, C., Newsome, T.M., Hoffmann, M., Wirsing, A.J., McCauley, D.J., 2017. Extinction risk is most acute for the world's largest and smallest vertebrates. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 201702078. <https://doi.org/10.1073/pnas.1702078114>
- Rodrigues, S.M., Almeida, C.M.R., Silva, D., Cunha, J., Antunes, C., Freitas, V., Ramos, S., 2019. Microplastic contamination in an urban estuary: Abundance and distribution of microplastics and fish larvae in the Douro estuary. *Sci. Total Environ.* 659, 1071–1081. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.12.273>
- Socolar, J.B., Gilroy, J.J., Kunin, W.E., Edwards, D.P., 2016. How Should Beta-Diversity Inform Biodiversity Conservation? *Trends Ecol. Evol.* 31, 67–80. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2015.11.005>
- Vasconcelos, R.P., Reis-Santos, P., Costa, M.J., Cabral, H.N., 2011. Connectivity between estuaries and marine environment: Integrating metrics to assess estuarine nursery function. *Ecol. Indic.* 11, 1123–1133. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2010.12.012>
- Venables, W.N., Ripley, B.D., 2002. *Modern Applied Statistics with S-Plus*, Fourth. ed. Springer, New York.
- Wang, L., Lyons, J., Kanehi, P., Bannerman, R., Emmons, E., 2000. WATERSHED URBANIZATION AND CHANGES IN FISH COMMUNITIES IN SOUTHEASTERN WISCONSIN STREAMS. *J. Am. Water Resour. Assoc.* 36, 1173–1189. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/j.1752-1688.2000.tb05719.x>
- Whitfield, A.K., Grant, G.N., Bennett, R.H., Cowley, P.D., 2018. Causes and consequences of human induced impacts on a ubiquitous estuary-dependent marine fish species. *Rev. Fish Biol. Fish.* 28, 19–31. <https://doi.org/10.1007/s11160-017-9499-5>
- Whitney, J.E., Holloway, J.A., Scholes, D.T., King, A.D., 2019. Long-Term Change of Fish Communities in a Polluted Watershed : Does Cleaner Water “ Act ” on Fishes ? *Trans. Am. Fish. Soc.* 148, 191–206. <https://doi.org/10.1002/tafs.10130>
- Zapata, M.J., Sullivan, S.M.P., Gray, S.M., 2019. Artificial Lighting at Night in Estuaries— Implications from Individuals to Ecosystems. *Estuaries and Coasts* 42, 309–330. <https://doi.org/10.1007/s12237-018-0479-3>

## Effect of land use on fish richness of neotropical coastal lagoons

Guimarães, T. F. R., Petry, A. C., Becker, F. G. & Hartz, S. M.

### Appendix S1



**Appendix S1 Fig. 1** Dendrogram from the hierarchical cluster analysis of the six FEOW, showing the separation into two groups of FEOW with similar fish species composition.

## Effect of land use on fish richness of neotropical coastal lagoons

Guimarães, T. F. R, Petry, A. C., Becker, F. G. & Hartz, S. M.

### Appendix S2

**Table S1** List of fish species, their respective vertical habitat (VH), horizontal compartment use (HU) and occurrence in the two coastal lagoon groups (Gr). Sources for species records are also presented (Source). B = benthic species, N = nektonic species, Lt = littoral zone, Lm = limnetic zone, Lt\_Lm = species that use both the littoral and limnetic zones. See Methods for definition of Groups 1 and 2. For Source codes, see Table footnotes

Order, Family, Species	VH	HC	Gr	Source
<b>Albuliformes</b>				
<b>Abulidae</b>				
<i>Albula cf. vulpes</i> (Linnaeus 1758)	B	Lm	1	4
<b>Atheriniformes</b>				
<b>Atherinopsidae</b>				
<i>Atherinella brasiliensis</i> (Quoy & Gaimard 1825)	N	Lt	1, 2	1; 4; 5; 6; 9; 12; 13
<i>Odontesthes argentinensis</i> (Valenciennes 1835)	N	Lm	1, 2	1; 3; 5; 6; 13
<i>Odontesthes bicudo</i> Malabarba & Dyer 2002	N	Lm	2	5; 13
<i>Odontesthes bonariensis</i> (Valenciennes 1835)	N	Lm	2	5; 12; 13
<i>Odontesthes incisa</i> (Jenyns 1841)	N	Lm	1	6
<i>Odontesthes ledae</i> Malabarba & Dyer 2002	N	Lm	2	2; 5; 13
<i>Odontesthes piquava</i> Malabarba & Dyer 2002	N	Lm	2	5; 13
<b>Aulopiformes</b>				
<b>Synodontidae</b>				
<i>Synodus foetens</i> (Linnaeus, 1766)	N	Lm	1	4; 6
<b>Batrachoidiformes</b>				
<b>Batrachoididae</b>				
<i>Porichthys porosissimus</i> (Cuvier 1829)	B	Lm	1	6
<b>Beloniformes</b>				
<b>Belonidae</b>				
<i>Strongylura marina</i> (Walbaum 1792)	N	Lm	1	5; 6
<i>Strongylura timucu</i> (Walbaum 1792)	N	Lm	1	4; 5
<b>Hemiramphidae</b>				
<i>Hyporhamphus roberti</i> (Valenciennes 1847)	N	Lt	1	5
<i>Hyporhamphus unifasciatus</i> (Ranzani 1841)	N	Lt	1, 2	4; 5; 6
<b>Characiformes</b>				
<b>Bryconidae</b>				
<i>Brycon insignis</i> Steindachner, 1877	N	Lt_Lm	1	5; 10
<b>Characidae</b>				
<i>Aphyocharax anisitsi</i> Eigenmann & Kennedy, 1903	N	Lt	2	2; 13
<i>Astyanax aff. bimaculatus</i> (Linnaeus 1758)	N	Lt_Lm	1, 2	5; 8; 10; 13
<i>Astyanax aff. fasciatus</i> (Cuvier 1819)	N	Lt_Lm	2	1; 5; 11; 13
<i>Astyanax aff. taeniatus</i> (Jenyns 1842)	N	Lt_Lm	1	6
<i>Astyanax dissensus</i> Lucena & Thofehrn, 2013	N	Lt_Lm	2	2; 13
<i>Astyanax eigenmanniorum</i> (Cope 1894)	N	Lt_Lm	2	1; 2; 5; 11; 12; 13



Order, Family, Species	VH	HC	Gr	Source
<i>Astyanax giton</i> Eigenmann, 1908	N	Lt_Lm	1	5
<i>Astyanax hastatus</i> Myers, 1928	N	Lt_Lm	1	5
<i>Astyanax henseli</i> de Melo & Buckup 2006	N	Lt_Lm	2	1; 13
<i>Astyanax janeiroensis</i> Eigenmann 1908	N	Lt_Lm	1	5
<i>Astyanax lacustris</i> (Lütken, 1875)	N	Lt_Lm	2	5
<i>Astyanax laticeps</i> (Cope, 1894)	N	Lt_Lm	2	13
<i>Astyanax parahybae</i> Eigenmann, 1908	N	Lt_Lm	1	5; 10
<i>Astyanax procerus</i> Lucena, Castro & Bertaco, 2013	N	Lt_Lm	2	13
<i>Astyanax intermedius</i> Eigenmann, 1908	N	Lt_Lm	1	5
<i>Bryconamericus iheringii</i> (Boulenger 1887)	N	Lt_Lm	2	13
<i>Charax stenopterus</i> (Cope 1894)	N	Lt_Lm	2	1; 2; 5; 6; 13
<i>Cheirodon ibicuihensis</i> Eigenmann 1915	N	Lt_Lm	2	1; 2; 5; 11; 13
<i>Cheirodon interruptus</i> (Jenyns 1842)	N	Lt_Lm	2	1; 2; 5; 13
<i>Diapoma alburnus</i> (Hensel 1870)	N	Lt_Lm	2	1; 2; 5; 11; 12; 13
<i>Hollandichthys multifasciatus</i> (Eigenmann & Norris, 1900)	N	Lt_Lm	1	3; 6
<i>Hyphessobrycon bifasciatus</i> Ellis 1911	N	Lt_Lm	1	5; 9; 10
<i>Hyphessobrycon boulengeri</i> (Eigenmann 1907)	N	Lt_Lm	1, 2	1; 2; 5; 13
<i>Hyphessobrycon igneus</i> Miquelarena, Menni, López & Casciotta 1980	N	Lt_Lm	2	1; 2; 5; 11; 13
<i>Hyphessobrycon luetkenii</i> (Boulenger 1887)	N	Lt_Lm	1, 2	1; 2; 3; 5; 6; 11; 12; 13
<i>Hyphessobrycon meridionalis</i> Ringuélet, Miquelarena & Menni 1978	N	Lt_Lm	2	1; 2; 5; 12; 13
<i>Hyphessobrycon togoi</i> Miquelarena & López 2006	N	Lt_Lm	2	1; 5; 13
<i>Hyphessobrycon reticulatus</i> Ellis, 1911	N	Lt_Lm	1	5
<i>Mimagoniates inequalis</i> (Eigenmann 1911)	N	Lt_Lm	2	2; 5
<i>Mimagoniates microlepis</i> (Steindachner 1877)	N	Lt_Lm	2	5; 13
<i>Oligosarcus hepsetus</i> (Cuvier 1829)	N	Lt_Lm	1	5; 9
<i>Oligosarcus jenynsii</i> (Günther 1864)	N	Lt_Lm	2	1; 2; 5; 6; 11; 12; 13
<i>Oligosarcus robustus</i> Menezes 1969	N	Lt_Lm	2	1; 2; 5; 11; 12; 13
<i>Pseudocorynopoma doriae</i> Perugia 1891	N	Lt_Lm	2	1; 2; 5; 11; 13
<b>Crenuchidae</b>				
<i>Characidium aff. zebra</i> Eigenmann 1909	B	Lt_Lm	2	2; 5; 11; 13
<i>Characidium orientale</i> Buckup & Reis, 1997	B	Lt_Lm	2	1
<i>Characidium rachovii</i> Regan 1913	B	Lt_Lm	2	1
<b>Curimatidae</b>				
<i>Cyphocharax gilbert</i> (Quoy & Gaimard 1824)	B	Lm	1	5; 6; 10; 12
<i>Cyphocharax saladensis</i> (Meinken 1933)	B	Lt_Lm	2	2; 5; 12; 13
<i>Cyphocharax santacatarinae</i> (Fernández-Yépez, 1948)	B	Lm	1, 2	6
<i>Cyphocharax voga</i> (Hensel 1870)	B	Lt_Lm	2	1; 2; 5; 11; 12; 13
<i>Steindachnerina biornata</i> (Braga & Azpelicueta 1987)	B	Lt_Lm	2	1; 5
<b>Erythrinidae</b>				
<i>Hoplerythrinus unitaeniatus</i> (Spix & Agassiz 1829)	B	Lm	1	5; 9
<i>Hoplias aff. malabaricus</i> (Bloch 1794)	B	Lt_Lm	1, 2	1; 2; 3; 5; 6; 8; 9; 11; 12; 13
<b>Clupeiformes</b>				
<b>Clupeidae</b>				
<i>Brevoortia aurea</i> (Spix & Agassiz 1829)	N	Lt_Lm	1	4; 5
<i>Brevoortia pectinata</i> (Jenyns 1842)	N	Lt_Lm	1, 2	5; 6; 9; 12; 13
<i>Harengula clupeola</i> (Cuvier 1829)	N	Lt_Lm	1	4; 5; 6; 13

Order, Family, Species	VH	HC	Gr	Source
<i>Lile piquitinga</i> (Schreiner & Miranda Ribeiro 1903)	N	Lt_Lm	1	5
<i>Ophistonema oglinum</i> (Lesueur, 1818)	N	Lt_Lm	1	4; 6
<i>Platanichthys platana</i> (Regan 1917)	N	Lt_Lm	1, 2	1; 2; 3; 4; 5; 6; 12; 13
<i>Sardinella brasiliensis</i> (Steindachner, 1879)	N	Lt_Lm	1, 2	4; 6
<b>Engraulidae</b>				
<i>Anchoa januaria</i> (Steindachner 1879)	N	Lt_Lm	1	4; 5; 6
<i>Anchoa lyolepis</i> (Evermann & Marsh, 1900)	N	Lt_Lm	1	4; 6
<i>Anchoa marinii</i> Hildebrand 1943	N	Lt_Lm	1	5; 6
<i>Anchoa tricolor</i> (Spix & Agassiz 1829)	N	Lt_Lm	1	4; 5; 6
<i>Anchovia clupeoides</i> (Swainson 1839)	N	Lt_Lm	1	5
<i>Anchoviella lepidentostole</i> (Fowler 1911)	N	Lt_Lm	1	5; 6
<i>Cetengraulis edentulus</i> (Cuvier 1829)	N	Lt_Lm	1	5; 6
<i>Engraulis anchoita</i> Hubbs & Marini, 1935	N	Lt_Lm	1	6
<i>Lycengraulis grossidens</i> (Spix & Agassiz 1829)	N	Lt_Lm	1, 2	1; 2; 3; 5; 6; 10; 11; 12; 13
<b>Cyprinodontiformes</b>				
<b>Anablepidae</b>				
<i>Jenynsia darwini</i> sp. nov.	B	Lt_Lm	1	5; 8
<i>Jenynsia lineata</i> (Jenyns, 1842)	B	Lt_Lm	1, 2	1; 2; 4; 5; 6; 11; 12; 13
<b>Poeciliidae</b>				
<i>Phalloceros caudimaculatus</i> (Hensel, 1868)	B	Lt_Lm	1, 2	1; 2; 5; 6; 13
<i>Phalloceros harpagos</i> Lucinda 2008	B	Lt_Lm	1	3; 5; 6; 8
<i>Phalloptychus iheringii</i> (Boulenger, 1889)	B	Lt_Lm	2	1; 2
<i>Phalloptychus januarius</i> (Hensel 1868)	B	Lt_Lm	1	5; 6; 9
<i>Poecilia reticulata</i> Peters 1859	B	Lt_Lm	1	5
<i>Poecilia vivipara</i> Bloch & Schneider 1801	B	Lt_Lm	1, 2	4; 5; 6; 9; 12; 13
<b>Rivulidae</b>				
<i>Atlantirivulus jurubatibensis</i> (Costa 2008)	B	Lt_Lm	1	5
<i>Atlantirivulus riograndensis</i> (Costa & Lanés, 2009)	B	Lt_Lm	2	13
<i>Cynopoecilus fulgen</i> Costa, 2002	B	Lt_Lm	2	13
<i>Cynopoecilus melanotaenia</i> (Regan 1912)	B	Lt_Lm	2	1; 5
<i>Cynopoecilus multipapillatus</i> Costa, 2002	B	Lt_Lm	2	2; 13
<b>Dactylopteriformes</b>				
<b>Dactylopteridae</b>				
<i>Dactylopterus volitans</i> (Linnaeus 1758)	N	Lm	1	6
<b>Elopiformes</b>				
<b>Elopidae</b>				
<i>Elops smithi</i> McBride, Rocha, Ruiz-Carus & Bowen 2010	N	Lt_Lm	1, 2	4; 5; 6; 12
<b>Gobiiformes</b>				
<b>Gobiidae</b>				
<i>Awaous tajasica</i> (Lichtenstein 1822)	B	Lt	1, 2	3; 4; 5; 6; 13
<i>Bathygobius soporator</i> (Valenciennes 1837)	B	Lt	1	4; 5; 6; 7; 8; 9
<i>Ctenogobius boleossoma</i> (Jordan & Gilbert 1882)	B	Lt	1	4; 5; 6
<i>Ctenogobius shufeldti</i> (Jordan & Eigenmann 1887)	B	Lt	1, 2	1; 5; 6; 11; 12; 13
<i>Ctenogobius stigmaticus</i> (Poey 1860)	B	Lt	1	5; 6
<i>Gobionellus boleossoma</i> (Jordan & Gilbert, 1882)	B	Lt	1	6
<i>Gobionellus oceanicus</i> (Pallas 1770)	B	Lt	1, 2	4; 5; 6; 12; 13
<i>Microgobius meeki</i> Evermann & Marsh, 1899	B	Lt	1, 2	4; 6; 7; 13

Order, Family, Species	VH	HC	Gr	Source
<b>Gymnotiformes</b>				
<b>Gymnotidae</b>				
<i>Gymnotus</i> aff. <i>carapo</i> Linnaeus 1758	N	Lt_Lm	1, 2	2; 5; 13;
<b>Hypopomidae</b>				
<i>Brachyhypopomus draco</i> Giora, Malabarba & Crampton, 2008	N	Lt_Lm	2	1; 2; 11; 13
<i>Brachyhypopomus gauderio</i> Giora & Malabarba, 2009	N	Lt_Lm	2	1; 2; 13
<i>Brachyhypopomus janeiroensis</i> (Costa & Campos-da-Paz 1992)	N	Lt_Lm	1	5
<b>Sternopygidae</b>				
<i>Eigenmannia trilineata</i> López & Castello 1966	N	Lt_Lm	2	2; 5; 11; 13
<b>Labriformes</b>				
<b>Cichlidae</b>				
<i>Australoheros facetus</i> (Jenyns 1842)	N	Lt_Lm	1, 2	1; 2; 5; 6; 13
<i>Australoheros macaensis</i> Ottoni & Costa, 2008	N	Lt_Lm	1	5
<i>Australoheros muriae</i> Ottoni & Costa 2008	N	Lt_Lm	1	9
<i>Cichlasoma portalegreense</i> (Hensel 1870)	N	Lt_Lm	2	1; 2; 5; 6; 13
<i>Cichlasoma dimerus</i> (Heckel, 1840)	B	Lt_Lm	1	5
<i>Crenicichla lacustris</i> (Castelnau, 1855)	B	Lm	1	5; 12
<i>Crenicichla lepidota</i> Heckel 1840	B	Lm	2	1; 2; 5; 13
<i>Crenicichla maculata</i> Kullander & Lucena 2006	B	Lm	1, 2	2; 5; 6; 11; 13
<i>Geophagus brasiliensis</i> (Quoy & Gaimard 1824)	B	Lt_Lm	1	1; 2; 3; 4; 5; 6; 8; 9; 10; 12; 13
<i>Gymnogeophagus gymnogenys</i> (Hensel 1870)	B	Lm	2	2; 5; 13;
<i>Gymnogeophagus lacustris</i> Reis & Malabarba 1988	B	Lm	1, 2	2; 5; 6; 13
<i>Gymnogeophagus rhabdotus</i> (Hensel 1870)	B	Lm	2	2; 5; 13;
<b>Pomacentridae</b>				
<i>Abudefduf saxatilis</i> (Linnaeus 1758)	B	Lt	1	5; 6
<b>Mugiliformes</b>				
<b>Mugilidae</b>				
<i>Mugil curema</i> Valenciennes 1836	B	Lt_Lm	1, 2	4; 5; 6; 12; 13
<i>Mugil gaimardianus</i> Desmarest, 1831	B	Lt_Lm	1	6
<i>Mugil liza</i> Valenciennes 1836	B	Lt_Lm	1, 2	1; 3; 5; 6; 9; 13
<b>Perciformes</b>				
<b>Blenniidae</b>				
<i>Hypleurochilus fissicornis</i> (Quoy & Gaimard 1824)	B	Lt	1	6; 7
<i>Parablennius pilicornis</i> (Cuvier, 1829)	B	Lt	1	6
<b>Carangidae</b>				
<i>Caranx bartholomaei</i> Cuvier 1833	N	Lt_Lm	1	5
<i>Caranx hippos</i> (Linnaeus 1766)	N	Lt_Lm	1	5; 6
<i>Caranx latus</i> Agassiz, 1831	N	Lt_Lm	1	4; 5; 6
<i>Chloroscombrus chrysurus</i> (Linnaeus 1766)	N	Lm	1	5; 6
<i>Hemicaranx amblyrhynchus</i> (Cuvier 1833)	N	Lt_Lm	1	5
<i>Oligoplites palometa</i> (Cuvier 1832)	B	Lm	1	6
<i>Oligoplites saurus</i> (Bloch & Schneider 1801)	N	Lt_Lm	1, 2	5; 6
<i>Pseudocaranx dentex</i> (Bloch & Schneider 1801)	B	Lm	1	5
<i>Selene vomer</i> (Linnaeus 1758)	N	Lm	1	6
<i>Trachinotus carolinus</i> (Linnaeus 1766)	B	Lt_Lm	1, 2	5; 6; 12
<i>Trachinotus falcatus</i> (Linnaeus 1758)	B	Lt_Lm	1	4; 5; 6
<i>Trachinotus marginatus</i> Cuvier 1832	N	Lt_Lm	1, 2	6; 12; 13
<i>Uraspis secunda</i> (Poey 1860)	N	Lt_Lm	1	5

Order, Family, Species	VH	HC	Gr	Source
<b>Centropomidae</b>				
<i>Centropomus parallelus</i> Poey 1860	N	Lm	1, 2	3; 5; 6; 13
<i>Centropomus undecimalis</i> (Bloch, 1792)	N	Lm	1	4; 5; 9
<b>Eleotridae</b>				
<i>Eleotris pisonis</i> (Gmelin 1789)	B	Lt_Lm	1	5
<b>Ephippidae</b>				
<i>Chaetodipterus faber</i> (Broussonet, 1782)	N	Lm	1	6
<b>Gerreidae</b>				
<i>Diapterus auratus</i> Ranzani 1842	B	Lm	1	4; 5; 6
<i>Diapterus rhombeus</i> (Cuvier 1829)	B	Lm	1	4; 5; 6
<i>Eucinostomus argenteus</i> Baird & Girard 1855	B	Lt_Lm	1, 2	4; 5; 6; 8; 12; 13
<i>Eucinostomus gula</i> (Quoy & Gaimard 1824)	B	Lt_Lm	1	4; 5; 6
<i>Eucinostomus lefroyi</i> (Goode 1874)	B	Lt_Lm	1	5; 9
<i>Eucinostomus melanopterus</i> (Bleeker 1863)	B	Lt_Lm	1, 2	3; 4; 5; 6; 13
<i>Eugerres brasiliensis</i> (Cuvier 1830)	B	Lt_Lm	1	4; 5; 6
<i>Ulaema lefroyi</i> (Goode, 1874)	B	Lt_Lm	1	5
<b>Haemulidae</b>				
<i>Conodon nobilis</i> (Linnaeus 1758)	B	Lm	1	5
<i>Orthopristis ruber</i> (Cuvier, 1830)	B	Lm	1	4; 6
<i>Pomadasys crocro</i> (Cuvier 1830)	B	Lm	1	5
<b>Lutjanidae</b>				
<i>Lutjanus jocu</i> (Bloch & Schneider 1801)	N	Lm	1	5; 6
<b>Polynemidae</b>				
<i>Polydactylus virginicus</i> (Linnaeus 1758)	B	Lm	1	5
<b>Pomatomidae</b>				
<i>Pomatomus saltatrix</i> (Linnaeus 1766)	B	Lt_Lm	1, 2	4; 5; 6; 12; 13
<b>Sciaenidae</b>				
<i>Menticirrhus americanus</i> (Linnaeus 1758)	B	Lm	1	4; 6
<i>Menticirrhus littoralis</i> (Holbrook 1847)	B	Lm	1	4; 6
<i>Micropogonias furnieri</i> (Desmarest 1823)	B	Lt_Lm	1, 2	4; 5; 6; 12; 13
<i>Paralonchurus brasiliensis</i> (Steindachner 1875)	B	Lm	1	4; 6
<i>Pogonias cromis</i> (Linnaeus 1766)	B	Lm	1, 2	4; 6; 12; 13
<i>Stellifer brasiliensis</i> (Schultz 1945)	B	Lm	1, 2	5; 6
<i>Umbrina coroides</i> Cuvier, 1830	B	Lm	1	4; 6
<b>Serranidae</b>				
<i>Diplectrum radiale</i> (Quoy & Gaimard 1824)	B	Lm	1	6
<i>Epinephelus marginatus</i> (Lowe 1834)	B	Lt_Lm	1	6
<i>Hyporthodus niveatus</i> (Valenciennes, 1828)	N	Lm	1	6
<b>Sparidae</b>				
<i>Archosargus probatocephalus</i> (Walbaum 1792)	N	Lt_Lm	1	4; 5
<i>Archosargus rhomboidalis</i> (Linnaeus, 1758)	B	Lm	1	6
<i>Diplodus argenteus</i> (Valenciennes 1830)	B	Lm	1	4; 6; 13
<b>Pleuronectiformes</b>				
<b>Achiridae</b>				
<i>Achirus lineatus</i> (Linnaeus 1758)	B	Lt	1	4; 5; 6
<i>Catathyridium garmani</i> (Jordan, 1889)	B	Lt	1, 2	6; 13
<i>Trinectes microphthalmus</i> (Chabanaud 1928)	B	Lt	1	4; 5
<i>Trinectes paulistanus</i> (Miranda Ribeiro 1915)	B	Lt	1	5; 9
<b>Cynoglossidae</b>				
<i>Symphurus jenynsi</i> Evermann & Kendall 1906	B	Lt	1	6
<i>Symphurus tessellatus</i> (Quoy & Gaimard, 1824)	B	Lt	1	6; 13

Order, Family, Species	VH	HC	Gr	Source
<b>Paralichthyidae</b>				
1900 <i>Citharichthys arenaceus</i> Evermann & Marsh	B	Lt	1	5
<i>Citharichthys spilopterus</i> Günther 1862	B	Lt	1	4; 5; 6
<i>Etropus longimanus</i> Norman, 1933	B	Lt_Lm	1	4; 6
<i>Paralichthys brasiliensis</i> (Ranzani 1842)	B	Lt	1	5
<i>Paralichthys orbignyanus</i> (Valenciennes 1839)	B	Lt	1, 2	5; 6; 12; 13
<b>Scorpaeniformes</b>				
<b>Triglidae</b>				
<i>Prionotus punctatus</i> (Bloch 1793)	B	Lm	1	5; 6
<b>Siluriformes</b>				
<b>Ariidae</b>				
<i>Genidens barbatus</i> (Lacepède 1803)	B	Lt_Lm	1, 2	5; 6; 12; 13
<i>Genidens genidens</i> (Cuvier 1829)	B	Lt_Lm	1, 2	4; 5; 6; 9; 12; 13
<i>Genidens machadoi</i> (Miranda Ribeiro, 1918)	B	Lt_Lm	2	13
<b>Auchenipteridae</b>				
<i>Trachelyopterus striatulus</i> (Steindachner 1877)	B	Lm	1, 2	5; 9
<b>Callichthyidae</b>				
<i>Callichthys callichthys</i> (Linnaeus 1758)	B	Lm	1, 2	5
<i>Corydoras longipinnis</i> Knaack, 2007	B	Lt_Lm	2	13
<i>Corydoras paleatus</i> (Jenyns 1842)	B	Lt_Lm	2	1; 2; 5; 13
<i>Hoplosternum littorale</i> (Hancock 1828)	B	Lm	1, 2	1; 2; 5; 6; 9; 13
<b>Heptapteridae</b>				
<i>Heptapterus sympterygium</i> Buckup 1988	B	Lm	2	2
<i>Pimelodella australis</i> Eigenmann 1917	B	Lm	2	1; 2; 5; 12; 13
<i>Pimelodella lateristriga</i> (Lichtenstein, 1823)	B	Lm	1	5
<i>Rhamdia aff. quelen</i> (Quoy & Gaimard 1824)	B	Lm	1, 2	1; 2; 3; 5; 6; 12; 13
<b>Loricariidae</b>				
<i>Ancistrus multispinis</i> (Regan 1912)	B	Lm	2	5
<i>Hisonotus laevior</i> Cope, 1894	B	Lm	2	1
1908) <i>Hisonotus leucofrenatus</i> (Miranda Ribeiro	B	Lm	2	2; 5; 13;
<i>Hypostomus commersoni</i> Valenciennes 1836	B	Lm	1, 2	2; 5; 6; 13
<i>Hypostomus affinis</i> (Steindachner, 1877)	B	Lm	1	5
<i>Loricariichthys anus</i> (Valenciennes 1835)	B	Lm	2	2; 5; 11; 13
<i>Loricariichthys castaneus</i> (Castelnau, 1855)	B	Lm	1	5; 10
<i>Rineloricaria longicauda</i> Reis 1983	B	Lm	2	2; 13
<i>Rineloricaria quadrensis</i> Reis 1983	B	Lm	2	2; 5; 11; 12; 13
<b>Pseudopimelodidae</b>				
<i>Microglanis cibela</i> Malabarba & Mahler 1998	B	Lm	2	5; 13
<i>Microglanis parahybae</i> (Steindachner, 1880)	B	Lt_Lm	1	5
<b>Trichomycteridae</b>				
<i>Homodiaetus anisitsi</i> Eigenmann & Ward 1907	B	Lt_Lm	2	5; 11; 12; 13
<b>Synbranchiformes</b>				
<b>Synbranchidae</b>				
<i>Synbranchus aff. marmoratus</i> Bloch 1795	B	Lt	1, 2	1; 2; 5; 6; 13
<b>Syngnathiformes</b>				
<b>Syngnathidae</b>				
<i>Cosmocampus elucens</i> (Poey, 1868)	N	Lm	1	4
<i>Microphis lineatus</i> (Kaup 1856)	N	Lm	1	5; 9
1923) <i>Pseudophallus mindii</i> (Meek & Hildebrand	N	Lm	1	5
<i>Syngnathus folletti</i> Herald 1942	N	Lm	1	6; 13
<i>Syngnathus pelagicus</i> Linnaeus, 1758	N	Lm	1	6

Order, Family, Species	VH	HC	Gr	Source
<b>Tetraodontiformes</b>				
<b>Diodontidae</b>				
<i>Chilomycterus spinosus spinosus</i> (Linnaeus 1758)	B	Lt_Lm	1	5
<b>Monacanthidae</b>				
<i>Stephanolepis hispidus</i> (Linnaeus 1766)	B	Lt_Lm	1	5; 6
<b>Tetraodontidae</b>				
<i>Lagocephalus laevigatus</i> (Linnaeus 1766)	N	Lt	1	5; 6
<i>Sphoeroides pachygaster</i> (Müller & Troschel 1848)	N	Lt_Lm	1	5
<i>Sphoeroides spengleri</i> (Bloch, 1785)	B	Lt_Lm	1	4
<i>Sphoeroides testudineus</i> (Linnaeus 1758)	B	Lt_Lm	1	5; 6

### Sources

- 1 - Assumpção, C. M., Quintela, F., Corrêa, F. & Loebmann, D. (2016). The ichthyofauna of limnic systems in Quaternary deposits of extreme southern Brazil. *ZooKeys*, 638, 83–104.
- 2 - Dias, T. S. (2015). Composição e estrutura das assembleias de peixes em duas lagoas costeiras no Litoral Médio do Rio Grande Do Sul. Porto Alegre. UFRGS, Tese (Doutorado em Biologia Animal). 169p.
- 3 - Ferreira, N.C., Guerreschi, R. M., Machado, C., Lopes, C. A. & Nuñez, P.O. (2016). Structure and diversity of fishes in a freshwater and coastal subtropical lagoon. *Journal of Fish Biology*, 90 (4), 1265-1282.
- 4 - Franco, T. P., Neves, L. M. & Araújo, F. G. (2019). Better with more or less salt? The association of fish assemblages in coastal lagoons with different salinity ranges. *Hydrobiologia*, 828 (1), 83-100.
- 5 - Petry, A. C., Guimarães, T. F. R., Vasconcellos, F. M., Hartz, S. M., Becker, F. G., Rosa, R. S., Goyenola, G., Caramaschi, E. P., Díaz de Astarloa, J. M., Sarmiento-Soares, L. M., Vieira, J. P., Garcia, A. M., Teixeira de Mello, F., Melo, F. A. G., Meerhoff, M., Attayde, J. L., Menezes, R. F., Mazzeo, N. & Di Dario, F. (2016). Fish composition and species richness in eastern South American coastal lagoons: additional support for the freshwater ecoregions of the world. *Journal of Fish Biology*, 89, 280–314.
- 6 - Ribeiro, G.C., Ghazzi, M. S., Dutra, R.R., Silva, M.S. & Silva, G. (2014). Peixes das lagoas costeiras de Santa Catarina: Listagem preliminar das espécies. In: Soriano-Sierra, E.J., Ribeiro, G. C. and Fonseca, A.L.O. Guia de campo - Vegetação e Peixes das lagoas costeiras de Santa Catarina. Florianópolis, Ed. Insular. 120p. Available in: <http://nemar.paginas.ufsc.br/files/2013/05/Guia-Campo-Lagoas-Costeiras.pdf>
- 7: 13 - SpeciesLink. 2018. Sistema de Informação Distribuído para Coleções Biológicas: a Integração do Species Analyst e do SinBiota (FAPESP). Centro de Referência em Informação Ambiental-CRIA. <http://slink.cria.org.br/> (Last accessed 10/10/2018).
- 7 - CIUFES: Coleção Ictiológica da Universidade Federal do Espírito Santo
- 8 - LIRP: Coleção de Peixes do Laboratório de Ictiologia de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo - Campus Ribeirão Preto
- 9 - MBML: Peixes - Coleção de Peixes do Museu de Biologia Professor Mello Leitão
- 10 - MNRJ: Coleção Ictiológica (MNRJ), Museu Nacional (MN), Universidade Federal do Rio de Janeiro(UFRJ)

- 11 - MZUEL: Peixes - Museu de Zoologia da Universidade Estadual de Londrina - Coleção de Peixes
- 12 - MZUSP: Coleção de Peixes do Museu de Zoologia da USP, Universidade de São Paulo
- 13 - UFRGS: Coleção de Peixes, Universidade Federal do Rio Grande do Sul

## Capítulo 3

Este artigo será submetido para *Perspectives in Ecology and Conservation* e está formatado de acordo com as normas desta revista.

### **Impacto da elevação do nível do mar sobre comunidades de peixes de lagoas costeiras no sul do Brasil**

Taís de F. R. Guimarães, Fernando G. Becker, Ana Cristina Petry, Sandra M Hartz

#### **Abstract**

Climate changes can affect strongly the fish community. In coastal lagoons, these processes of environmental change can be more severe due to the tendency of sea-level rise and probable salinization of these environments. This study aims to evaluate fish community changes caused by a potential increase in salinity in a system formed by 41 interconnected lagoons. For this, we modeling two scenarios of salinity change possible via marine water intrusion by the estuary. We evaluate these scenarios with the presence and abundance data of twelve fish species selected by contribution to beta diversity. In addition, we evaluate the effects of increased salinity on endemic species and the consequences of these changes on their endangered status. Our results also showed that in salinity increase projection scenarios, freshwater fish species tend to reduce their abundance and be restricted to a small number of lagoons (10 to 60% reduction). These reductions in geographic distributions are even more worrying when endemic species are considered because their status could change to endangered by IUCN criterion.

**Keywords:** coastal ecosystems, endangered species, global change, salinity

#### **Resumo**

Mudanças climáticas podem afetar fortemente a comunidade de peixes. Em lagoas costeiras esses processos de alteração ambiental podem ser muito severos devido a tendência de aumento do nível do mar e provável salinização desses ambientes. Este estudo objetiva avaliar alterações na comunidade de peixes provocadas por potencial aumento na salinidade



em um sistema formado por 41 lagoas interconectadas. Para isso, modelamos dois cenários de possível alteração da salinidade via intrusão de água marinha pelo estuário e comparamos com a presença e abundância de 12 espécies, que foram selecionadas por sua contribuição para a diversidade beta. Além disso, avaliamos os efeitos do aumento de salinidade sobre as espécies endêmicas e as consequências dessas alterações sobre os status de risco de extinção dessas espécies. Nossos resultados mostraram que nos cenários projetados de aumento de salinidade, as espécies de água doce tendem a reduzir sua abundância e a ficar restritas a um número reduzido de lagoas (redução de 10 a 60%). Essas reduções na distribuição geográfica são ainda mais preocupantes para as espécies endêmicas que passam a ser indicadas como espécies ameaçadas de extinção segundo os critérios da IUCN.

**Palavras chave:** ecossistemas costeiros, espécies ameaçadas, mudanças globais, salinidade

## Introdução

Diferentes efeitos de alterações climáticas, incluindo aumento da temperatura dos oceanos, aumento do nível do mar e mudanças nos padrões de chuva podem comprometer o funcionamento e os serviços ecossistêmicos prestados por lagoas costeiras (Pérez-Ruzafa et al., 2019). Lagoas costeiras podem ser consideradas ecótonos entre ecossistemas terrestres, dulcícolas e marinhos, sendo caracterizadas por uma alta produtividade e importância ecológica para muitas espécies (Pérez-Ruzafa et al., 2011). Dentre estes efeitos das alterações climáticas, o aumento do nível do mar pode ser particularmente importante pois a intrusão marinha pode afetar a dinâmica e o equilíbrio entre aporte de água doce e salina, que são essenciais para a biodiversidade lacustre. Assim, mudanças climáticas podem ter forte impacto sobre a comunidade de peixes, principalmente sobre espécies de água doce em zonas costeiras (Jarić et al., 2018). Combinadas com outros fatores antrópicos, seus efeitos podem potencializar os impactos sobre a distribuição espaço-temporal de muitas espécies, bem como contribuir para o declínio populacional e extinções locais (Kuczynski et al., 2018; Mantyka-Pringle et al., 2014).

Estimativas do Painel Intergovernamental de Mudanças Climáticas (*Intergovernmental Panel on Climate Change*, IPCC, 2019) apontam que até 2100 o nível médio do mar aumentará para 0,43 m (0,29–0,59 m) considerando um cenário otimista, onde as reduções de emissão de CO<sup>2</sup> estabelecidas no Acordo de Paris são cumpridas (RPC2.6), enquanto que para um cenário mais pessimista (RPC 8.5) o aumento será de 0,84 m (0,61–1,10 m, alcance provável). Com esse aumento do nível do mar espera-se uma maior intrusão marinha sobre os ambientes costeiros, afetando não apenas os corpos d'água superficiais, mas também as águas subterrâneas e os

solos (Colombani et al., 2015; IPCC, 2019). Assim, a qualidade dos recursos hídricos costeiros como estuários, rios, lagoas, pode ser afetada pela intrusão de água salina, tanto de maneira direta (aumento da salinidade), quanto indireta (condições ambientais alteradas afetando interações biológicas). O processo de salinização pode ocorrer por distintos processos, simultâneos ou não, dependendo da configuração espacial dos corpos d'água em relação à linha da costa. Primeiro, o aumento do nível do mar pode remover as barreiras que separam a lagoa do mar e resultar no desaparecimento completo do corpo d'água (Wit, 2011). Segundo, ele pode aumentar a intrusão salina nas lagoas pelas conexões existentes entre lagoas e o mar (estuários), tornando sua influência mais constante e permanente (IPCC, 2019). Terceiro, eventos de ressaca podem “abrir a barra” de lagoas situadas próximas a linha da costa com uma periodicidade maior (Camara et al., 2018). O aumento da extração da água para irrigação e abastecimento público, aliado com redução nos índices pluviométricos, também pode desencadear processos de salinização (Cañedo-Argüelles et al., 2013; Dugan et al., 2017; Kaushal et al., 2018).

Em lagoas costeiras, a salinidade tem uma importância muito grande para a dinâmica das comunidades de peixes (Franco et al., 2019), sendo que a adaptação a essas condições ambientais envolve requerimentos fisiológicos e comportamentais das espécies de peixes (Whitfield, 2015). O estresse fisiológico provocado pelo aumento da salinidade pode reduzir o fitness de algumas populações e favorecer a dominância de outras mais adaptadas (García-Seoane et al., 2016; Whitfield, 2015). Dessa forma, as maiores frequências nos eventos de salinização, previstos com o aumento do nível do mar, podem levar à redução de algumas populações de peixes ou até mesmo a sua exclusão (Valesini et al., 2017). Para promover medidas de mitigação para estes futuros impactos é importante identificar espécies e ambientes que podem potencialmente ser mais afetados pelas mudanças climáticas. Nesse sentido, a diversidade beta, um componente da diversidade regional que reflete o quanto as comunidades locais são diferentes entre si, tem sido incorporada em estratégias de tomada de decisões (Socolar et al., 2016). Em abordagens recentes têm sido considerada a contribuição local dos sítios para a beta diversidade (*Local Contribution to Beta Diversity - LCBD*), onde grandes valores de LCBD podem indicar locais que possuem combinações incomuns de espécies e alto valor para a conservação (Tan et al., 2019; Vasconcelos and Prado, 2019).

Assim, o objetivo deste estudo foi avaliar a influência de alterações da salinidade, inferidas com base em mudanças no nível do mar, sobre a comunidade de peixes de um sistema lagunar de lagoas situado no sul do Brasil, Sistema Hidrográfico do rio Tramandaí. Esse sistema é composto por um complexo de 41 lagoas com diferentes graus de interconexão que se comunicam com o mar unicamente pelo estuário de Tramandaí (Figura 1). Apesar de ser um

sistema geologicamente recente, formado há 5 mil anos (Schwarzbold and Schäfer, 1984), ele apresenta quatro espécies endêmicas com ocorrência exclusiva nas lagoas (Malabarba et al., 2013). As lagoas desse sistema são predominantemente de água doce e, apesar de não existirem informações de paleosalinidade para todas as lagoas, alguns estudos sugerem que a condição dulcícola tenha se estabelecido há pelo menos 1000 anos (García-Rodríguez, 2006; Lima and Parise, 2020). Ao usar o Sistema hidrográfico do rio Tramandaí como modelo, buscamos verificar os efeitos do aumento da salinidade desencadeado pelo aumento no nível do mar sob dois cenários de salinização, nos quais as lagoas que, no presente, são sazonalmente salinas, passariam a ser permanentemente salinas. Diante destes cenários, procuramos verificar quais espécies e lagoas podem ser potencialmente afetadas pela salinização, comprometendo a diversidade do sistema. Além disso, para as espécies endêmicas procuramos verificar se haverá redução de sua área de ocorrência com os cenários previstos e se essa redução eleva sua classificação para espécie ameaçada segundo os critérios da IUCN (IUCN, 2001).

## **Métodos**

### **Área de Estudo**

Neste estudo, consideramos 34 lagoas situadas no Sistema Hidrográfico do Rio Tramandaí, na região sul do Brasil (Figura 1). O Sistema Hidrográfico do Tramandaí ocupa uma área de aproximadamente 2700 km<sup>2</sup>, possuindo 41 lagoas com diferentes graus de interconexão, que se comunicam com o mar unicamente pelo estuário de Tramandaí. Segundo Schwarzbold & Schäfer (1984), esse sistema hidrográfico pode ser dividido entre dois subsistemas, um ao sul e outro ao norte da lagoa Tramandaí. No subsistema ao sul de Tramandaí, as lagoas Custódias e Gentil sofrem os efeitos da salinidade e podem apresentar características estuarinas em alguns meses do ano (Schwarzbold and Schäfer, 1984). Já, no subsistema ao norte, o volume de água que escoar dos rios Três Forquilhas e Maquiné impede que os efeitos da salinidade atinjam as lagoas situadas ao norte da Lagoa Tramandaí (Schwarzbold and Schäfer, 1984). Esta região da planície costeira possui idade geológica recente (aproximadamente 5000 anos). Sua formação iniciou no Holoceno com a deposição de sedimentos oriundos das transgressões e regressões marinhas que originaram barreiras isolando porções de água (Schwarzbold and Schäfer, 1984). A densidade populacional humana na região segue uma tendência crescente e a partir de 1995 o processo de ocupação passou a ser incrementado pelo estabelecimento de condomínios horizontais (Lopes et al., 2018). Irrigação para cultivo de arroz também é uma atividade importante para a região e que aumenta

a demanda por água, comprometendo a qualidade dos recursos hídricos e aumentando a salinização do solo e das águas (Carmona, 2011).

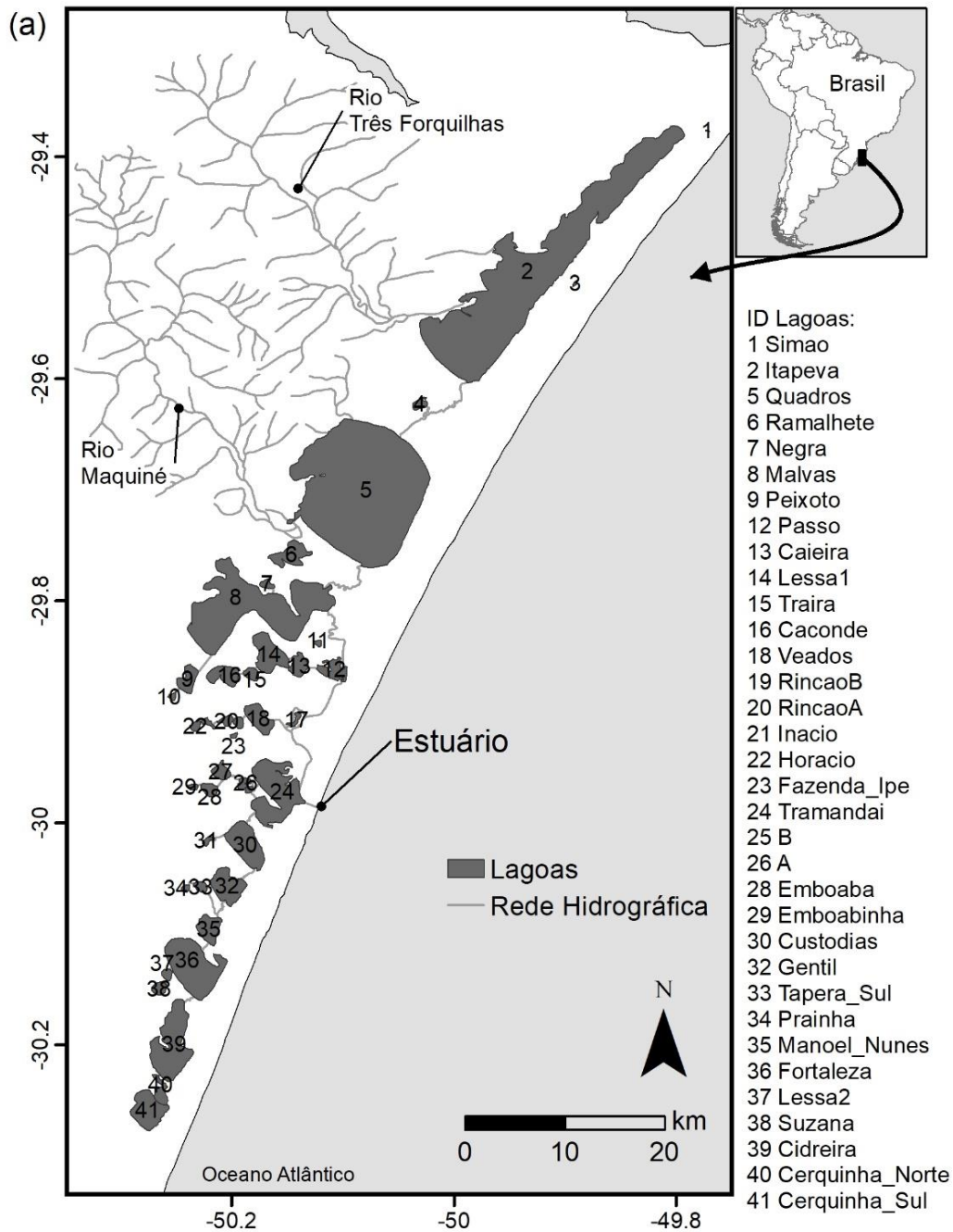
### **Comunidades de peixes**

Dados sobre as comunidades de peixes das 34 lagoas foram obtidos a partir de 22 expedições de amostragem nas lagoas do Sistema Tramandaí, entre abril de 2009 e setembro de 2012. As amostragens foram realizadas em dois sítios por lagoa, em ambientes de margem, utilizando rede de arrasto de praia (10 m de comprimento e 1,5 m de altura, malha 15 mm) com esforço amostral de 3 arrastos por sítio. Sempre que possível, os corpos d'água foram amostrados em dois períodos sazonais: períodos quentes compreendidos entre os meses de outubro a abril, e períodos frios, entre maio e setembro. Lagoas com mais de uma expedição de amostragem tiveram o número de indivíduos de cada espécie dividido pelo número de expedições. Os registros do gênero *Mugil* neste estudo foram de indivíduos muito jovens e de difícil diferenciação entre as espécies *Mugil liza* e *Mugil curema*, que possuem ocorrência registrada para a área de estudo. Em virtude dessa difícil diferenciação, consideramos *Mugil* sp. como uma única espécie. No total foram registradas 48 espécies, sendo quatro espécies endêmicas do Sistema: *Gymnogeophagus lacustris*, *Odontesthes bicudo*, *Odontesthes ledae* e *Odontesthes piquava*.

### **Espécies endêmicas**

Os dados de presença das espécies endêmicas foram complementados com registros de coleções científicas (<http://splink.cria.org.br/>) para melhor caracterizar sua distribuição atual e prever futuras mudanças.

Atualmente *Gymnogeophagus lacustris*, *Odontesthes ledae* e *O. piquava* estão inseridos na categoria de quase ameaçados (NT) na lista do RS (Decreto RS Nº 51797, 2014) e na lista nacional (ICMBio, 2018). Já o *O. bicudo* encontra-se na categoria de ameaçado (EN) nas duas listas e esta espécie foi enquadrada nesta classificação pelo tamanho de sua área de ocupação pequena e em contínuo declínio.



**Figura 1** Área de estudo mostrando o Sistemas Hidrográfico do Rio Tramandaí, suas lagoas e sua rede de drenagem. No mapa é indicado o local do estuário. A direita, segue a identificação das 34 lagoas consideradas neste estudo.

### Contribuição individual das lagoas e das espécies para a beta diversidade do sistema

Para avaliar a contribuição individual das lagoas e das espécies para a beta diversidade, utilizamos o método proposto por Legendre & De Cáceres (2013), onde a beta diversidade do

sistema é particionada entre a contribuição individual de espécies e unidades amostrais. Este método computa uma matriz de variação da composição de espécies (dados de abundância) através da soma das médias dos desvios da matriz de composição da comunidade, previamente transformada pelo índice de *Hellinger*. Se todos os valores da coluna *j* desta matriz de variação forem zero, por exemplo, significa que todas as unidades amostrais possuem a mesma abundância para a espécie *j*. A vantagem de usar este método como uma medida de beta diversidade é que ele pode dividir a variação na comunidade entre as contribuições das espécies individuais e entre as contribuições das unidades amostrais individuais para a beta diversidade. Essa contribuição relativa da unidade amostral para a beta diversidade é chamada de “*Local Contribution to Beta Diversity (LCBD)*”. Ecologicamente, o LCBD representa o grau de singularidade da unidade amostral em termos de composição de espécies e sua significância é avaliada por meio de uma análise de permutação ( $p < 0,05$ , 999 interações) testando a hipótese nula de que a distribuição das espécies é aleatória entre as unidades amostrais. Já, a contribuição relativa das espécies é chamada de “*Species Contributions to Beta Diversity (SCBD)*” e representa o grau de variação de espécies individuais sobre a área de estudo. A soma de todas as colunas da matriz de variação ( $SS_{total}$ ) gera o valor da beta diversidade total da comunidade ( $BD_{total}$ ) que nada mais é do que a variação total da comunidade dividida pelo número de unidades amostrais menos 1. Para maiores detalhes sobre a metodologia ver Legendre & De Cáceres (2013).

### **Salinidade das lagoas**

Por não haver dados de salinidade para todas as lagoas e as informações disponíveis serem qualitativas – com ou sem influêncica salina – utilizamos a conectividade estuarina conforme proposta por Guimarães, Hartz, & Becker (2014), para modelar a distribuição da salinidade nas lagoas. A conectividade estuarina (CE) considera a distância de custo de cada lagoa até o estuário levando em conta o atrito ao deslocamento através cada tipo de conexão. Consideramos como atrito 1 todas as lagoas e os cursos d’água que tenham tamanho suficiente para passagem de embarcações. Atrito 2, cursos d’água por onde também passam embarcações, mas que estejam sujeitos ao volume de água que escoia da Serra Geral (rios Tramandaí e Três Forquilhas). Como volume de água que escoia da Serra dificulta a entrada de águas salinas que a partir do o estuário de Tramandaí para o subsistema de lagoas ao norte do estuário, nós quantificamos essa resistência com um custo duas vezes maior do que para o subsistema ao sul da lagoa Tramandaí. Por fim, atribuímos valor 7 para todos as outras conexões interlagunares

que não tenham volume de água suficiente para passagem de embarcações, dessa forma, assumindo pouca troca de água entre lagoas. A CE pode ser descrita como indiretamente proporcional à distância de custo (DC) de cada lagoa até o estuário de Tramandaí, sendo calculada como:  $CE = 1/\log(DC)$ . Considerando que a influência salina é observada sazonalmente para as lagoas Custódia e Gentil, utilizamos os valores de CE dessas lagoas como limiar de influência salina sazonal para os cenários futuros de alteração da salinidade. As análises de distância de custo e conectividade estuarina foram realizadas no ArcGis 10.4 (ESRI, 2016) utilizando os shapes de hidrografia da base cartográfica contínua do RS (Hasenack and Weber, 2010).

### **Estimativa de salinidade das lagoas**

Projeções de mudanças climáticas do Worldclim (disponível em: <http://worldclim.org/>) não apontam mudanças significativas no volume anual de chuvas para a região do Sistema Hidrográfico do Tramandaí, que tende a aumentar nos anos de 2050 e 2070. Porém, este aumento pluviométrico também é seguido por um aumento da variação anual de chuvas, ou seja, o aumento de chuvas não é distribuído ao longo do ano, ele ocorre em pequenos eventos de chuvas extremas (Figura MS 1). Por outro lado, estimativas do IPCC (IPCC, 2019) apontam para um aumento do nível do mar de aproximadamente 0,19 e 0,69 m até 2040 e 2090 (considerando o cenário mais pessimista RPC8.5), respectivamente. Essas projeções são confirmadas por estudos mais locais na região costeira do Rio Grande do Sul. Figueiredo (2011), avaliando projeções futuras de mudanças climáticas, aponta um aumento de até 1,10 m no nível do mar até 2100 e isso pode representar uma extensão de até 800 m do continente que ficará submersa. Esse aumento do nível do mar não seria suficiente para “afogar” as lagoas dulcícolas do Sistema Tramandaí mas pode ter impactos na intrusão de água marinha via estuário ou impactar o lençol freático. A lagoa mais próxima da linha da costa, desconsiderando a lagoa Tramandaí, é a lagoa Simão que está a 1400m de distância. Dessa forma, mesmo que o volume de chuvas aumente, a elevação do mar poderia ser suficiente para aumentar a salinidade das lagoas costeiras.

Assim, assumindo e considerando que apenas o aumento do nível do mar seja suficiente para salinizar as lagoas propomos dois cenários hipotéticos e possíveis e avaliamos seu efeito sobre a composição da ictiofauna. No primeiro cenário (CE1), assumimos que as lagoas que hoje são sazonalmente salinas tornar-se-ão permanentemente salinas e então calculamos a CE de todas as demais lagoas até elas. Aquelas lagoas que atingirem o limiar de influência salina

(observado no cálculo de CE atual) passaram a ser consideradas sazonalmente salinas. Neste cenário, adicionamos a Lagoa do Passo como permanentemente salina pois no estudo de Loitzenbauer & Bulhões Mendes (2012) foi proposto um aumento de salinidade para essa lagoa devido a uma diminuição do fluxo de água doce e aumento da irrigação, entre outros fatores. No segundo cenário (CE2), consideramos as lagoas sazonalmente influenciadas pela salinidade do cenário 1 como permanentemente salinas e calculamos a CE das demais lagoas até elas.

### **Análise de dados**

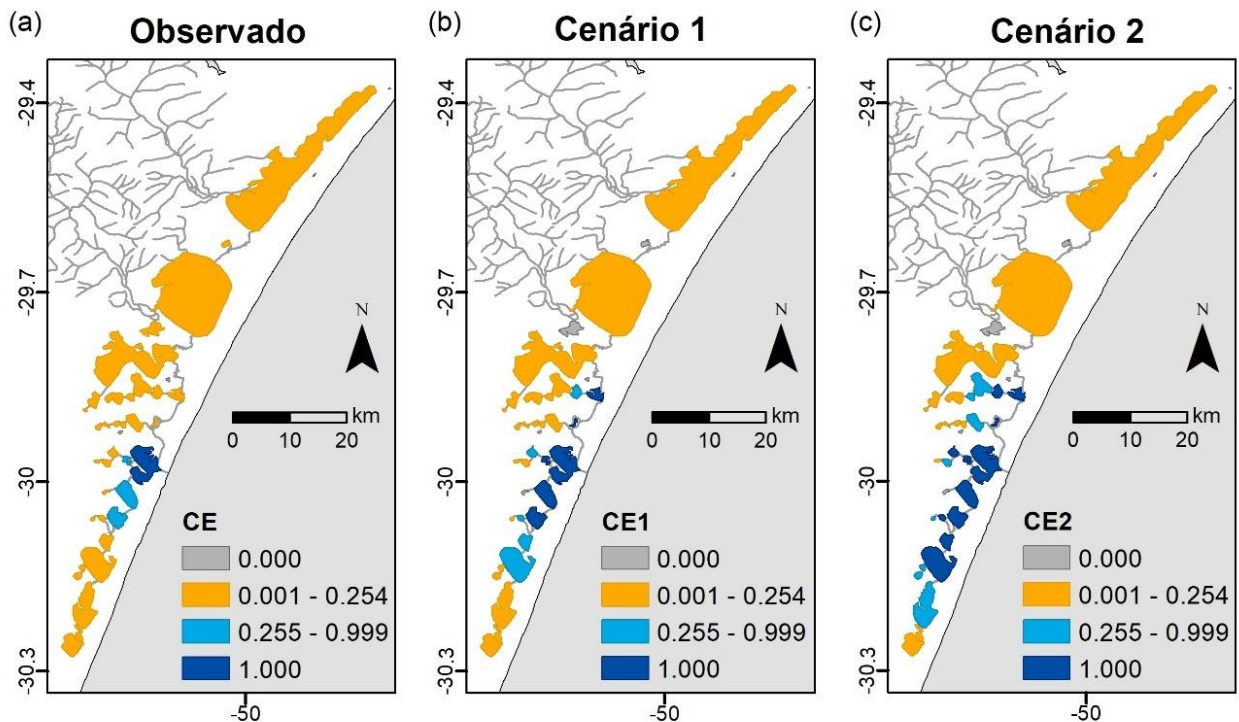
Para as espécies que foram individualmente importantes para a beta diversidade nós avaliamos a diferença entre as médias de indivíduos registrados e a condição de salinidade (Dulcícola, Sazonalmente Salina e Salina) usando anova, seguida por testes de Tukey. Nós também analisamos a relação entre o número de indivíduos de cada espécie e a CE atual por regressão linear. Como a salinidade pode ser um fator determinante na ocorrência de algumas espécies, nós também analisamos a presença das espécies com a CE por GLM (distribuição binomial). Para as espécies com relação significativa com a CE, nós modelamos a ocorrência e/ou presença delas com os valores projetados de CE do cenário 1 (CE1) e CE do cenário 2 (CE2) para verificar possíveis mudanças em suas ocorrências.

Para as espécies endêmicas, independente de estarem entre as espécies mais importantes para a beta diversidade do sistema, também avaliamos a relação da presença delas com a CE por meio de GLM (distribuição binomial). Além disso, quantificamos a área das lagoas em que elas ocorrem atualmente e comparamos com a área das lagoas em que suas ocorrências foram projetadas pelo CE1 e CE2. Com isso, quantificamos a área de ocorrência perdida e avaliamos seu status de ameaça segundo os critérios da IUCN que consideram a área geográfica de ocorrência das espécies (IUCN, 2001). De acordo com os critérios da IUCN, são consideradas espécies criticamente ameaçadas (CR) aquelas em que sua extensão da ocorrência se dá em áreas inferiores a 100 km<sup>2</sup> e/ou ocorrem em áreas inferiores à 10 km<sup>2</sup> com ao menos duas das características: muito fragmentada (ocorrem em uma área), em contínuo declínio ou flutuante. Espécies ameaçadas (EN) segue o mesmo texto das espécies CR mas com extensão de ocorrência de até 5000 km<sup>2</sup>, área ocupada de até 500 km<sup>2</sup> (ocorrendo em até cinco áreas). Para as espécies vulneráveis (VU) a extensão de ocorrência chega até 20000 km<sup>2</sup>, área ocupada de ao menos 2000 km<sup>2</sup> e ocorrência em até dez áreas.



## Resultados

Os valores de Conectividade Estuarina observados no presente (Figura 2a) e nos cenários projetados 1 e 2, em que as lagoas sazonalmente passam a ser permanentemente salinas, indicam que quatro lagoas alteram sua condição de dulcícolas para sazonalmente salinas no Cenário 1: Caieira, Tapera Sul, Manuel Nunes e Fortaleza (Figura 2b), e outras oito lagoas passam a ser sazonalmente salinas no Cenário 2: Traíra, Lessa, Veados, Emboaba, Prainha, Suzana, Tapera Sul e Cidreira (Figura 2c).



**Figura 2** Gradiente de conectividade estuarina (CE) ao longo do Sistema Hidrográfico do Rio Tramandaí. Valores de CE abaixo de 0,255 e ilustradas em amarelo, representam lagoas dulcícolas. Em cinza são identificadas as lagoas isoladas e também dulcícolas. Valores de CE entre 0,255 e 0,999, ilustrados em azul claro, representam lagoas que são sazonalmente influenciadas pela salinidade. Em azul escuro, valor 1, representam lagoas com permanente influência de salinidade. Em (a) são apresentados valores de CE observados para as condições atuais de conectividade com o estuário, em (b) são apresentados valores esperados de CE para o cenário 1 de provável salinização do Sistema lacustre e em (C) são apresentados valores de CE para o cenário 2.

## Contribuição das lagoas para a Diversidade Beta

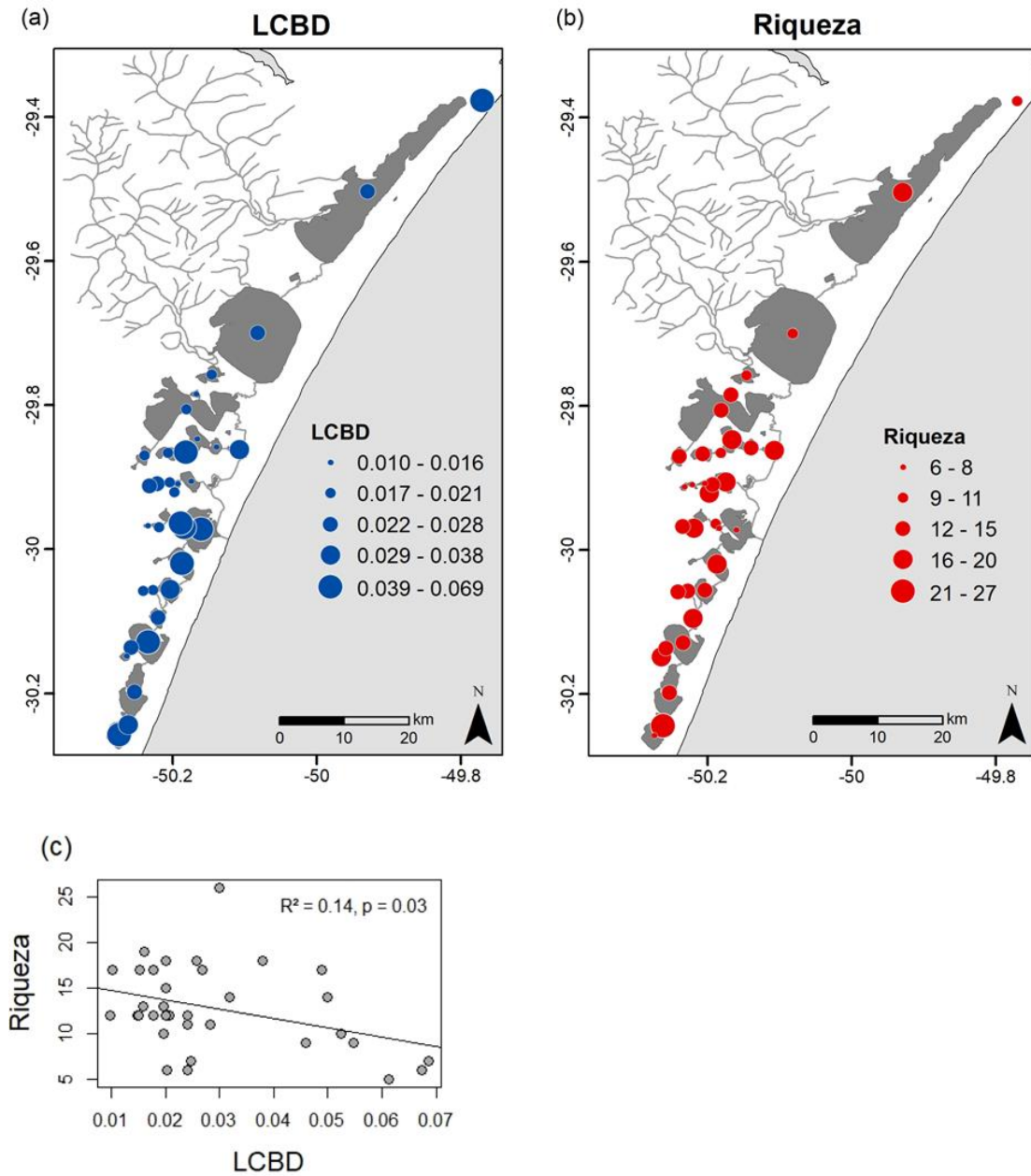
A variação total na matriz da comunidade de peixes ( $SS_{total}$ ) foi de 16,924 e a beta diversidade do sistema Tramandaí ( $BD_{total}$ ) foi de 0,513. A contribuição relativa das lagoas para

a beta diversidade da comunidade (LCBD) variou entre 0,0099 a 0,0686. O LCBD indica a singularidade da comunidade em cada sítio. Quando comparamos o LCBD com a riqueza de espécies de peixes observamos uma relação negativa ( $R^2 = 0,14$ ;  $p = 0,03$ ), indicando que o alto valor do LCBD está frequentemente relacionado a um pequeno número de espécies que possuem distribuição restrita (Figura 3). Cinco lagoas apresentaram LCBD significativo: lagoas B, Tramandaí, Cerquinha Sul, Traíra e Simão. Destas lagoas, apenas B e Traíra alteram sua condição de salinidade com os cenários propostos.

### **Contribuição das Espécies para a Diversidade Beta**

Quanto à contribuição das espécies, o SCBD variou entre 0,0002 e 0,1887 e sua média foi de 0,0208. Doze espécies se destacaram e tiveram uma contribuição para a beta diversidade maior do que a média de todas as 48 espécies (Tabela 1). Entre elas, duas espécies endêmicas foram identificadas como importantes: *Gymnogeophagus lacustris* e *Odonthestes ledae*.

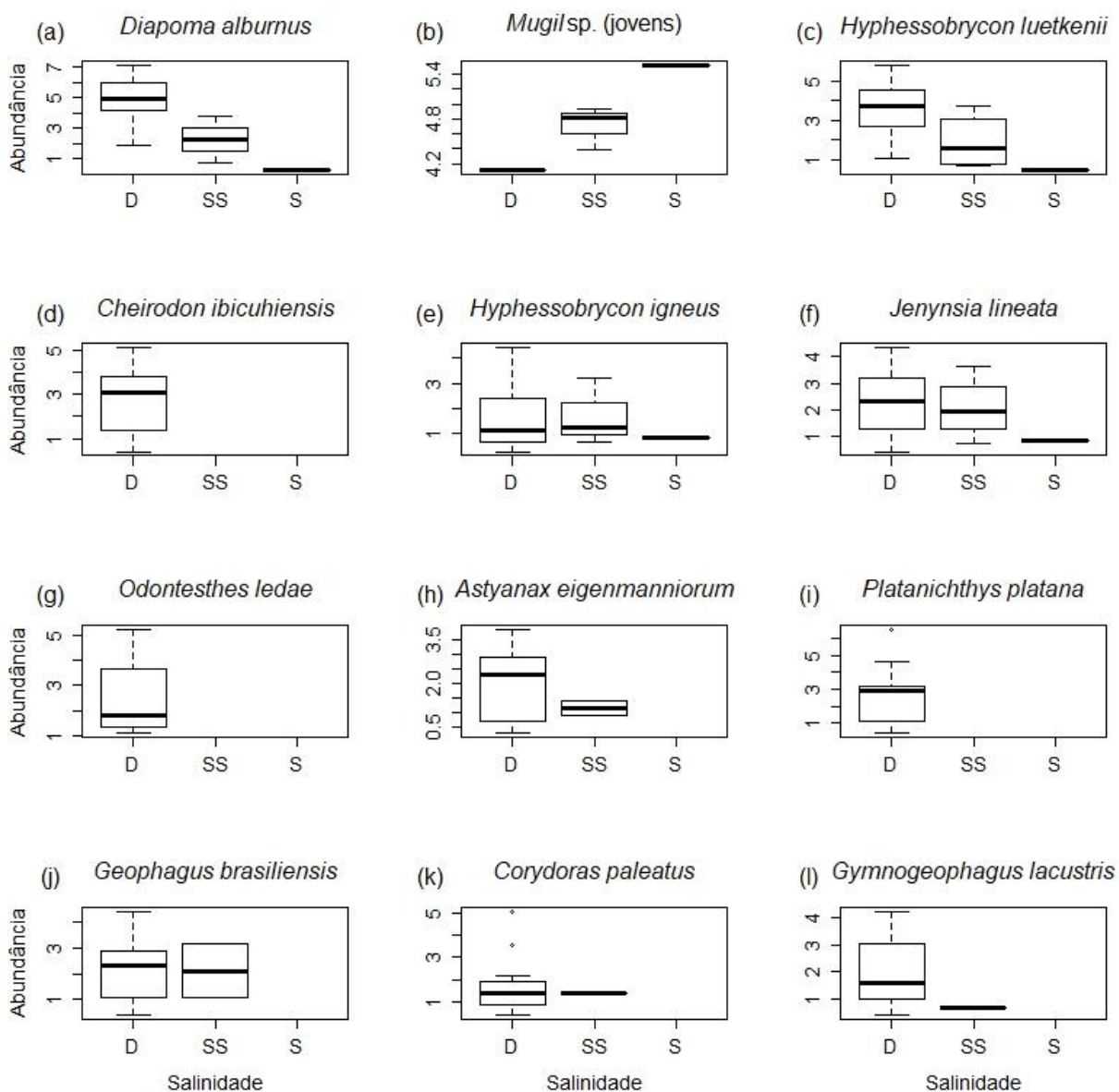
*Diapoma alburnus*, *Mugil* sp., *Hyphessobrycon luetkenii*, *Hyphessobrycon igneus* e *Jenynsia lineata* foram presentes em todos os ambientes, mas diferenças significativas entre o número de indivíduos e tipo de ambiente só foram observadas para *D. alburnus* (Tabela 1 e Figura 4). *Cheirodon ibicuiensis* e *Platanichthys platana* só foram registradas em ambientes dulcícolas e não apresentaram relação com a CE (Tabela 1 e Figura 4).



**Figura 3** Mapa do Sistema Hidrográfico do Rio Tramandaí mostrando (a) a contribuição de cada lagoa para a beta diversidade (LCBD) e (b) a riqueza de espécies registrada em cada lagoa amostrada. Em (c) é apresentada a relação linear entre Riqueza e LCBD. Ver identificação das lagoas na Figura 1 Área de estudo mostrando o Sistemas Hidrográfico do Rio Tramandaí, suas lagoas e sua rede de drenagem. No mapa é indicado o local do estuário. A direita, segue a identificação das 34 lagoas consideradas neste estudo.

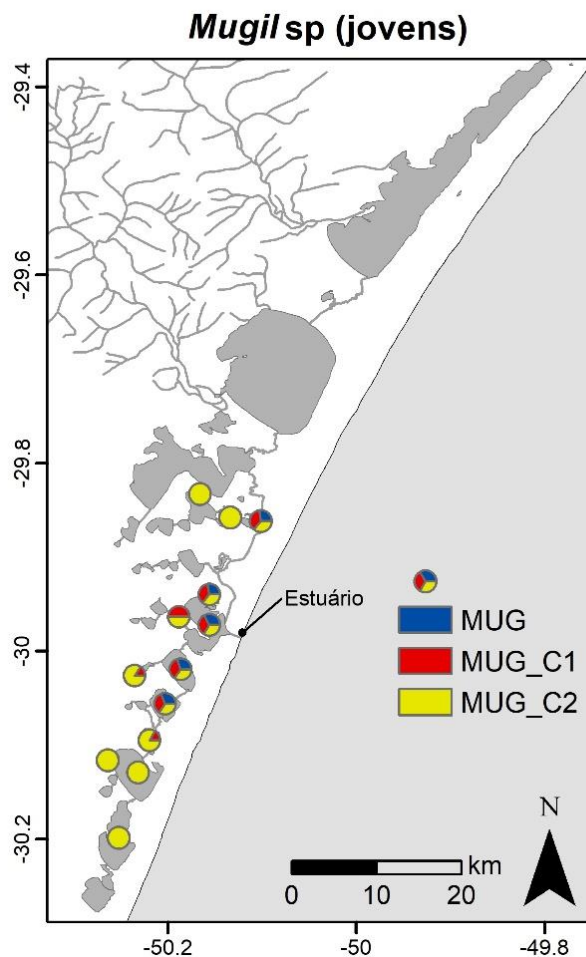
**Tabela 1** Valores de contribuição individual das 12 espécies mais importantes para a beta diversidade do sistema Tramandaí (SCBD). Fr = Número de lagoas com registros da espécie; N.I. = número médio de indivíduos registrados. Também são apresentados os valores de significância entre o número médio dos indivíduos em cada tipo de ambiente (D= lagoas dulcícolas, SS = sazonalmente e S=permanentemente salinas). Valores de significância da relação entre abundância e Conectividade Estuarina (Regressões lineares) e entre presença e Conectividade Estuarina também são apresentados (GLM). C.E. = coeficiente estimado. p = significância. Em negrito são destacados os valores considerados significantes e as espécies endêmicas do Sistema.

Espécie	SCBD	Fr	N.I.	Tukey's (p)			Reg. Linear			GLM	
				D - SS	D - S	SS - S	R <sup>2</sup>	C.E.	p	C.E.	p
<i>Diapoma alburnus</i>	0.189	30	228	<b>0.01</b>	<b>0.007</b>	0.43	0.074	-3.97	0.11	5.88	0.31
<i>Mugil</i> sp. (jovens)	0.161	5	129	0.36	0.13	0.24	<b>0.313</b>	<b>6.31</b>	<b>&lt;0.001</b>	<b>73.8</b>	<b>0.02</b>
<i>Hyphessobrycon luetkenii</i>	0.112	32	60	0.42	0.36	0.82	<b>0.124</b>	<b>-3.76</b>	<b>0.04</b>	0.48	0.92
<i>Cheirodon ibicuiensis</i>	0.062	22	36				0.029	-2.02	0.33	-6.26	0.29
<i>Hyphessobrycon igneus</i>	0.055	18	12	0.99	0.85	0.85	0.006	-0.64	0.65	1.92	0.49
<i>Jenynsia lineata</i>	0.047	28	18	0.9	0.45	0.64	0.007	-0.77	0.63	4	0.44
<b><i>Odontesthes ledae</i></b>	0.044	4	49				0.001	0.01	0.98	<b>43.1</b>	<b>0.07</b>
<i>Astyanax eigenmanniorum</i>	0.037	24	11	0.29			0.019	-1.18	0.43	-1.87	0.44
<i>Platanichthys platana</i>	0.036	14	67				0.044	-2.33	0.23	-6.97	0.21
<i>Geophagus brasiliensis</i>	0.031	27	16	0.95			<b>0.101</b>	<b>-2.88</b>	<b>0.05</b>	-4.1	0.22
<i>Corydoras paleatus</i>	0.028	12	18	0.81			0.005	-0.56	0.67	-2.23	0.51
<b><i>Gymnogeophagus lacustris</i></b>	0.021	22	13	0.33			0.067	-2.29	0.13	<b>-57.62</b>	<b>0.05</b>



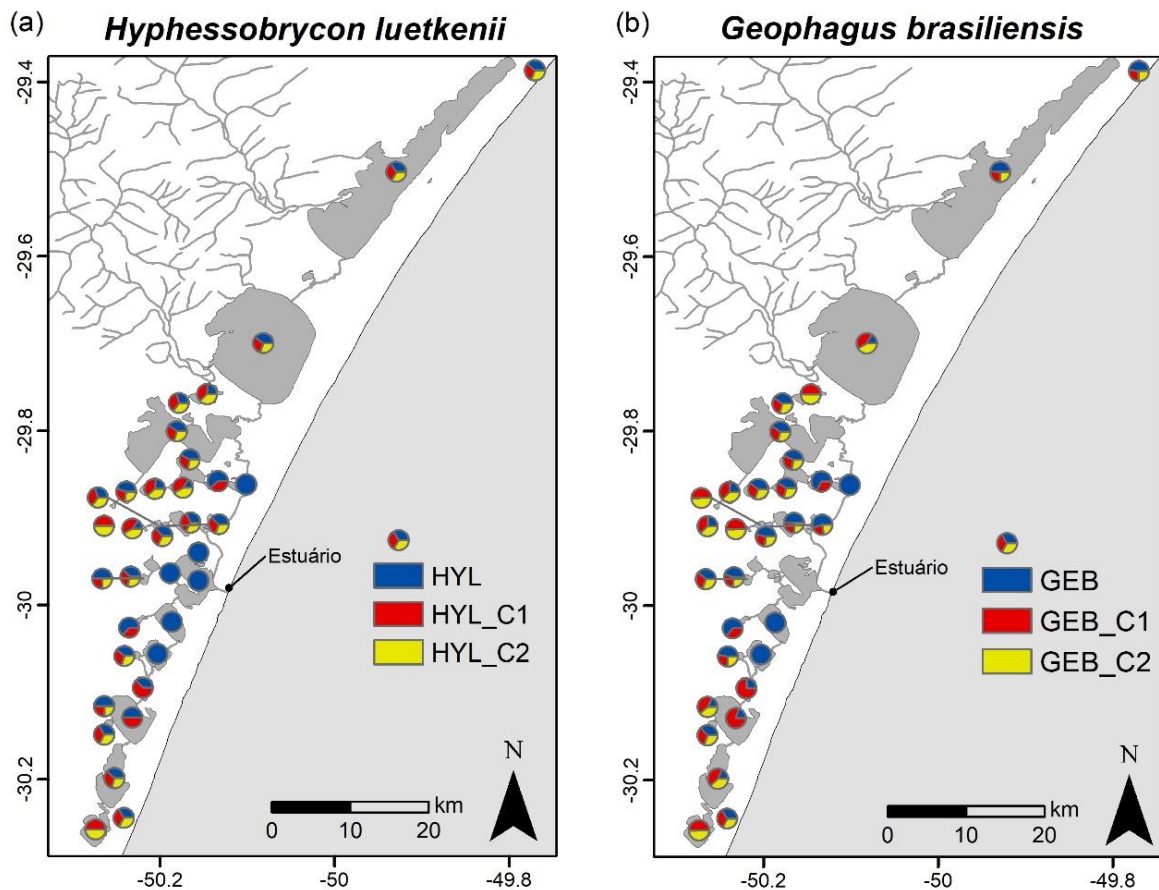
**Figura 4** Boxplot do número de indivíduos registrados (abundância) para cada uma das doze espécies de maior importância para a Beta diversidade do Sistema Hidrográfico do Rio Tramandaí e a condição de salinidade de cada lagoa. D = lagoas dulcícolas, SS = sazonalmente influenciada pela salinidade, S = permanentemente salina. Dados de abundância foram transformados por  $\log(x+1)$ . (a) *Diapoma alburnus*, (b) *Mugil sp.*, (c) *Hyphessobrycon luetkenii*, (d) *Cheirodon ibicuihensis*, (e) *Hyphessobrycon igneus*, (f) *Jenynsia lineata*, (g) *Odontesthes ledae*, (h) *Astyanax eigenmanniorum*, (i) *Platanichthys platana*, (j) *Geophagus brasiliensis*, (k) *Corydoras paleatus*, (l) *Gymnogeophagus lacustris*.

*Mugil* sp. (jovens) foi a segunda espécie com o maior SCBD (0,161) e, apesar de não haver diferença significativa entre as médias de indivíduos registrados entre lagoas dulcícolas, sazonalmente e permanentemente salinas é possível ver uma tendência de aumento de indivíduos em lagoas com maior influência salina (Figura 4). Essa tendência é confirmada nos modelos quando avaliamos a presença de *Mugil* sp. em função da CE (glm com 48,13% de desviância explicada, C.E. = 74,03 e  $p = 0,025$ ) prevendo uma expansão de sua atual área de ocorrência nos cenários 1 e 2 (Error! Reference source not found.a). Esse resultado também é observado quando avaliamos a o número de indivíduos e CE ( $R^2 = 0,31$ ;  $p < 0,001$ ; C.E. = 6.3). Projeções de ocorrência de *Mugil* sp. baseadas neste modelo sugerem que não apenas a ocorrência se amplia, mas também a abundância se eleva.



**Figura 5** Ocorrência de *Mugil* sp. observada e esperada diante de dois cenários de aumento de salinidade no Sistema Lacustre do rio Tramandaí. Símbolos azuis representam a distribuição atual, vermelhos representam a distribuição no cenário 1 de salinização e em amarelo, no cenário 2.

Assim como observado para *Mugil* sp., as abundâncias de *Hyphessobrycon luetkenii* e *Geophagus brasiliensis* também apresentaram relação com a CE (Tabela 1), mas com tendência inversa. Os modelos apontam uma redução da abundância destas espécies com o aumento da CE em ambos os cenários 1 e 2, além de apontar a extinção em algumas lagoas (Figura 6).



**Figura 6** Distribuição observada e esperada de *Hyphessobrycon luetkenii* (a) e *Geophagus brasiliensis* (b) diante de dois cenários de aumento de salinidade no Sistema lacustre do rio Tramandaí. Símbolos azuis representam a distribuição atual, vermelhos representam a distribuição no cenário 1 de salinização e em amarelo, o cenário 2.

### Espécies endêmicas e seu enquadramento nos critérios de ameaça da IUCN

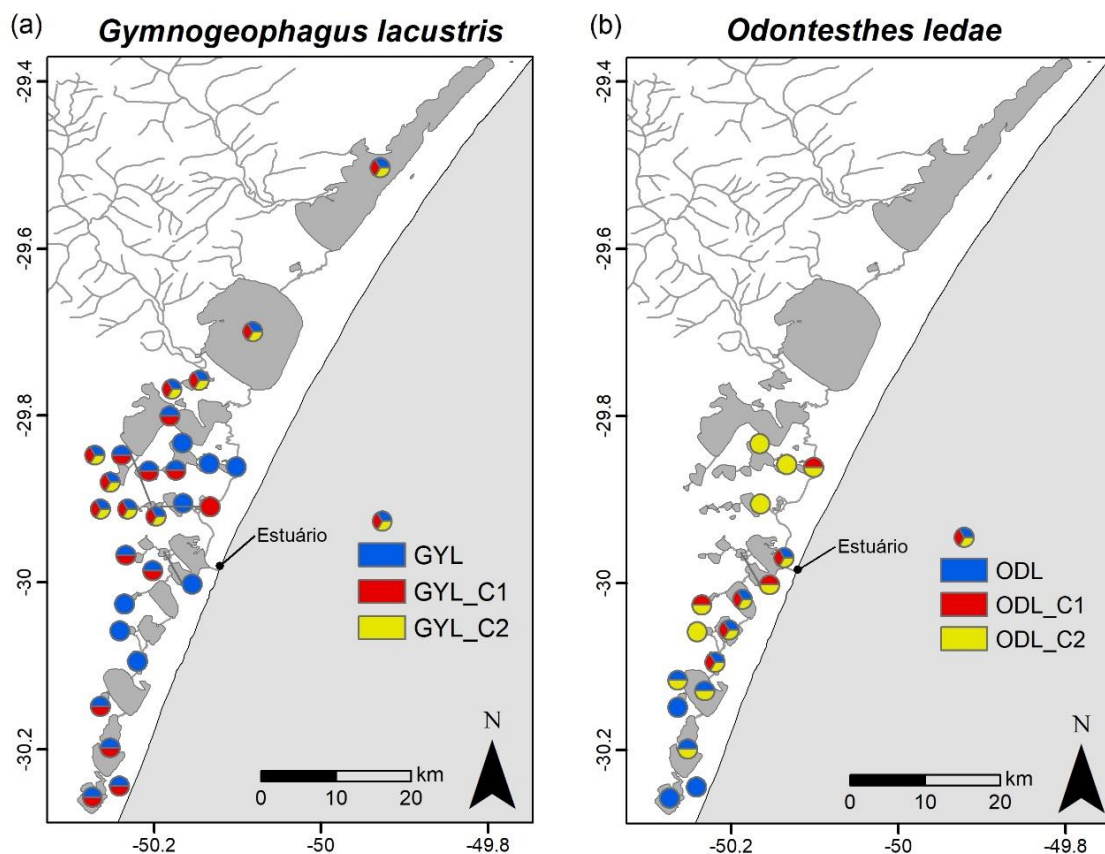
Dentre estas espécies, apenas *G. lacustris* e *O. ledae* apresentaram relação com a CE, ainda que tenhamos considerado  $p < 0.1$  para significância (Tabela 1). A ocorrência de *G. lacustris* reduziu de 27 para 20 lagoas, considerando o cenário 1 de salinização e para 9, considerando o cenário 2 (Figura 7). Essa redução de ocorrência corresponde, no cenário 1, a uma redução de



6% da área atual de 370,24 km<sup>2</sup> que passa para 346,49 km<sup>2</sup> e, no cenário 2 corresponde a 30,78% da área atual que passa para 256,27 km<sup>2</sup>. A redução da ocorrência de *G. lacustris* no cenário 2 reclassificaria seu status de ameaça para vulnerável (VU), se consideradas apenas as 9 lagoas com possíveis registros de presença da espécie, ou para ameaçada (EN) se o total de sua área de ocupação projetada for considerada (<500 km<sup>2</sup>).

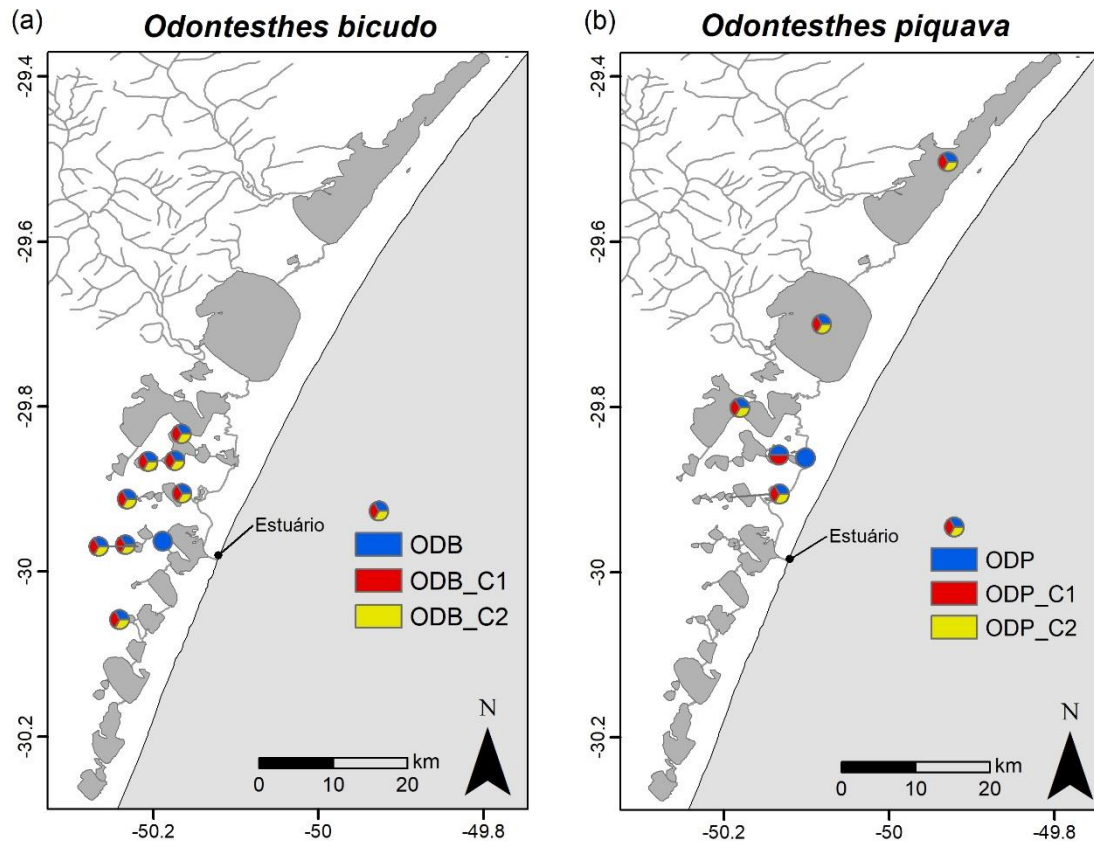
Já *O. ledae*, que possui distribuição restrita a porção sul do Sistema, a perda de área foi maior e representou aproximadamente 50% de perda para o cenário 1 (de 87.68 para 44.68 km<sup>2</sup>), e uma redução de sua ocorrência foi de dez para sete lagoas. Da mesma forma que *G. lacustris*, o status de conservação de *O. ledae* passa para ameaçada (EN) pela perda de área e redução de número de ocorrências já no primeiro cenário de salinização proposto. No cenário 2, o modelo prevê uma expansão de sua ocorrência para lagoas ao norte do Sistema Tramandaí. Se essas lagoas forem desconsideradas, visto que sua ocorrência é restrita ao subsistema ao sul de Tramandaí, se prevê um rearranjo em sua distribuição e *O. ledae* expande sua distribuição para outras três lagoas, ao mesmo tempo que ela é excluída de outras três. Esse rearranjo representa uma perda de área de 87.68 km<sup>2</sup> (cenário atual) para 78,53 km<sup>2</sup>.





**Figura 7** Distribuição observada e esperada de *Gymnogeophagus lacustris* (a) e *Odontesthes ledae* (b) diante de dois cenários de aumento de salinidade no Sistema Lacustre. Símbolos azuis representam a distribuição atual, vermelhos representam a distribuição no cenário 1 de salinização e em amarelo, o cenário 2.

Como *O. bicudo* e *O. piquava* não apresentaram relação com a CE, não foi possível modelar suas distribuições para os cenários de possível salinização do Sistema. Mas, como estas espécies não ocorrem em ambientes salinos é possível inferir que suas distribuições sejam reduzidas de nove e seis lagoas atualmente, para oito e cinco no cenário 1 e para oito e quatro no cenário 2, respectivamente (Tabela MS 1). Essas reduções previstas se baseiam na exclusão do registro de ocorrência dessas espécies em lagoas que aparecem com influência salina no cenário 1 e 2 e ignora a possibilidade de dispersão delas, servem apenas para ilustrar um possível cenário (Figura 8).



**Figura 8** Distribuição observada e esperada de *Odontesthes bicudo* (a) e *Odontesthes piquava* (b) diante de dois cenários de aumento de salinidade no Sistema Lacustre. Símbolos azuis representam a distribuição atual, vermelhos representam a distribuição no cenário 1 de salinização e em amarelo, o cenário 2.

## Discussão

Nossos resultados apontam para uma mudança na composição e distribuição de espécies de peixes devido ao aumento de salinidade inferido por projeções de alterações climáticas em um complexo sistema lacustre costeiro. Os efeitos das mudanças climáticas sobre a distribuição de espécies de peixes são, geralmente, relacionados com os efeitos do aumento da temperatura sobre os organismos (Jeppesen et al., 2010; Logez et al., 2012). Adicionamos com esse estudo a importância de também considerar os efeitos do aumento da salinidade, que é um fator chave para a distribuição dos organismos de água doce (Franco et al., 2019; Pérez-Ruzafa et al., 2007; Sosa-López et al., 2007). Mudanças na condição de salinidade tem sido registradas desde o processo de formação das lagoas costeiras que levaram cerca de 1000 - 5000 anos para se estabelecerem como dulcícolas (García-Rodríguez, 2006; Lima and Parise, 2020). Durante um cenário lento e gradual de elevação do nível do mar, como o ocorrido no passado,

algumas lagoas poderiam se movimentar para o interior do continente em um processo natural (Wit, 2011). No entanto, esse novo processo de salinização está ocorrendo de uma forma muito mais acelerada e é provável que muitas lagoas tornem-se salinas em um período de 50 e 80 anos (IPCC, 2019). Além disso, esse movimento interno dependeria das condições geomorfológicas e poderia ser dificultado pelas estruturas feitas pelo homem para proteger a terra de erosão e/ou inundações (Wit, 2011). Com a aceleração do processo de salinização é provável que algumas populações de peixes não tenham tempo suficiente para se readequarem e se dispersarem para novos ambientes. Essas consequentes perdas de espécies são descritas em nossos resultados, onde observamos que nos cenários projetados de aumento de salinidade as espécies de água doce tendem a reduzir sua abundância e a ficarem restritas a um número reduzido de lagoas. Essas reduções são ainda mais preocupantes quando as espécies endêmicas são consideradas.

A conectividade estuarina mostrou-se uma ferramenta capaz de ajudar na interpretação desses efeitos de salinidade, ainda que dados de salinidade medidos localmente possam ajudar a ajustar os modelos de predição das espécies. Nossos resultados mostram que mesmo num sistema lacustre complexo os efeitos do aumento do nível do mar podem refletir na biodiversidade aquática, mesmo estas lagoas não estando sujeitas a eventos de inundação marinhas e rompimento da barra arenosa provocada por eventos de ressaca (Figueiredo, 2011). É importante destacar que o processo de salinização não depende apenas da intrusão marinha. O aumento da captação de água para consumo humano e irrigação, atividades de mineração e remoção da vegetação nativa são descritos por afetarem o lençol freático e consequentemente a concentração de sais das águas superficiais (Cañedo-Argüelles et al., 2013; Dugan et al., 2017; Loitzenbauer and Bulhões Mendes, 2012). Com isso, nossos modelos de distribuição de espécies em cenários futuros de salinização podem passar uma ideia subestimada da situação por considerarem apenas a salinização das lagoas via intrusão marinha. Modelos mais robustos, que incluam outros fatores de origem antrópica, como urbanização e agricultura, adicionariam maior confiabilidade nas projeções. Mesmo incluindo apenas a projeção de aumento da salinidade com a intrusão salina nossos resultados evidenciam um cenário de provável perda de algumas espécies importantes para a beta diversidade do sistema.

Grandes valores de LCBD indicam sítios que possuem forte diferenciação em sua composição de espécies e podem possuir alto valor para estratégias de conservação (Legendre and De Cáceres, 2013). Em nossa área de estudo, duas das cinco lagoas que apresentaram LCBD significativo, apresentaram mudança de condição dulcícola para salina frente aos cenários 1 e 2 de mudanças da salinidade. Apesar dessas lagoas não possuírem uma riqueza de espécies alta (lagoa Traíra com nove espécies e lagoa B com seis), elas possuem singularidade significativa em

sua composição de espécies e uma perda em sua biodiversidade pode impactar negativamente a diversidade beta total do Sistema. Nós observamos que sítios com grandes valores de LCBD não são necessariamente os mais ricos em espécies (Figura 3), sendo essa tendência encontrada por outros estudos (Maloufi et al., 2016; Vilmi et al., 2017). No entanto, essa não é uma relação geral ou obrigatória, pois em outros ecossistemas um LCBD alto pode indicar sítios com combinações raras de espécies que merecem ser estudadas em mais detalhes (Legendre and De Cáceres, 2013). Num cenário pessimista de avanço em 800m do mar (Figueiredo, 2011) a lagoa Tramadaí, também com LCBD significativo, se descaracterizaria como lagoa e poderia se transformar em uma baía tendo suas características limnológicas e ecológicas totalmente alteradas.

Com relação ao SCBD, seu valor por si só não é suficiente para indicar valor de conservação das espécies (Vilmi et al., 2017). Nós utilizamos o SCBD apenas para selecionar as espécies que apresentam grande variação sobre a área de estudo e que contribuem para a diversidade beta total do Sistema. Com esta abordagem nós selecionamos 12 das 48 espécies registradas como importantes e avaliamos suas relações com a presença de salinidade e com os valores de CE observados e previstos. Observamos que *Mugil* sp. tem uma tendência de expansão para outras lagoas e aumento de sua abundância com o aumento da salinidade. No entanto, esta expansão precisa ser analisada com cautela. *Mugil* sp. é uma espécie diádroma que entra no sistema lacustre para se desenvolver. Tanto *Mugil liza* quanto *M. curema* (duas espécies que podem ocorrer no Sistema do Tramandaí) são espécies de interesse comercial e estão na lista de espécies sobre-explotadas ou ameaçadas de sobre-exploração (MMA, Instrução Normativa nº 5/2004). Além disso, estudos apontam para um declínio populacional da espécie devido à pressão da pesca (Haimovici and Cardoso, 2017). Quanto às espécies de água doce, apenas *Hyphessobrycon luetkenii* e *Geophagus brasiliensis* apresentaram relação com a CE e suas distribuições foram modeladas com os cenários 1 e 2. Em ambas as situações, suas abundâncias diminuíram e o modelo ainda sugere uma reorganização na distribuição delas, com algumas exclusões e expansões em suas ocorrências (Figura 6). Num cenário de mudanças climáticas com aumento da temperatura, muitas espécies podem migrar e se estabelecerem em novas distribuições geográficas que são compatíveis com seus requerimentos fisiológicos (Kuczynski et al., 2018). Por tanto, é plausível esperarmos que esse rearranjo também ocorra com relação ao aumento da salinidade no sistema hidrologicamente interconectado, representado pelas lagoas costeiras do sul do Brasil e que foi evidenciado por nossos modelos.

Espécies endêmicas são particularmente mais sensíveis às alterações ambientais visto que suas distribuições geralmente são mais restritas. A degradação e a perda de habitat das

espécies endêmicas as deixam vulneráveis à extinção a uma taxa muito maior do que às outras espécies (Işık, 2011). Nossos modelos gerados para as espécies endêmicas *G. lacustris* e *O. ledae* mostram uma reorganização e redução de suas distribuições. A redução da distribuição no cenário 1 já seria o suficiente para alterar a categoria de ameaça de *O. ledae* de quase ameaçada para ameaçada. Para *G. lacustris* o cenário 2 seria o mais catastrófico e colocaria a espécie na categoria de ameaçada. *G. lacustris* e *O. ledae* estiveram entre as doze espécies com maior importância para a beta diversidade do Sistema. Como mencionado anteriormente, o SCBD não pode ser utilizado sozinho para fins de conservação, mas quando utilizado em conjunto com outras informações de raridade e/ou endemismos ele torna a abordagem de conservação mais bem sucedida (Vilmi et al., 2017).

Os critérios de avaliação nacional de espécies ameaçadas subestima ou inadequadamente considera as mudanças climáticas como fator de ameaça. Nossos resultados demonstram que existe uma necessidade de avaliar a vulnerabilidade às mudanças climáticas e que esses critérios deveriam ser incluídos com mais clareza em protocolos de avaliação de espécies como os da IUCN (Jarić et al., 2018). As consequências das mudanças climáticas não são mais apenas previsões para um futuro distante. A aceleração dos processos e a perda da diversidade estão cada vez mais presentes e as projeções estão cada vez mais próximas da atualidade.

#### **Agradecimentos:**

Nós agradecemos ao PPG-Ecologia UFRGS e Nupem-UFRJ pelo suporte. O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001. SMH recebeu bolsa de pesquisa CNPq (process 305549/2018-9).

#### **Referências**

- Camara, E.M., Caramaschi, É.P., Di Dario, F., Petry, A.C., 2018. Short-Term Changes in Two Tropical Coastal Lagoons: Effects of Sandbar Openings on Fish Assemblages. *J. Coast. Res.* 341, 90–105. <https://doi.org/10.2112/JCOASTRES-D-16-00026.1>
- Cañedo-Argüelles, M., Kefford, B.J., Piscart, C., Prat, N., Schäfer, R.B., Schulz, C.J., 2013. Salinisation of rivers: An urgent ecological issue. *Environ. Pollut.* 173, 157–167. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2012.10.011>

- Carmona, F. de C., 2011. Salinidade da água e do solo e sua influência sobre o arroz irrigado. Universidade Federal do Rio Grande do Sul - UFRGS.
- Colombani, N., Mastrocicco, M., Giambastiani, B.M.S., 2015. Predicting Salinization Trends in a Lowland Coastal Aquifer: Comacchio (Italy). *Water Resour. Manag.* 29, 603–618. <https://doi.org/10.1007/s11269-014-0795-8>
- Dugan, H.A., Bartlett, S.L., Burke, S.M., Doubek, J.P., Krivak-Tetley, F.E., Skaff, N.K., Summers, J.C., Farrell, K.J., McCullough, I.M., Morales-Williams, A.M., Roberts, D.C., Ouyang, Z., Scordo, F., Hanson, P.C., Weathers, K.C., 2017. Salting our freshwater lakes. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 114, 4453–4458. <https://doi.org/10.1073/pnas.1620211114>
- ESRI, 2016. ArcGis Desktop v.10.4.
- Figueiredo, S.A.D.E., 2011. External forcing and internal controls on coastal response to climate change at Rio Grande do Sul, southern Brazil. PhD, Univ. Sydney 164.
- Franco, T.P., Neves, L.M., Araújo, F.G., 2019. Better with more or less salt? The association of fish assemblages in coastal lagoons with different salinity ranges. *Hydrobiologia* 828, 83–100. <https://doi.org/10.1007/s10750-018-3804-8>
- García-Rodríguez, F., 2006. Inferring paleosalinity trends using the chrysophyte cyst to diatom ratio in coastal shallow temperate/subtropical lagoons influenced by sea level changes. *Handb. Environ. Chem. Vol. 5 Water Pollut.* 36, 165–173. <https://doi.org/10.1007/s10933-006-0011-9>
- García-Seoane, E., Dolbeth, M., Silva, C.L., Abreu, A., Rebelo, J.E., 2016. Changes in the fish assemblages of a coastal lagoon subjected to gradual salinity increases. *Mar. Environ. Res.* 122, 178–187. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2016.10.005>
- Guimarães, T.D.F.R., Hartz, S.M., Becker, F.G., 2014. Lake connectivity and fish species richness in southern Brazilian coastal lakes. *Hydrobiologia* 740, 207–217. <https://doi.org/10.1007/s10750-014-1954-x>
- Haimovici, M., Cardoso, L.G., 2017. Long-term changes in the fisheries in the Patos Lagoon estuary and adjacent coastal waters in Southern Brazil. *Mar. Biol. Res.* 13, 135–150. <https://doi.org/10.1080/17451000.2016.1228978>
- Hasenack, H., Weber, E., 2010. Base cartográfica vetorial contínua do Rio Grande do Sul - escala 1:50.000. [https://doi.org/ISBN 978-85-63483-00-5](https://doi.org/ISBN%20978-85-63483-00-5) (livreto) e ISBN 978-85-63843-01-2 (DVD)

- ICMBio, 2018. Livro Vermelho da Fauna Brasileira Ameaçada de Extinção.
- IPCC, 2019. IPCC Special Report on the Ocean and Cryosphere in a Changing Climate, In press.  
<https://doi.org/https://www.ipcc.ch/report/srocc/>
- Işık, K., 2011. Rare and endemic species: why are they prone to extinction? *Turk. J. Botany* 35, 411–417. <https://doi.org/10.3906/bot-1012-90>
- IUCN, 2001. IUCN Red List Categories and Criteria: Version 3.1., World.  
<https://doi.org/10.9782-8317-0633-5>
- Jarić, I., Lennox, R.J., Kalinkat, G., Cvijanović, G., Radinger, J., 2018. Susceptibility of European freshwater fish to climate change: species profiling based on life-history and environmental characteristics. *Glob. Chang. Biol.* 448–458.  
<https://doi.org/10.1111/gcb.14518>
- Jeppesen, E., Meerhoff, M., Holmgren, K., González-Bergonzoni, I., Teixeira-de Mello, F., Declerck, S. a. J., De Meester, L., Søndergaard, M., Lauridsen, T.L., Bjerring, R., Conde-Porcuna, J.M., Mazzeo, N., Iglesias, C., Reizenstein, M., Malmquist, H.J., Liu, Z., Balayla, D., Lazzaro, X., 2010. Impacts of climate warming on lake fish community structure and potential effects on ecosystem function. *Hydrobiologia* 646, 73–90.  
<https://doi.org/10.1007/s10750-010-0171-5>
- Kaushal, S.S., Likens, G.E., Pace, M.L., Utz, R.M., Haq, S., Gorman, J., Grese, M., 2018. Freshwater salinization syndrome on a continental scale. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 201711234. <https://doi.org/10.1073/pnas.1711234115>
- Kuczynski, L., Legendre, P., Grenouillet, G., 2018. Concomitant impacts of climate change, fragmentation and non-native species have led to reorganization of fish communities since the 1980s. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 27, 213–222. <https://doi.org/10.1111/geb.12690>
- Legendre, P., De Cáceres, M., 2013. Beta diversity as the variance of community data: Dissimilarity coefficients and partitioning. *Ecol. Lett.* 16, 951–963.  
<https://doi.org/10.1111/ele.12141>
- Lima, L.G., Parise, C.K., 2020. Holocene coastal evolution of the transition from transgressive to regressive barrier in southern Brazil. *Catena* 185, 104263.  
<https://doi.org/10.1016/j.catena.2019.104263>
- Logez, M., Bady, P., Pont, D., 2012. Modelling the habitat requirement of riverine fish species at the European scale: Sensitivity to temperature and precipitation and associated uncertainty. *Ecol. Freshw. Fish* 21, 266–282. <https://doi.org/10.1111/j.1600->

0633.2011.00545.x

- Loitzenbauer, E., Bulhões Mendes, C.A., 2012. Salinity dynamics as a tool for water resources management in coastal zones: An application in the Tramandaí River basin, southern Brazil. *Ocean Coast. Manag.* 55, 52–62.  
<https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2011.10.011>
- Lopes, E.B., Ruiz, T.C.D., Anjos, F.A. dos, 2018. A ocupação urbana no Litoral Norte do Rio Grande do Sul, Brasil, e suas implicações no turismo de segunda residência. *Rev. Bras. Gestão Urbana* 10, 426–441. <https://doi.org/10.1590/2175-3369.010.002.ao03>
- Malabarba, L.R., Neto, P.C., Bertaco, V.A., Carvalho, T.P., Santos, J.F., Artioli, L.G.S., 2013. Guia de identificação dos peixes da bacia do Rio Tramandaí. *Via Sapiens* 140.  
<https://doi.org/10.13140/2.1.2444.7042>
- Maloufi, S., Catherine, A., Mouillot, D., Louvard, C., Couté, A., Bernard, C., Troussellier, M., 2016. Environmental heterogeneity among lakes promotes hyper  $\beta$ -diversity across phytoplankton communities. *Freshw. Biol.* 61, 633–645.  
<https://doi.org/10.1111/fwb.12731>
- Mantyka-Pringle, C.S., Martin, T.G., Moffatt, D.B., Linke, S., Rhodes, J.R., 2014. Understanding and predicting the combined effects of climate change and land-use change on freshwater macroinvertebrates and fish. *J. Appl. Ecol.* 51, 572–581.  
<https://doi.org/10.1111/1365-2664.12236>
- Pérez-Ruzafa, Á., Marcos, C., Pérez-Ruzafa, I.M., 2011. Recent advances in coastal lagoons ecology: Evolving old ideas and assumptions. *Transitional Waters Bull.* 5, 50–74.  
<https://doi.org/10.1285/i1825229Xv5n1p50>
- Pérez-Ruzafa, A., Mompeán, M.C., Marcos, C., 2007. Hydrographic, geomorphologic and fish assemblage relationships in coastal lagoons. *Hydrobiologia* 577, 107–125.  
<https://doi.org/10.1007/s10750-006-0421-8>
- Pérez-Ruzafa, A., Pérez-Ruzafa, I.M., Newton, A., Marcos, C., 2019. Coastal Lagoons : Environmental Variability , Ecosystem Complexity , and Goods and Services Uniformity, Coasts and Estuaries. Elsevier Inc. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-814003-1.00015-0>
- Schwarzbold, A., Schäfer, A., 1984. Gênese e Morfologia das Lagoas Costeiras do Rio Grande do Sul - Brasil. *Amazoniana* 9, 87–104.
- Socolar, J.B., Gilroy, J.J., Kunin, W.E., Edwards, D.P., 2016. How Should Beta-Diversity Inform Biodiversity Conservation? *Trends Ecol. Evol.* 31, 67–80.



<https://doi.org/10.1016/j.tree.2015.11.005>

Sosa-López, A., Mouillot, D., Ramos-Miranda, J., Flores-Hernandez, D., Chi, T. Do, 2007. Fish species richness decreases with salinity in tropical coastal lagoons. *J. Biogeogr.* 34, 52–61.

<https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01588.x>

Tan, L., Fan, C., Zhang, C., Zhao, X., 2019. Understanding and protecting forest biodiversity in relation to species and local contributions to beta diversity. *Eur. J. For. Res.* 138, 1005–

1013. <https://doi.org/10.1007/s10342-019-01220-3>

Valesini, F.J., Cottingham, A., Hallett, C.S., Clarke, K.R., 2017. Interdecadal changes in the community, population and individual levels of the fish fauna of an extensively modified

estuary. *J. Fish Biol.* 90, 1734–1767. <https://doi.org/10.1111/jfb.13263>

Vasconcelos, T.S., Prado, V.H.M., 2019. Climate change and opposing spatial conservation priorities for anuran protection in the Brazilian hotspots. *J. Nat. Conserv.* 49, 118–124.

<https://doi.org/10.1016/j.jnc.2019.04.003>

Vilmi, A., Karjalainen, S.M., Heino, J., 2017. Ecological uniqueness of stream and lake diatom communities shows different macroecological patterns. *Divers. Distrib.* 23, 1042–1053.

<https://doi.org/10.1111/ddi.12594>

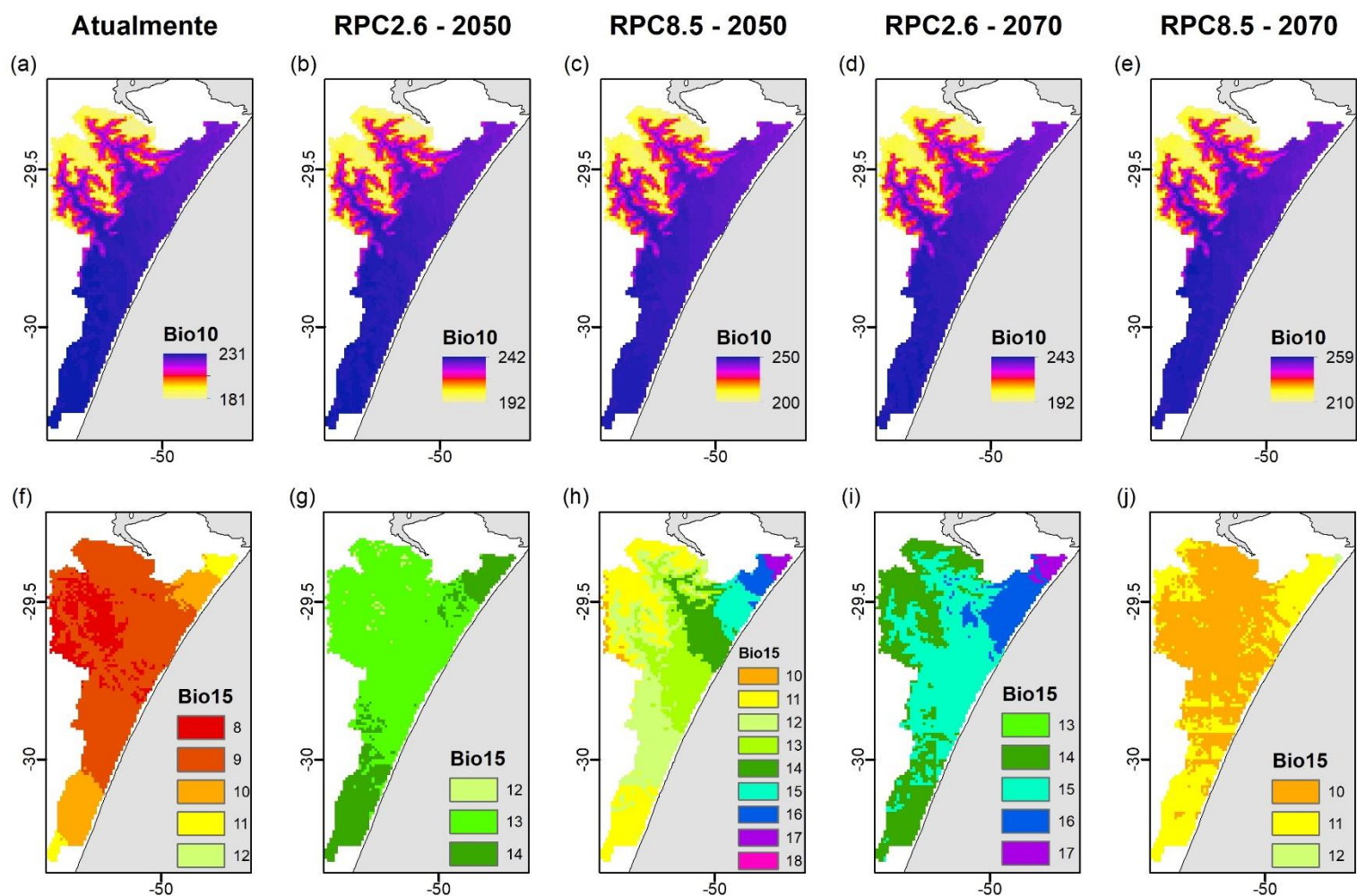
Whitfield, A.K., 2015. Why are there so few freshwater fish species in most estuaries? *J. Fish Biol.* 86, 1227–1250. <https://doi.org/10.1111/jfb.12641>

Wit, R. de, 2011. Biodiversity of Coastal Lagoon Ecosystems and Their Vulnerability to Global Change. *Ecosyst. Biodivers.* <https://doi.org/10.5772/24995>

Impacto do aumento do nível do mar sobre comunidades de peixes de lagoas costeiras no sul do Brasil

Taís de F. R. Guimarães, Fernando G. Becker, Ana Cristina Petry, Sandra M Hartz

Material Suplementar 1



**Figura MS 1** Valores de precipitação média anual (Bio 10) e sazonalidade de precipitação (Bio 15) para o Sistema Hidrográfico do rio Tramandaí considerando o cenário atual (a, f); cenários projetados para o ano de 2050 segundo o RCP2.6 (b, g) e RPC 8.5 ((c,h); e cenários projetados para 2070 segundo o RCP2.6 (d, i) e RPC 8.5 (e,j). Fonte: WorldCim (<https://www.worldclim.org/>)

## Impacto do aumento do nível do mar sobre comunidades de peixes de lagoas costeiras no sul do Brasil

Taís de F. R. Guimarães, Fernando G. Becker, Ana Cristina Petry, Sandra M Hartz

### Material Suplementar 2

**Tabela MS 1** Registros de ocorrência de *Gymnogeophagus lacustris* (GYL), *Odontesthes bicudo* (ODB), *O. ledae* (ODL) e *O. piquava* (ODP) nas lagoas do Sistema Hidrográfico do Rio Tramandaí. Sufixos -1 e -2 representam ocorrências projetadas para os cenários 1 (CE1) e 2 (CE2) de aumento da conectividade estuarina (CE). “\*” representa os registros obtidos no Species-link<sup>1</sup>.

ID	Nome_Lagoa	GYL	ODB	ODL	ODP	GYL-1	ODL-1	GYL-2	ODL-2	CE	CE1	CE2
2	Itapeva	1*	0	0	1*	1	0	1	0	0.200	0.206	0.209
5	Quadros	1*	0	0	1*	1	0	1	0	0.208	0.220	0.226
6	Ramalhete	1	0	0	0	1	0	1	0	0.000	0.000	0.000
7	Negra	1	0	0	0	1	0	1	0	0.209	0.223	0.230
8	Malvas	1	0	0	1*	1	0	1	0	0.213	0.236	0.253
9	Peixoto	1*	0	0	0	1	0	1	0	0.208	0.221	0.228
10	Marcelino	1	0	0	0	1	0	1	0	0.207	0.212	0.225
12	Passo	1	0	0	1	0	1	1	0	0.223	1.000	1.000
13	Caieira	1	0	0	1	0	0	1	0	0.218	0.266	1.000
14	Lessa1	1	1	0	0	0	0	1	0	0.216	0.250	0.293
15	Traira	1	1	0	0	1	0	1	0	0.214	0.240	0.258
16	Caconde	1*	1*	0	0	1	0	1	0	0.212	0.233	0.246
18	Veados	1	1	0	0	0	0	1	0	0.234	0.244	0.244
19	RincaoB	0	0	0	1	1	0	1	0	0.230	0.234	0.234
20	RincaoA	1	0	0	0	1	0	1	0	0.229	0.232	0.232
21	Inacio	1	0	0	0	1	0	1	0	0.227	0.227	0.227
22	Horacio	1	1	0	0	1	0	1	0	0.225	0.225	0.225
23	Fazenda_lpe	1	0	0	0	1	0	1	0	0.000	0.000	0.000
24	Tramandai	0	0	1*	0	0	1	0	1	1.000	1.000	1.000
26	A	1	1	0	0	0	1	0	1	0.274	1.000	1.000
28	Emboaba	1*	1*	0	0	1	0	1	0	0.235	0.242	0.242
29	Emboabinha	1*	1*	0	0	1	0	1	0	0.230	0.236	0.236
30	Custodias	0	0	1	0	0	1	0	1	0.309	1.000	1.000
32	Gentil	0	0	1	0	0	1	0	1	0.255	1.000	1.000
33	Tapera_Sul	1	0	0	0	0	1	0	1	0.240	0.282	1.000

ID	Nome_Lagoa	GYL	ODB	ODL	ODP	GYL-1	ODL-1	GYL-2	ODL-2	CE	CE1	CE2
34	Prainha	1	1*	0	0	0	0	0	1	0.232	0.251	0.274
35	Manoel_Nunes	1	0	1	0	0	1	0	1	0.241	0.290	1.000
36	Fortaleza	0	0	1*	0	0	0	0	1	0.235	0.261	1.000
37	Lessa2	0	0	1	0	0	0	0	1	0.229	0.245	0.302
38	Suzana	1	0	1	0	1	0	0	0	0.225	0.238	0.265
39	Cidreira	1	0	1*	0	1	0	0	1	0.228	0.243	0.321
40	Cerquinha_Norte	1*	0	1*	0	1	0	0	0	0.222	0.231	0.251
41	Cerquinha_Sul	1*	0	1*	0	1	0	0	0	0.220	0.229	0.245

<sup>1</sup> SpeciesLink. 2018. Sistema de Informação Distribuído para Coleções Biológicas: a Integração do Species Analyst e do SinBiota (FAPESP). Centro de Referência em Informação Ambiental-CRIA. <http://splink.cria.org.br/> (Last accessed 10/10/2018). UFRGS: Coleção de Peixes, Universidade Federal do Rio Grande do Sul

# **Diversidade de ictiofauna em lagoas costeiras na costa atlântica da América do Sul: fatores históricos, contemporâneos e mudanças climáticas**

## **Considerações finais**

Nesta tese, procurei entender como os fatores históricos, contemporâneos e de mudanças climáticas atuam sobre a diversidade de peixes em lagoas costeiras. As relações entre estes fatores e a ictiofauna foram abordadas em três capítulos independentes que juntos complementam o conhecimento sobre a diversidade de peixes em lagoas costeiras. Os capítulos foram abordados em diferentes escalas de observação (continental, regional e local) e com diferentes componentes da diversidade (diversidade beta e alfa).

Os resultados do capítulo um demonstram que em sistemas lacustres costeiros o turnover de espécies dentro de uma ecorregião pode ser tão grande quanto entre ecorregiões (Figura.1 do Apêndice S3 do Capítulo 1) e isso demonstra que além do efeito espacial, o efeito ambiental histórico também tem importância. Nestes ambientes costeiros a evolução das lagoas para ambientes dulcícolas foi gradual e de forma independente entre as lagoas (García-Rodríguez, 2006). Dessa forma, lagoas que hoje possuem características semelhantes podem ter evoluído à condição dulcícola em diferentes momentos. Assim, além da capacidade de dispersão, os organismos também experimentaram diferentes condições limnológicas que favoreceram ou não sua dispersão e persistência no local. É importante destacar que, para o sistema costeiro estudado, as mesmas variáveis contemporâneas avaliadas no capítulo 1 (por exemplo, área da lagoa, forma, salinidade) também exerciam influência sobre a ictiofauna no passado em uma provável configuração diferente da atual (Figura 2 do Capítulo 1). No entanto, não existem trabalhos sobre a configuração morfológica passada das mesmas e trabalhos sobre paleosalinidades são restritos a apenas algumas lagoas costeiras (García-Rodríguez, 2006). Além disso, avaliar efeitos de fatores históricos sobre padrões de comunidade observados atualmente é um desafio para a Ecologia. Abordagens de comunidades com registros de presença atuais são geralmente utilizadas para detectar padrões contemporâneos e as abordagens genéticas de populações complementam o conhecimento com a reconstrução histórica (Bonada et al., 2009). No entanto, a análise de diversidade genética numa ampla escala geográfica e com um alto turnover de espécies demanda um alto custo financeiro para coleta e para análise molecular. Assim, para área de estudo da tese, os trabalhos de genética de populações de Baggio et al., (2017), Thomaz et al. (2015) e Tschá, Bachmann, Abilhoa, & Boeger (2017) nos dão subsídios

para inferir sobre os processos de dispersão ocorridos durante o UMG e nos dão evidências da potencial dispersão dos peixes pelas conexões estabelecidas durante o UMG.

Para o capítulo dois, nossos resultados demonstram que há uma tendência de perda de ictiofauna com o aumento da conversão da paisagem para agricultura e urbanização. Esses usos do solo são descritos por potencialmente prejudicarem a qualidade e disponibilidade de habitats para peixes (Jennings et al., 2009). Nossos resultados complementam esse conhecimento adicionando a informação de que os efeitos dessas alterações da paisagem são melhor interpretados quando avaliados conjuntamente com sua periodicidade no tempo, por exemplo, porcentagem de cobertura agrícola e seu coeficiente de variação ao longo do tempo. Nós consideramos a variação de agricultura e urbanização em um intervalo de aproximadamente 10 anos e, apesar de algumas espécies de peixes terem um ciclo de vida maior ou próximo a esse período (Haimovici & Cardoso, 2017), nós conseguimos detectar a influência desses fatores sobre a riqueza de peixes em lagoas costeiras (Figura 5 do Capítulo 2). Algumas limitações são observadas neste capítulo e abordagens futuras talvez possam reconsiderar algumas questões como, por exemplo, a classificação das espécies quanto ao uso preferencial do habitat considerando apenas o comportamento de indivíduos adultos e/ou o aumentar a periodicidade temporal na obtenção das variáveis de cobertura do solo, também pode-se testar outros índices para a análise temporal de mudança de cobertura do solo. Outra possibilidade seria avaliar as características de uso do habitat por meio de atributos funcionais (Hartz et al., 2019) que complementariam ainda mais o conhecimento dos efeitos destes impactos sobre a ictiofauna de lagoas costeiras.

Já, o capítulo 3, traz uma reflexão de que mudanças significativas na biodiversidade podem acontecer num curto período de tempo. Apesar de ser um estudo local, o capítulo 3 representa um primeiro passo para quantificar a vulnerabilidade da ictiofauna lacustre às mudanças climáticas na região sul do Brasil. As lagoas do litoral norte do Rio Grande do Sul representam o sistema lacustre mais complexo da costa atlântica da América do Sul e o único com presença de espécies endêmicas restritas às lagoas. A velocidade com que as mudanças climáticas vem atuando e são projetadas pode superar a capacidade de algumas espécies se deslocarem para habitats adequados. A migração interna das lagoas, ou seja, a expansão e contração da superfície das lagoas para o interior do continente, foi um fenômeno natural durante os períodos de elevação do nível do mar no passado. No entanto, este movimento depende das condições geomorfológicas e físicas da paisagem e pode ser dificultado por estruturas feitas pelo homem para proteger o solo de erosão e/ou inundações (Wit 2011). Os modelos utilizados neste estudo consideraram apenas a salinização via intrusão da água marinha

e os resultados, apesar de importantes, subestimam o real impacto das mudanças climáticas que, aliadas com alterações do uso e cobertura do solo, podem ser potencializadas (Mantyka-Pringle, Martin, Moffatt, Linke, & Rhodes, 2014). Avaliações futuras devem considerar também a expansão urbana que, no capítulo 2, foi observado manter uma tendência de aumento ao redor das lagoas (Figura 2 do Capítulo 2).

Dentro da área de estudo desta tese, 14 lagoas estão inseridas em duas unidades de conservação: uma no Parque Nacional da Lagoa do Peixe (RS) e 13 no Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba (RJ). Apesar desta aparente proteção, estes ambientes podem ser severamente afetados pelos efeitos das mudanças climáticas que podem atuar sobre o aumento da periodicidade dos eventos de ressacas marinhas que rompem a barra arenosa e conectam as lagoas com o mar (Camara, Caramaschi, Di Dario, & Petry, 2018), além do fato de que o aumento do nível do mar nessas regiões pode inundar estas lagoas, visto que muitas delas estão a menos de 300m da linha da praia (Petry et al., 2016). Neste cenário de aumento da degradação dos habitats lacustres costeiros e a potencialização e aceleração de seus efeitos com as mudanças climáticas, estratégias de conservação multidisciplinares incluindo conhecimento científico, órgãos governamentais e privados, e o conhecimento local sejam necessárias para minimizar as ameaças (Esteves et al., 2008). Além disso, ações de manejo e remoção de estressores antrópicos não climáticos, restauração da heterogeneidade ambiental são algumas medidas que podem atingir estrategicamente espécies e ambientes vulneráveis.

## Referências

- Baggio, R. A., Stoiev, S. B., Spach, H. L., & Boeger, W. A. (2017). Opportunity and taxon pulse: the central influence of coastal geomorphology on genetic diversification and endemism of strict estuarine species. *Journal of Biogeography*, *44*(7), 1626–1639. <https://doi.org/10.1111/jbi.12934>
- Bonada, N., Múrrria, C., Zamora-Muñoz, C., El Alami, M., Poquet, J. M., Puntí, T., ... Prat, N. (2009). Using community and population approaches to understand how contemporary and historical factors have shaped species distribution in river ecosystems. *Global Ecology and Biogeography*, *18*(2), 202–213. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2008.00434.x>
- Camara, E. M., Caramaschi, É. P., Di Dario, F., & Petry, A. C. (2018). Short-Term Changes in Two Tropical Coastal Lagoons: Effects of Sandbar Openings on Fish Assemblages. *Journal of Coastal Research*, *34*(1), 90–105. <https://doi.org/10.2112/JCOASTRES-D-16-00026.1>
- Esteves, F., Caliman, A., Santangelo, J., Guariento, R., Farjalla, V., & Bozelli, R. (2008). Neotropical

- coastal lagoons : An appraisal of their biodiversity , functioning , threats and conservation management. *Braz*, 68, 967–981.
- García-Rodríguez, F. (2006). Inferring paleosalinity trends using the chrysophyte cyst to diatom ratio in coastal shallow temperate/subtropical lagoons influenced by sea level changes. *Handbook of Environmental Chemistry, Volume 5: Water Pollution*, 36(2), 165–173. <https://doi.org/10.1007/s10933-006-0011-9>
- Haimovici, M., & Cardoso, L. G. (2017). Long-term changes in the fisheries in the Patos Lagoon estuary and adjacent coastal waters in Southern Brazil. *Marine Biology Research*, 13(1), 135–150. <https://doi.org/10.1080/17451000.2016.1228978>
- Hartz, S. M., Rocha, E. A., Brum, F. T., Luza, A. L., Guimarães, T. de F. R., & Becker, F. G. (2019). Influences of the area, shape and connectivity of coastal lakes on the taxonomic and functional diversity of fish communities in Southern Brazil. *Zoologia*, 36, 1–12. <https://doi.org/10.3897/zoologia.36.e23539>
- Jennings, M. J., Emmons, E. E., Hatzenbeler, G. R., Bozek, M. A., Jennings, M. J., Emmons, E. E., & Hatzenbeler, G. R. (2009). Is Littoral Habitat Affected by Residential Development and Land Use in Watersheds of Wisconsin Lakes ? *Lake and Reservoir Management*, 19(3), 272–279. <https://doi.org/10.1080/07438140309354092>
- Mantyka-Pringle, C. S., Martin, T. G., Moffatt, D. B., Linke, S., & Rhodes, J. R. (2014). Understanding and predicting the combined effects of climate change and land-use change on freshwater macroinvertebrates and fish. *Journal of Applied Ecology*, 51(3), 572–581. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12236>
- Petry, A. C., Guimarães, T. F. R., Vasconcellos, F. M., Hartz, S. M., Becker, F. G., Rosa, R. S., ... Di Dario, F. (2016). Fish composition and species richness in eastern South American coastal lagoons: additional support for the freshwater ecoregions of the world. *Journal of Fish Biology*, 89(1), 280–314. <https://doi.org/10.1111/jfb.13011>
- Thomaz, A. T., Malabarba, L. R., Bonatto, S. L., & Knowles, L. L. (2015). Testing the effect of palaeodrainages versus habitat stability on genetic divergence in riverine systems: Study of a Neotropical fish of the Brazilian coastal Atlantic Forest. *Journal of Biogeography*, 42(12), 2389–2401. <https://doi.org/10.1111/jbi.12597>
- Tschá, M. K., Bachmann, L., Abilhoa, V., & Boeger, W. A. (2017). Past connection and isolation of catchments: The sea-level changes affect the distribution and genetic variability of coastal freshwater fishes. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 190, 31–39.