



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



Dissertação de Mestrado

Diversidade funcional em comunidades de peixes lagunares no sul do Brasil

Elise Amador Rocha

Porto Alegre, março de 2014

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

Diversidade funcional em comunidades de peixes lagunares no sul do Brasil

Elise Amador Rocha

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

Orientador: Profa. Dra. Sandra Maria Hartz

Comissão Examinadora

Prof^a. Dr^a. Ana Cristina Petry - UFRJ
Prof. Dr. João P. Vieira Sobrinho - FURG
Prof. Dr. Leandro Duarte - UFRGS

Porto Alegre, março de 2014

Dedico esse trabalho à minha mãe,
pelo exemplo de força e pelo apoio
e carinho em todas minhas decisões.

Agradecimentos

Agradeço primeiramente à CAPES pela minha bolsa de mestrado, ao CNPq pelo financiamento dos projetos 306816/2010-5 (Prof^a. Dra. Sandra Hartz) e 483873/2007-1 (Prof. Dr. Fernando G. Becker). Ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia/UFRGS pela formação e viabilidade do projeto, e ao Ceclimar pelo apoio logístico e acolhimento.

Agradeço à minha orientadora, Prof^a. Sandra M. Hartz, e ao Prof. Fernando G. Becker, pelos ensinamentos, sugestões e críticas, pois foram determinantes para a qualidade deste trabalho e para a minha formação.

A todas as pessoas que nos ajudaram no campo: Taís, Lucas, Renato, Gustavo, Aline, Luiz, Rodrigo, Felipe, Bruna e Amanda. Ao motorista Marcelo e ao Senhor Osvaldo, sem vocês este trabalho não teria sido possível!

Um agradecimento especial à Raquel, que ficou muitas e longas tardes no laboratório me ajudando a medir peixes, e se tornou uma grande amiga. E à Taís Guimarães, responsável pelas metodologias de geoprocessamento deste trabalho.

Ao Prof. Luiz Malabarba e ao Juliano Ferrer (laboratório de Ictiologia da UFRGS), pela ajuda na identificação de algumas espécies e permissão ao uso da coleção científica.

Ao meus queridos colegas do laboratório de ecologia de comunidades: Lucilene, Amanda, André Teló, Ronei, André, Jan, Fernanda. Muito obrigada pela companhia, ajuda com análises, sugestões e amizade. Vocês são demais!

À minha turma de mestrado, pelo carinho, amizade e companhia: Dirleane, Fernando, Camila, Ane, Lucilene, Luciana, Isa, Laís, Roberto, André, Moisés, Elisa, e Daniela. A todos os colegas, não só do mestrado, que estiveram comigo no PPG Ecologia: Anaclara, Carolina, Renato, Vanderlei, Larissa, Diógenes, Guilherme, Fernanda Teixeira, Fernanda Brum e muitos outros.

Também não poderia deixar de agradecer muito à minha família, especialmente à minha mãe, Jandira, à minha irmã Geisa, meu pai, Mário, e meu cunhado, Luis. Vocês sempre me apoiaram incondicionalmente, e sem vocês nada disso teria sido possível. Agradeço também a todos os meus tios e tias, principalmente meus padrinhos Janete e Sérgio, pelo carinho e exemplo. Também aos meus avôs Janira e Ademar, amo muito vocês.

Aos melhores amigos do mundo: Fernanda Flores, Bárbara, Luísa, Vítor e Fabrício. E especialmente ao Leonardo e à Bruna, a companhia de vocês é imprescindível em todos os momentos da minha vida e sempre será. Obrigada pelo apoio, carinho e amizade.

Por último, agradeço a todas aquelas pessoas que de alguma maneira me ajudaram e foram importantes para que o mestrado corresse bem e para que eu cumprisse essa etapa com sucesso e, porventura, eu tenha esquecido de mencionar aqui.

Muito Obrigada!

Resumo

Os paradigmas da teoria de metacomunidades atribuem diferentes graus de importância à dispersão, filtros ambientais, interações bióticas e processos estocásticos na organização de comunidades. Incluir atributos funcionais em conjunto com aspectos espaciais da estrutura da paisagem pode resultar em uma poderosa ferramenta para a investigação dos diferentes processos que atuam na organização de comunidades biológicas. Neste estudo, utilizamos o potencial de análise e de levantamento de hipóteses que os atributos funcionais proporcionam em uma metacomunidade de peixes, formada por 37 lagoas em uma bacia hidrográfica na região costeira do sul do Brasil (29°37' a 30°30' de latitude Sul e 49°74' a 50°24' de longitude Oeste). Os objetivos deste trabalho foram identificar qual é a relação entre a diversidade taxonômica com índices de redundância e diversidade funcional. Também verificar se variáveis espaciais são determinantes na variação de índices funcionais, e das composições taxonômica e funcional, e se ocorrem padrões de convergência e de divergência de atributos. Através de sistemas de informação geográfica (imagens Spot e Landsat-TM5), estas lagoas foram mapeadas e delas foram obtidas variáveis estruturais (área, forma, distância do mar, coeficiente de variação da área, conectividade primária e conectividade estuarina). Os dados da ictiofauna foram obtidos através de amostragem padronizada, utilizando-se redes de espera, e uma série de atributos relacionados às habilidades de dispersão e de uso de recursos alimentares foram tomados. A diversidade taxonômica demonstrou ser fortemente correlacionada com a redundância e a diversidade funcional. Os modelos que melhor explicam a redundância funcional são aqueles que incluíram a forma e o coeficiente de variação da área das lagoas, mas a diversidade funcional não foi predita significativamente por nenhuma variável espacial. Não foram encontrados padrões de convergência e de divergência de atributos, e lagoas semelhantes em suas características espaciais não possuem composição funcional similar. Nossos resultados sugerem que o paradigma neutro de metacomunidades é a abordagem que melhor explica a estruturação deste sistema, o qual prediz equivalência funcional entre espécies.

Palavras-chave: lagoas costeiras, filtros ambientais, similaridade limitante, paradigma neutro, sistema de informações geográficas

Abstract

The metacommunity theory paradigms attribute different degrees of importance to dispersal, environmental filtering, biotic interactions and stochastic processes in community assembly. To include the jointly use of functional traits with the spatial aspects of landscape structure could result in a powerful tool for the investigation of the different processes involved in the organization of biological communities. In this study, we used the potential of analysis and survey of hypotheses that functional traits provide in a fish metacommunity, composed by 37 lagoons in a river basin in the coastal region of southern Brazil (29°37' to 30°30' south latitude and 49°74' to 50°24' west longitude). The aims of this work were to identify the relation between taxonomic diversity indices with redundancy and functional diversity. Also, it was verified if spatial variables are determinants for the variation in functional indices, taxonomic and functional composition of fishes. We also look for trait convergence and trait divergence assembly patterns. Through geographic information systems (Spot e Landsat-TM5 images), these lagoons were mapped and were quantified structural variables (area, shape, distance to the ocean, coefficient of variation of area, primary connectivity and estuarine connectivity). Ichthyofauna data were obtained through standardized sampling, using gillnets, and a set of traits related to dispersal abilities and use of food resource were obtained. The taxonomic diversity showed to be strongly correlated with functional diversity and redundancy. The models that best explain the functional redundancy are those involving the shape and area variation coefficient, however, the functional diversity was not significantly predicted by any spatial variable. We did not find trait convergence and trait divergence assembly patterns, and lagoons that share similar spatial features do not have similar functional composition. Our results suggest that the neutral metacommunity paradigm is the approach which has the best explanation for the structure of this system, which predicts functional equivalence among species.

Keywords: coastal lagoons, environmental filters, limiting similarity, neutral paradigm, geographic information system

SUMÁRIO

Resumo	6
Abstract	7
Lista de Figuras	9
Lista de Tabelas	10
INTRODUÇÃO GERAL	11
Referências	15
CAPÍTULO 1 Variáveis de paisagem e suas influências sobre a redundância e diversidade funcional em uma metacomunidade de peixes	22
Resumo	23
Abstract	24
Introdução	25
Métodos	29
Área de estudo	29
Dados da ictiofauna	31
Variáveis de paisagem	33
Análise de dados	35
Resultados	38
Discussão	43
Referências	48
CONSIDERAÇÕES FINAIS	60
Referências	62
ANEXOS	63

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1** Localização do sistema de lagoas da bacia do rio Tramandaí, Rio Grande do Sul, Brasil. 30
- Figura 2** Atributos morfológicos medidos em peixes pertencentes às lagoas costeiras do sistema estudado: Ls, comprimento padrão; Lt, comprimento total; Bd, altura do corpo; D, diâmetro do olho; Og, abertura bucal; Cl, comprimento da nadadeira caudal; Cd, altura da nadadeira caudal; Pl, comprimento da nadadeira peitoral; Pd, altura da nadadeira peitoral. 33
- Figura 3** Valores de diversidade funcional (Q), diversidade taxonômica (D) e redundância funcional (R), apresentadas pela ictiofauna das lagoas. A variável explicativa área sofreu transformação logarítmica. 38
- Figura 4** Relações (a-c) entre diversidade funcional, diversidade taxonômica e redundância funcional em uma metacomunidade de peixes no sul do Brasil. Foram utilizados o índice de Gini-Simpson para o cálculo da diversidade taxonômica (D), entropia quadrática de Rao para diversidade funcional (Q) e a redundância como a diferença entre os dois ($R = D - Q$). Os valores de significância foram obtidos por testes de permutação. Os números representam as lagoas e podem ser conferidos na Figura 1. 39
- Figura 5** Representação gráfica da análise de regressão múltipla das variáveis Forma e CVA predizendo a variação na redundância funcional. Cada círculo simboliza uma lagoa e o plano em vermelho representa a reta de ajuste do modelo. $R^2_{\text{ajust}} = 0.146$, $P = 0.026$ 41

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 Descrição das variáveis de paisagem obtidas através de geoprocessamento. **34**

Tabela 2 Coeficientes de correlação entre as variáveis de paisagem estão abaixo da diagonal principal. Acima da diagonal principal encontram-se os níveis de significância das correlações, calculados através de testes de permutação. **40**

Tabela 3 Akaike Information Criteria (AIC) dos modelos de regressão linear múltipla para redundância e diversidade funcional. Valores de R^2 e P são mostrados apenas para o grupo 1 de variáveis explicativas e com $\Delta_i < 2$ **41**

Introdução Geral

Segundo Walker (1992), o declínio da biodiversidade inclui todas as mudanças que operam na redução ou simplificação da heterogeneidade biológica. Esta heterogeneidade abrange desde a plasticidade fenotípica dos indivíduos, a variação genética entre populações, a riqueza de espécies, a diversidade alfa e beta, a diversidade de comunidades (número, tamanho e distribuição espacial de comunidades), a diversidade funcional e todos os muitos outros aspectos da heterogeneidade biológica. O declínio de qualquer um destes descritores resultaria em uma simplificação e, portanto, em perda de biodiversidade. Muitos autores têm considerado que o principal impacto da perda global de biodiversidade seja mais relacionado à perda de grupos funcionais do que a de grupos taxonômicos (Chapin et al., 2000; Tilman, 2000; Duffy et al., 2001).

O interesse pela diversidade funcional vem crescendo muito nos últimos anos, em diversos campos de estudo da ecologia e em vários grupos taxonômicos, sugerindo que o conceito está ganhando importância (Cianciaruso et al., 2009). Ao longo da história do estudo ecológico e biológico, sempre houve o reconhecimento da importância dos atributos das espécies e como se daria a interação entre eles com o ambiente, mas o uso de atributos mensuráveis em ecologia se expandiu fortemente apenas mais recentemente (Cadotte et al 2011). Dependendo dos tipos de atributos medidos, é possível quantificar aspectos reveladores da biologia do conjunto de espécies presente em uma comunidade, podendo ser físicos (e.g. morfologia dentaria de predadores, morfologia foliar); fenológicos ou temporais (e.g. época de floração e frutificação, duração de estágios larvais); comportamentais (e.g. forrageamento diurno ou noturno, padrões de migração); alimentares (e.g. dieta ou categoria trófica); bioquímicos (e.g. rota fotossintética, presença de metabólitos secundários, composição química foliar), entre outros.

Sendo assim, pode-se concluir que análises funcionais são capazes de medir atributos ecologicamente relevantes das espécies, podendo quantificar desempenho (fitness) e/ou uso de recursos no ambiente. Estas análises fornecem uma descrição de biotas baseada majoritariamente em suas características ecológicas ao invés de taxonômicas (Steneck & Dethier, 1994). Tilman (2001) define a diversidade funcional como “o valor e a variação das espécies e de suas características que influenciam o funcionamento das comunidades”. Desta forma, medir a diversidade funcional significa

medir a diversidade de características funcionais, que são componentes dos fenótipos dos organismos que influenciam os processos na comunidade (Petchey & Gaston, 2006; Cianciaruso et al., 2009). Desta maneira, o estudo da diversidade funcional pode ajudar a elucidar os processos que determinam o funcionamento das comunidades, já que é um conceito que une organismos em comunidades por meio de mecanismos como complementaridade no uso de recursos e facilitação (Petchey & Gaston, 2006). Uma vasta gama de questões ecológicas importantes pode ser abordada através da diversidade funcional, questões como regras de montagem, gradientes de diversidade (funcional) e até mesmo a teoria neutra de Hubbell (2001) podem ser investigadas com essa abordagem. É possível, por exemplo, testar se os filtros ambientais ou a competição são processos determinantes na organização das comunidades (Cianciaruso et al., 2009).

A análise da diversidade funcional pode também facilitar a síntese entre a ecologia de comunidades e a ecologia de ecossistemas, pois o mapeamento de atributos morfológicos e fisiológicos das comunidades facilita conexões que podem evoluir para uma abordagem ecossistêmica (McGill et al., 2006). Já que se acredita que os atributos das espécies influenciam tanto a sua coexistência, quanto a função dos ecossistemas dos quais elas fazem parte (Cadotte et al., 2011). Desta forma, o estudo e a avaliação da diversidade funcional podem ser usados como ferramentas para prever as consequências funcionais da mudança biótica de causa antrópica (Chapin et al., 2000), pois ao se medir a diversidade funcional de uma dada região, estaria sendo medida a quantidade de nichos e funções apresentadas pela biodiversidade da área. Além disso, a ênfase nas relações funcionais entre variáveis quantitativas permite a identificação de padrões gerais e, portanto, de previsão (McGill et al., 2006). Ecólogos com frequência precisam fazer afirmações preditivas a fim de auxiliar em decisões de políticas públicas (Calder, 2000).

Sob a perspectiva teórica acima, alguns estudos já vem utilizando o potencial de análise e de levantamento de hipóteses que atributos funcionais proporcionam em comunidades de peixes. Grande parte deles em regiões temperadas, principalmente em países europeus (Lamouroux et al., 2002; Dumay et al., 2004; Santoul et al., 2005; Irz et al., 2007; Mouillot et al., 2007; Mason et al., 2007; Diaz et al., 2008; Mason et al., 2008; Erös et al., 2009; Logez et al., 2010; Brind'Amour et al., 2011; Albouy et al., 2011; Buisson et al., 2013; Villéger et al., 2013). Especificamente para a região Neotropical, foram desenvolvidos os estudos de Halpern & Floeter (2008), para

espécies de recifes de corais, e de Mérigoux et al. (2001), Willis et al. (2005), Ferreira & Petrere Jr. (2009), e Pease et al. (2012) para espécies de riachos, e de Villéger et al. (2010, 2012) para espécies estuarinas. Para a investigação de padrões e processos na estrutura metacomunidades neotropicais de peixes em lagoas, utilizando a abordagem da diversidade funcional, há apenas os trabalhos de Layman et al. (2005), Mouchet et al. (2013) e Canavero et al. (2013).

As lagoas costeiras neotropicais são ecossistemas produtivos e de alta biodiversidade. Na América do Sul, aproximadamente 12% da faixa costeira corresponde a ambientes lagunares (Esteves et al., 1984). O Estado do Rio Grande do Sul possui o maior número de lagoas costeiras do Brasil, além de ser o terceiro estado com o maior volume de água doce disponível. A planície costeira possui cerca de 37.000 km² de área, 640 km de extensão e mais de 100 corpos de água que representam 39% da área total (Delaney, 1965). Especificamente para o sistema do rio Tramandaí, localizado entre as coordenadas 29°37' a 30°30' de latitude sul e 49°74' a 50°24' de longitude oeste, ocorre uma sequência de 41 lagoas rasas e de formação geológica recente, com diferentes graus de interconexão (Schwarzbold & Schäfer, 1984). Esta e outras bacias costeiras do sul do Brasil comportam faunas altamente endêmicas (Langeani et al., 2009). No entanto, por estes corpos estarem inseridos em uma região densamente povoada, sofrem grande pressão antrópica e conseqüentes impactos a sua biodiversidade (Messerli & Ehlers, 1998; Calliari et al., 2000). Alterações na diversidade e estrutura de comunidades podem romper as funções ecológicas que elas desempenham (Hughes et al., 2003).

Corpos lagunares podem ser classificados quanto a propriedades da paisagem, levando em consideração principalmente a área, forma e grau de conectividade entre eles e com o oceano (Becker et al., 2009). Diversos estudos já evidenciaram que as características de contexto de uma lagoa na paisagem (tipos de mancha, contatos e conectividade) influenciam as comunidades aquáticas presentes, tanto diretamente através da estrutura física do hábitat, e indiretamente através de processos como a dispersão de indivíduos e espécies, fluxo gênico e invasão de espécies exóticas (Magnuson et al., 1998; Magnuson & Kratz, 2000; Olden et al., 2001; Mehner et al., 2005; Heino & Muotka, 2006; Medina & Vieira, 2007; Dodson et al., 2009). Se considerarmos um cenário onde as diferentes espécies de peixes presentes em uma metacomunidade possuem habilidades dispersivas diferentes, em conjunto com variações temporais e espaciais sobre a conectividade do hábitat, poderíamos esperar

que nem todas as manchas de hábitat, que são localmente e regionalmente adequadas para possuírem todo o pool de espécies, sejam de fato ocupadas ao mesmo tempo (Peres-Neto & Cumming, 2010). Considerando esta abordagem, o sistema de lagoas costeiras da bacia do rio Tramandaí torna-se um ótimo modelo para o estudo dos paradigmas da teoria de metacomunidades (Leibold et al., 2004). Já que estes paradigmas atribuem diferenças em relação às habilidades competitivas e de fitness, além de como as manchas de hábitat são “vistas” pelas espécies (homogêneas ou heterogêneas) (Mittelbach, 2012). Desta forma, utilizando atributos funcionais relacionados ao uso de recursos e habilidades de dispersão, em conjunto com variáveis descritoras das manchas, especialmente aquelas relacionadas à conectividade, seria possível inferir qual ou quais paradigmas seriam os mais adequados na explicação de como estas comunidades se estruturam.

Sendo assim, identificar os elementos ou características da paisagem que influenciam na variação de medidas funcionais em um conjunto de comunidades, pode torna-se importante tanto sob a perspectiva teórica como sob a perspectiva de conservação. Pois além de avaliar e testar padrões de estruturação em comunidades, atributos funcionais dos organismos são úteis na avaliação de diversidade e de processos ecossistêmicos, podendo ser utilizados para comparar comunidades biológicas de composições taxonômicas distintas (Vandewalle et al., 2010). Além disso, seria possível inferir de maneira mais adequada o grau de resiliência em diferentes manchas de hábitat após eventos de perturbação, auxiliando na decisão de estratégias de conservação. Dentro destas perspectivas, neste trabalho procuramos investigar as seguintes questões: qual seria a relação entre as variáveis de paisagem medidas em lagoas com as medidas funcionais das comunidades de peixes nestes ambientes? Seriam as lagoas maiores e mais conectadas as mais redundantes funcionalmente (pois apresentariam maior quantidade de recursos para suportar espécies funcionalmente parecidas)? Qual seria a relação entre os valores de diversidade taxonômica com valores de diversidade funcional? Haveria a influência de um gradiente de variáveis espaciais nas regras de organização destas comunidades?

Referências

Albouy, C., F. Guilhaumon, S. Villéger, M. Mouchet, L. Mercier, J. M. Culioli, J. A. Tomasini, F. Le Loc'h & D. Mouillot, 2011. Predicting trophic guild and diet overlap from functional traits: statistics, opportunities and limitations for marine ecology. *Marine Ecology Progress Series* 436: 17–28.

Becker, F., S. Hartz & T. F. R. Guimarães, 2009. Coastal lakes as landscape patches – an exploratory analysis of shape, context and connectivity characteristics in southern Brazil. In: *Latin American IALE Conference, Abstract Book*, pp.169-170.

Brind'Amour, A., D. Boisclair, S. Dray & P. Legendre, 2011. Relationships between species feeding traits and environmental conditions in fish communities: a three-matrix approach. *Ecological Applications* 21: 363–377.

Buisson L., G. Grenouillet, S., Villéger, J. Canal & P. Laffaille, 2013. Toward a loss of functional diversity in stream fish assemblages under climate change. *Global Change Biology* 19: 387-400

Cadotte, M. W., K. Carscadden & N. Mirotchnick, 2011. Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of Applied Ecology* 48: 1079–1087.

Calder, W. A., 2000. Diversity and convergence: scaling for conservation. In Brown, J. H. & B. G. West (eds), *Scaling in Biology*. Oxford University Press. Oxford: 297–324.

Calliari, L. J., M. L. Asmus, E. G. Reis & C. R. A. Tagliani, 2000. Gerenciamento Costeiro Integrado: trocas e inter-relações entre os sistemas continental e oceânico adjacente. 14 a 24 de agosto de 2000; Rio de Janeiro RJ. FURG, CIRM, DOALOS/ONU. 10^o ed., pasta com 6 módulos e 4 sub-módulos. (Programa Train-Sea-Coast Brasil).

Canavero, A., D. Hernández, M. Zarucki & M. Arim, 2013. Patterns of co-occurrences in a killifish metacommunity are more related with body size than with species identity. *Austral Ecology* DOI: 10.1111/aec.12103

Chapin, F. S. I., E. S. Zavaleta, V. T. Eviner, R. L. Naylor, P. M. Vitousek, H. L. Reynolds, D. U. Hooper, S. Lavorel, O. E. Sala, S. E. Hobbie, M. C. Mack & S. Diaz, 2000. Consequences of changing biodiversity. *Nature* 405: 234–242.

Cianciaruso, M. V., I. A. Silva & M. A. Batalha, 2009. Diversidades filogenética e funcional: novas abordagens para a Ecologia de comunidades. *Biota Neotropica* 9: 1-12.

Delaney, P. J. V., 1965. Fisiografia e geologia da superfície da Planície Costeira do Rio Grande do Sul. *Publicação Especial*, n.6, 105p. Porto Alegre: Escola de Geologia da UFRGS.

Díaz, A. M., M. L. Suárez Alonso & M. R. Vidal-Abarca Gutiérrez, 2008. Biological traits of stream macroinvertebrates from a semi-arid catchment: patterns along complex environmental gradients. *Freshwater Biology* 53: 1–21.

Dodson, S., A. Newman, S. Will-wolf, M. Alexander, M. Woodford & S. Egeren, 2009. The relationship between zooplankton community structure and lake characteristics in temperate lakes (Northern Wisconsin, USA). *Journal of Plankton Research* 31: 93-100.

Duffy, J. E., K. S. Macdonald, J. M. Rhode & J. D. Parker, 2001. Grazer diversity, functional redundancy, and productivity in seagrass beds: an experimental test. *Ecology* 82: 2417–2434.

Dumay, O., P. Tari, J. Tomasini & D. Mouillot, 2004. Functional groups of lagoon fish species in Languedoc Roussillon, southern France. *Journal of Fish Biology* 64: 970-983.

Erös, T., J. Heino, D. Schmera & M. Rask, 2009. Characterising functional trait diversity and trait-environmental relationships in fish assemblages of boreal lakes. *Freshwater Biology* 54: 1788-1803.

Esteves, F. A., I. I. Ishii & A. F. M. Camargo, 1984. Pesquisas limnológicas em 14 lagoas do litoral do Estado do Rio de Janeiro. In: Lacerda, L. D., D. S. D. Araújo, R. Cerqueira & B. Turcq (eds), Restingas: Origem Estrutura e Processo. CEUFF, Niterói: 443-454.

Ferreira, F. & JR. M. Petreire, 2009. The fish zonation of the Itanhaém river basin in the Atlantic Forest of southern Brazil. *Hydrobiologia* 636: 11-34.

Halpern, B. & S. Floeter, 2008. Functional diversity responses to changing species richness in reef fish communities. *Marine Ecology Progress Series* 364: 147-156.

Heino, J. & T. Muotka, 2006. Landscape position, local environmental factors, and the structure of molluscan assemblages of lakes. *Landscape Ecology* 21: 499-507.

Hubbell, S. P., 2001. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Princeton University Press. Princeton, New Jersey.

Hughes, T. P., A. H. Baird, D. R. Bellwood, M. Card, S. R. Connolly & C. Folke, 2003. Climate change, human impacts, and the resilience of coral reefs. *Science* 301: 929–933.

Irz, P., F. Michonneau, T. Oberdoff, T. Whitier, N. Lamouroux, D. Mouillot & C. Argillier, 2007. Fish community comparisons along environmental gradients in lakes of France and north-east USA. *Global Ecology and Biogeography* 16: 350-366.

Lamouroux, N., N. L. Poff & P. L. Angermeier, 2002. Intercontinental convergence of stream fish community traits along geomorphic and hydraulic gradients. *Ecology* 83: 1792–1807.

Langeani, F., P. A. Buckup, L. R. Malabarba, L. H. R. Py-Daniel, C. A. S. Lucena, R. S. Rosa, J. A. S. Zuanon, Z. M. S. Lucena, M. R. Britto, O. T. Oyakawa, & G. Gomes-Filho, 2009. Peixes de Água Doce. In: Rocha, R. M. da & W. A. Boeger (eds), Estado da Arte e Perspectivas para a Zoologia no Brasil. Ed. UFPR, Curitiba: 222-224.

Layman, C. A., R. B. Langerhans & K. O. Winemiller, 2005. Body size, not other morphological traits, characterizes cascading effects in fish assemblage composition following commercial netting. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 62: 2802–2810.

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

Logez, M., D. Pont & M. T. Ferreira, 2010. Do Iberian and European fish faunas exhibit convergent functional structure along environmental gradients? *Journal of the North American Benthological Society* 29:1310–1323.

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

Magnuson, J. & T. Kratz, 2000. Lakes in the landscape: approaches to regional limnology. *Verhandlungen Internationale Vereinigung fur Limnologie* 27: 1-14.

Mason, N. W. H., C. Lanoiselée, D. Mouillot, P. Irz & C. Argillier, 2007. Functional characters combined with null models reveal inconsistency in mechanism of species turnover in lacustrine fish communities. *Oecologia* 153: 441-452.

Mason, N. W. H., C. Lanoiselée, D. Mouillot, W. J. Bastow & C. Argillier, 2008. Does niche overlap control relative abundance in French lacustrine fish communities? A new method incorporating functional traits. *Journal of Animal Ecology* 77: 661-669.

McGill, B. J., B. J. Enquist, E. Weiher & M. Westoby, 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution* 21: 178-185.

Medina, G. F. & M. V. Vieira, 2007. Conectividade funcional e a importância da interação organismo-paisagem. *Oecologia Brasiliensis* 11: 493-502.

Mehner, T., M. Diekmann, U. Brämick & R. Lemcke, 2005. Composition of fish communities in German lakes as related to lake morphology, trophic state, shore structure and human-use intensity. *Freshwater Biology* 50: 70-85.

Mittelbach, G., 2012. *Community Ecology*. Michigan State University, Michigan.

Mérigoux, S., S. Dolédec & B. Statzner, 2001. Species traits in relation to habitat variability and state: neotropical juvenile fish in floodplain creeks. *Freshwater Biology* 46: 1251-1267.

Messerli, B. & E. Ehlers, 1998. The coastal zones. In: Vallega, A., P. G. E. F. Augustinus, & H. D. Smith (eds.), *Geography, oceans and coasts towards sustainable development*. Franco Angeli, p. 9-15.

Mouchet, M. A., M. D. M. Burns, A. M. Garcia, J. P. Vieira & D. Mouillot, 2013. Invariant scaling relationship between functional dissimilarity and co-occurrence in fish assemblages of the Patos Lagoon estuary (Brazil): environmental filtering consistently overshadows competitive exclusion. *Oikos* 122: 247–257.

Mouillot, D., O. Dumay & J. Tomasini, 2007. Limiting similarity, niche filtering and functional diversity in coastal lagoon fish communities. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 71: 443-456.

Olden, J., D. Jackson, P. Peres-Neto, 2001. Spatial isolation and fish communities in drainage lakes. *Oecologia* 127: 572-585.

Pease, A. A., A. A. González-Díaz, R. Rodiles-Hernández & K. O. Winemiller, 2012. Functional diversity and trait–environment relationships of stream fish assemblages in a large tropical catchment. *Freshwater Biology* 57: 1060–1075.

Peres-Neto, P. R. & G. S. Cumming, 2010. A multi-scale framework for the analysis of fish metacommunities. In: Gido, K. B. & D. A. Jackson (eds), Community ecology of stream fishes: concepts, approaches, and techniques. American Fisheries Society Symposium 73. American Fisheries Society, Bethesda, Maryland, USA: 235–262.

Petchey, O. L. & K. J. Gaston, 2006. Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters* 9: 741-758.

Santoul, F., J. Cayrou, S. Mastrorillo & R. Céréghino, 2005. Spatial patterns of the biological traits of freshwater fish communities in south-west France. *Journal of Fish Biology* 66: 301-314.

Schwarzbold, A. & A. Schäfer, 1984. Gênese e morfologia das lagoas costeiras do Rio Grande do Sul, Brasil. *Amazoniana* 9: 87-104

Steneck, R. S. & M. N. Dethier, 1994. A functional group approach to the structure of algal-dominated communities. *Oikos* 69: 476–498.

Tilman, D., 2000. Causes, consequences and ethics of biodiversity. *Nature* 405: 208–211.

Tilman, D. 2001. Functional diversity. In: Levin, S.A (ed), *Encyclopedia of biodiversity*. Academic, San Diego: 109–120.

Vandewalle, M., F. de Bello, M. Berg, T. Bolger, S. Dolédec, F. Dubs, C. Feld, R. Harrington, P. Harrison, S. Lavorel, P. da Silva, M. Moretti, J. Niemelä, P. Santos, T. Sattler, J. Sousa, M. Sykes, , A. Vanbergen & B. Woodcock, 2010. Functional traits as indicators of biodiversity response to land use changes across ecosystems and organisms. *Biodiversity and Conservation* 19: 2921-2947.

Villéger S., G. Grenouillet & S. Brosse, 2013. Decomposing functional β -diversity reveals that low functional β -diversity is driven by low functional turnover in European fish assemblages. *Global Ecology and Biogeography* 22: 671-681.

Villéger, S., J. R. Miranda, D. F. Hernandez & D. Mouillot, 2012. Low Functional β -Diversity Despite High Taxonomic β -Diversity among Tropical Estuarine Fish Communities. *PLoS One* 7: e40679.

Villéger, S., J. R. Miranda, D. F. Hernandez & D. Mouillot, 2010. Contrasting changes in taxonomic vs functional diversity of tropical fish assemblages after habitat degradation. *Ecological Applications* 20: 1512-1522.

Walker, B. H., 1992. Biodiversity and Ecological Redundancy. *Conservation Biology* 6: 18-23.

Willis, S. C., K. O. Winemiller & H. Lopez-Fernandez, 2005. Habitat structural complexity and morphological diversity of fish assemblages in a Neotropical floodplain river. *Oecologia* 142: 284-295.

Capítulo 1: Variáveis de paisagem e suas influências sobre a redundância e diversidade funcional em uma metacomunidade de peixes

Variáveis de paisagem e suas influências sobre a redundância e diversidade funcional em uma metacomunidade de peixes¹

Rocha, Elise Amador² · Guimarães, Taís de Fátima Ramos² · Becker, Fernando Gertum³
· Hartz, Sandra Maria³

Resumo

Neste trabalho, associamos atributos e índices funcionais e taxonômicos na busca de explicações para os padrões encontrados em uma metacomunidade de peixes. Os objetivos deste trabalho foram identificar qual é a relação entre a diversidade taxonômica com índices de redundância e diversidade funcional. Também verificar se variáveis espaciais são determinantes na variação de índices funcionais, e das composições taxonômica e funcional, procurando reconhecer se há padrões de convergência e de divergência de atributos. Foram avaliadas e mapeadas 37 lagoas costeiras de uma mesma bacia hidrográfica. Os dados da ictiofauna foram obtidos através de amostragem padronizada, utilizando-se redes de espera, e uma série de atributos relacionados às habilidades de dispersão e de uso de recursos alimentares foram tomados. A diversidade taxonômica demonstrou ser fortemente correlacionada com a redundância e a diversidade funcional. Os modelos que melhor explicam a redundância funcional são aqueles que incluíram a forma e o coeficiente de variação da área das lagoas, mas a diversidade funcional não foi predita significativamente por nenhuma variável espacial. Não foram encontrados padrões de convergência e de divergência de atributos, e lagoas semelhantes em suas características espaciais não possuem composição funcional similar. Nossos resultados sugerem que o paradigma neutro de metacomunidades é a abordagem que melhor explica a estruturação deste sistema, o qual prediz equivalência funcional entre espécies.

Palavras-chave: lagoas costeiras, filtros ambientais, similaridade limitante, paradigma neutro, sistema de informações geográficas

¹ Artigo a ser submetido à revista Hydrobiologia

² Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul

³ Instituto de Biociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul

Abstract

In this study, we link traits and functional indices in order to search for explanations to patterns found in a fish metacommunity. The aims of this work were to identify the relation between taxonomic diversity with redundancy and functional diversity. Also, it was verified if spatial variables are determinants for the variation in functional indices, taxonomic and functional composition of fishes. We also look for trait convergence and trait divergence assembly patterns. 37 coastal lagoons of the same river basin were evaluated and mapped. Ichthyofauna data were obtained through standardized sampling, using gillnets, and a set of traits related to dispersal abilities and resource use were obtained. The taxonomic diversity showed to be strongly correlated with functional diversity and redundancy. The models that best explain the functional redundancy are those involving the shape and area variation coefficient, however, the functional diversity was not significantly predicted by any spatial variable. We did not find trait convergence and divergence patterns, and lagoons that share similar spatial features do not have similar functional composition. Our results suggest that the neutral metacommunity paradigm is the approach which has the best explanation for the structure of this system, which predicts functional equivalence among species.

Keywords: coastal lagoons, environmental filters, limiting similarity, neutral paradigm, geographic information system

Introdução

Um dos maiores objetivos no estudo dos efeitos da biodiversidade no funcionamento do ecossistema é entender qual seria o potencial de expansão das funções individuais ao nível da comunidade ou ecossistema, o que implica entender a base de mecanismos das consequências funcionais da heterogeneidade biológica (Hillebrand & Matthiessen, 2009). E se considerarmos que o nosso principal objetivo é minimizar os impactos negativos da redução da biodiversidade, então uma importante questão neste debate é quais os tipos ou facetas da biodiversidade que são mais significativas no que se refere ao funcionamento de ecossistemas, por seriam nelas que deveríamos concentrar nossos esforços de conservação (Walker, 1992). A riqueza e a diversidade de espécies são frequentemente utilizadas como variáveis explanatórias e indicativas da biodiversidade de uma região, principalmente por serem fáceis de serem medidas e por anteriormente terem sido consideradas bons estimadores da diversidade funcional (Lawton et al., 1998; Tilman, 1999).

No entanto, a riqueza de espécies reflete apenas um nível de organização biológica, e não contém qualquer informação sobre a identidade das espécies em uma comunidade. Desta forma, o número de espécies presente em uma dada comunidade somente será um bom estimador da diversidade funcional se há também um aumento linear na cobertura do espaço de nicho na medida em que a riqueza de espécies aumenta (Diaz & Cabido, 2001), ou seja, a diversidade funcional é fortemente relacionada à riqueza somente se os atributos das espécies forem igualmente complementares (Petchey & Gaston, 2002). Muitos estudos ecológicos têm calculado diversos índices de diversidade taxonômica, tais como o índice de diversidade de Shannon ou Simpson (Magurran, 1988), para plantas e animais em biótopos particulares. Apesar desses índices considerarem mais um nível de organização biológica, o “evenness” ou equidade de espécies, a ligação com a diversidade funcional ainda está longe de ser evidente ou realística, já que os índices referidos não avaliam “quem” são as espécies e sua importância relativa e/ou trófica que exercem em uma comunidade. Além disso, até agora, o grau em que a diversidade taxonômica e funcional estão correlacionadas é desconhecido para a maioria dos ecossistemas (Naeem, 2002).

Entretanto, sabe-se que a intensidade e forma da relação entre diversidade taxonômica e funcional dependem, fundamentalmente, do grau de redundância ecológica presente na comunidade, ou seja, do número de espécies taxonomicamente

distintas que exibem funções ecológicas similares (Walker, 1992, 1995; Lawton & Brown, 1994; Naeem, 1998). Portanto, a redundância ecológica pode nos informar sobre como as espécies poderiam compensar a perda de outra, uma das razões sobre o porquê a diversidade funcional pode fazer a ligação entre organismos e ecossistemas (Petchey et al., 2009). Esta compensação pode ocorrer entre espécies residentes ou pela colonização de novas espécies, considerando uma escala de metacomunidades (Pillar et al., 2013). Entretanto, cabe ressaltar que essa “compensação” deve ser referida apenas aos atributos medidos e de interesse (Naeem & Wright, 2003). Pois assim como a relação entre a diversidade taxonômica e funcional, a sensibilidade da diversidade funcional à perda de espécies também é dependente do número de atributos medidos (Fonseca & Ganade, 2001; Petchey & Gaston, 2002). E se para cada espécie de uma comunidade fosse atribuído um conjunto único de atributos funcionais, então riqueza e diversidade funcional seriam perfeitamente correlacionadas (Naeem & Wright, 2003), e a redundância funcional seria nula.

No entanto, é praticamente impossível medir todas as características que uma espécie possui até ela se tornar funcionalmente única. Mas de fato, há uma discussão na literatura (Statzner et al., 2004; Stubbs & Wilson, 2004; Peres-Neto, 2004; Mouillot et al., 2007) que para uma determinada quantidade de atributos medidos, existiria a observação de comunidades com espécies mais dissimilares do que o esperado ao acaso, com a ocorrência de uma correlação forte e positiva entre riqueza e diversidade funcional. E o principal processo que ocasionaria este padrão seria o princípio da similaridade limitante (MacArthur & Levins, 1967): espécies sofrem interações competitivas e a magnitude desta competição é maior entre espécies mais similares. Já o padrão oposto, onde a relação entre riqueza e diversidade funcional seria mais fraca, seria ocasionada pelo processo de filtro de nicho, o qual determinaria que as espécies fossem funcionalmente parecidas para suportarem condições ambientais semelhantes (Zobel, 1997). E essa transição, de comunidades com espécies mais dissimilares para comunidades com espécies mais semelhantes funcionalmente, determinaria em um aumento na redundância funcional. O nível de redundância entre as espécies de uma comunidade ou grupo de comunidades será consequência da relativa força destes dois processos opostos agindo simultaneamente, e irá influenciar na relação entre a riqueza e a diversidade funcional do sistema estudado (Mouillot et al., 2007).

A redundância funcional tem sido tradicionalmente medida através da avaliação indireta do gráfico de dispersão entre a diversidade funcional e a diversidade de

espécies, através do ajuste de modelos lineares ou não lineares em grupos de comunidades, sendo que a presença de uma curva de saturação indicaria redundância funcional (Petchey et al., 2007). A curva refere-se, portanto, a uma característica de toda metacomunidade (Pillar et al., 2013). Recentemente, em um trabalho que avaliou a redundância funcional e a estabilidade de comunidades de plantas, Pillar et al. (2013) utilizaram a metodologia primeiramente proposta por de Bello et al. (2007), que definiram a redundância como a fração da diversidade de espécies não expressa pela diversidade funcional. Desta maneira, esta metodologia torna possível medir a redundância dentro da escala de comunidade. E no trabalho realizado por Pillar et al. (2013), foi demonstrado que expressar a redundância funcional de uma forma matematicamente direta é uma poderosa ferramenta para testar modelos causais que relacionam redundância funcional com a estabilidade e resiliência de comunidades.

A região neotropical é a região do planeta com maior riqueza de espécies de peixes de água doce, com números estimados entre 6.025 e 8.000 espécies (Reis et al., 2003). Grande parte destas espécies ocorre no Brasil, onde foram registradas 2.587 espécies até 2007 (Buckup et al., 2007). Lagoas costeiras contêm uma importante fração desta riqueza de espécies, além de proverem serviços ecossistêmicos essenciais como proteção costeira, recursos pesqueiros e hídricos, habitat e alimento para animais migradores e residentes, e áreas recreacionais para populações humanas (Levin et al., 2001). No sistema do rio Tramandaí, localizado na planície costeira do sul do Brasil, ocorre uma sequência paralela à linha da costa de 41 lagoas rasas e de formação geológica recente, com diferentes graus de interconexão (Schwarzbold & Schäfer, 1984). Estas lagoas detêm uma importante fração da diversidade de peixes de água doce desta região, a qual comporta faunas altamente endêmicas (Langeani et al., 2009). É importante ressaltar que corpos d'água como lagoas são manchas naturais de habitats (Brönmark, 1985), os quais possuem diferentes graus de conexão estrutural (física) entre si e com o mar, formas e tamanhos. Poucos trabalhos até agora tem destacado a importância de se considerar padrões de configuração espacial como fatores importantes em comunidades aquáticas, sendo que na região neotropical estes trabalhos são escassos (Kruk et al., 2009; Hohausová et al., 2010).

Os processos que estruturam as comunidades podem se alternar ao longo de gradientes ambientais (Mason et al., 2007) e também podem ser hierarquicamente estruturados ao longo de escalas espaciais (Mouchet et al., 2013). Desta forma, investigar se os atributos funcionais apresentados pelas espécies variam ao longo de

gradientes espaciais ou ambientais, e de que forma ocorre essa variação, pode se tornar uma ferramenta eficiente no estudo sobre os paradigmas da teoria de metacomunidades (Leibold et al. 2004). Estes paradigmas atribuem diferenças em relação às habilidades competitivas, dispersivas e de fitness das espécies, além de como as manchas de hábitat são “vistas” pelas mesmas (homogêneas ou heterogêneas) (Mittelbach, 2012). Desta forma, verificar quais são os padrões espaciais da diversidade funcional pode nos ajudar a revelar como se dá a estruturação de metacomunidades, principalmente se levarmos em conta atributos relacionados ao uso de recursos e habilidades dispersivas. Além disso, determinar como são os padrões de variação e covariação destes atributos, e os relacionarmos às características estruturais de habitats, pode ser importante tanto pela perspectiva teórica quanto pela perspectiva de conservação. Ao desenvolvermos um entendimento sobre os processos que estruturam comunidades podemos também desenvolver abordagens e expectativas mais apropriadas na proteção e restauração de comunidades biológicas (Micheli & Halpern, 2005)

Dado o panorama descrito acima, este trabalho visa investigar a relação entre a diversidade de espécies, redundância e a diversidade funcional em uma metacomunidade de peixes de lagoas costeiras neotropical, além de identificar qual é a relação das variáveis de paisagem com a redundância e a diversidade funcional. A hipótese principal é que de lagoas maiores e com mais conexões com outros corpos d'água sejam mais redundantes e mais diversas funcionalmente, pois apresentariam uma maior quantidade de recursos para suportar espécies funcionalmente parecidas, assim como suportariam uma maior variedade de espécies desempenhando diferentes funções. Além disso, também procura verificar se variáveis espaciais são importantes na determinação das composições funcionais e taxonômicas da ictiofauna, cuja principal hipótese de trabalho é de que lagoas semelhantes e mais próximas entre si apresentarão composições funcional e taxonômica mais parecidas. Adicionalmente, este trabalho visa averiguar se os atributos funcionais variam ao longo do gradiente de variáveis espaciais apresentados pelas lagoas, verificando se há a existência de um padrão de convergência ou de divergência de atributos funcionais, utilizando o método analítico descrito por Pillar et al. (2009): onde a convergência de atributos seria um padrão causado por filtros ambientais (Keddy, 1992; Weiher & Keddy, 1995; Weiher et al., 1998; Wilson, 1999), enquanto que a divergência de atributos seria devido às interações entre as espécies, processo conhecido por similaridade limitante (MacArthur & Levins, 1967).

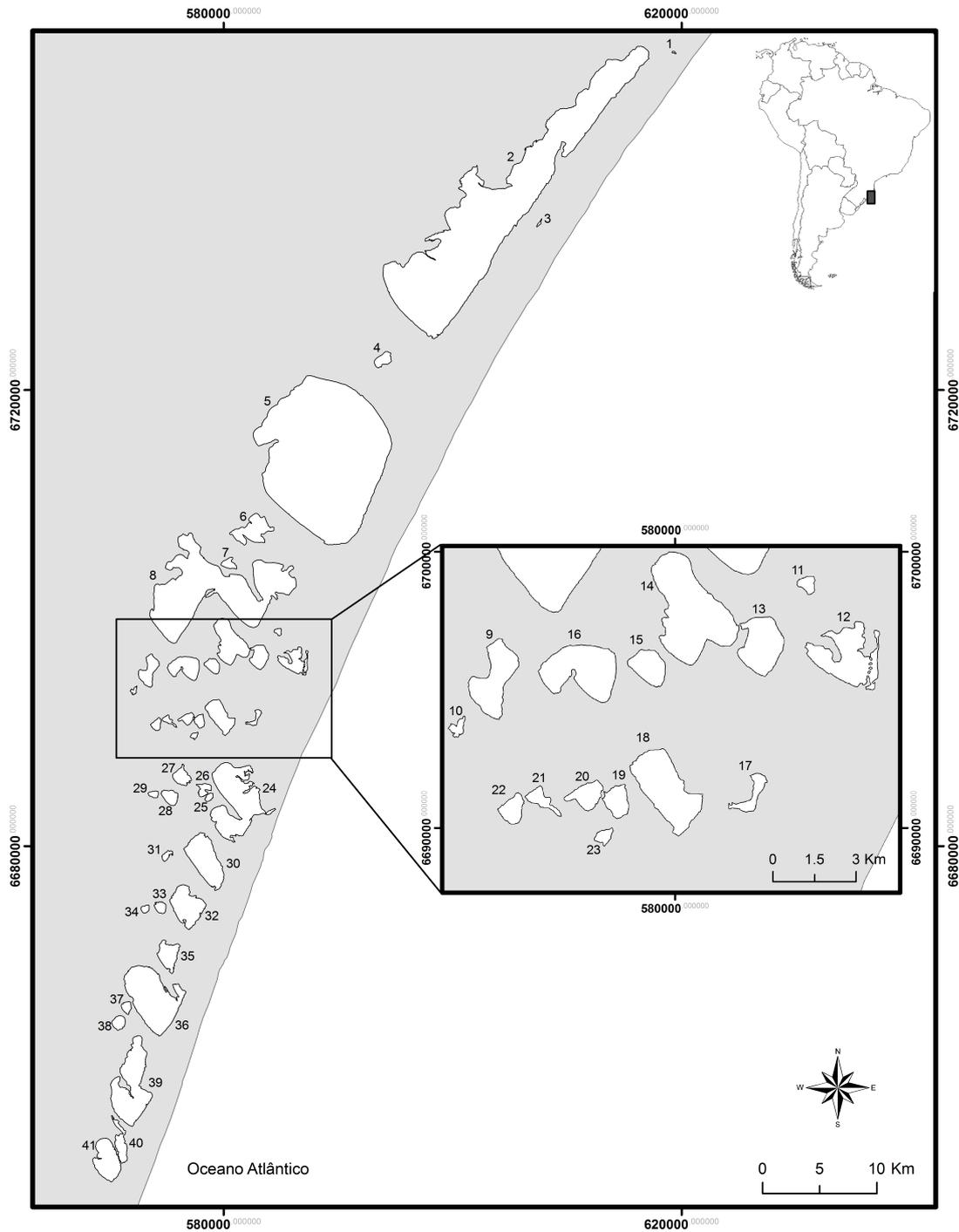
Métodos

Área de Estudo

A área de estudo situa-se no litoral norte do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil, abrangendo uma área de 2.700 km². A área está inserida no sistema hidrográfico do rio Tramandaí, entre as coordenadas geográficas de 29°37' a 30°30' de latitude Sul e 49°74' a 50°24' de longitude Oeste. O sistema do rio Tramandaí é formado por um conjunto de 41 lagoas (Fig. 1), as quais possuem diferentes graus de interconexão, e o sistema comunica-se com o mar através do estuário, na lagoa de Tramandaí. A formação deste sistema teve início no Holoceno através da deposição de sedimentos oriundos de transgressões e regressões marinhas, as quais originaram barreiras arenosas e isolaram porções de água (Schwarzbold & Schäfer, 1984).

Nesse estudo, foram selecionadas 37 lagoas. Estes corpos d'água têm diferentes graus de conexão entre si, podendo ser encontradas desde lagoas hidrológicamente isoladas, como é o caso das lagoas Fazenda Ipê, D e Cavallhada, até lagoas diretamente conectadas por canais entre si, como as lagoas Caieira e Lessa 1, ou com o estuário. A região estuarina, a qual inclui a lagoa de Tramandaí e o canal que drena para o mar, é uma região de grande influência das marés, com ingresso de água do mar e inundação das margens durante a maré alta (Malabarba et al., 2013).

Segundo a classificação de Köppen, o clima da região é do tipo Cfa, ou subtropical úmido (Hasenack & Ferraro, 1989). A temperatura média anual situa-se em torno dos 20°C, sendo fevereiro o mês mais quente. A precipitação pluviométrica é uniforme durante o ano, com média anual em torno de 1.300mm.



- | | | | | | |
|--------------|--------------|--------------|----------------|---------------|-----------------|
| 1-Simão | 8-Malvas | 15-Traíra | 21-Inácio | 28-Emboaba | 35-Manoel Nunes |
| 2-Itapeva | 9-Peixoto | 16-Caconde | 22-Horácio | 29-Emboabinha | 36-Fortaleza |
| 3-Cavallhada | 10-Marcelino | 17-Rincão da | 23-Fazenda Ipê | 30-Custódias | 37-Lessa 2 |
| 4-Boa Vista | 11-D | Cadeia | 24-Tramandaí | 31-Tapera N | 38-Suzana |
| 5-Quadros | 12-Passo | 18-Veados | 25-B | 32-Gentil | 39-Cidreira |
| 6-Ramalhete | 13-Caieira | 19-Rincão 2 | 26-A | 33-Prainha | 40-Cerquinha N |
| 7-Negra | 14-Lessa 1 | 20-Rincão 1 | 27-Biguá | 34-Tapera S | 41-Cerquinha S |

Figura. 1 Localização do sistema de lagoas da bacia do rio Tramandaí, Rio Grande do Sul, Brasil.

Dados da ictiofauna

Em cada lagoa, cada evento amostral constitui-se na coleta das espécies de peixes através de duas baterias de redes de espera com 120 m de comprimento cada uma (malhas entre nós de 15, 20, 25, 30, 35 e 40 mm, de 20 m de comprimento e 1,5 m de altura cada), expostas por um período de 20 horas. As coletas foram realizadas entre maio de 2009 até abril de 2013. Devido a diferenças no período de atividade das espécies, procurou-se realizar uma amostragem no período quente (outubro a abril) e outra no período frio (maio a setembro) em cada lagoa. Lagoas maiores, como a lagoa Itapeva e Quadros, tiveram mais eventos amostrais. Desta forma, a fim de se padronizar os dados, foram divididas a abundância das espécies capturadas pelo número de expedições realizadas na lagoa.

Como o interesse principal neste estudo é relacionar atributos voltados para a capacidade dispersiva/natatória das espécies, além do uso de recursos no ambiente, uma série de variáveis anatômicas e morfológicas foram obtidas para o maior número possível de indivíduos adultos de cada espécie (Fig. 2). Para algumas espécies muito raras e das quais não foi possível encontrar ao menos três indivíduos adultos adequados para medição, indivíduos adicionais provenientes de coleção científica foram medidos. Os atributos funcionais foram calculados a partir de relações entre estas medidas morfológicas, baseadas em trabalhos de Dumay et al. (2004), Mouillot et al. (2007) e Sibbing & Nagelkerke (2001). Além dos atributos morfológicos tomados dos indivíduos capturados, outros atributos qualitativos foram classificados a partir de literatura especializada (Rodrigues & Hartz, 2001; Nunes & Hartz, 2006; Abilhoa et al., 2009; Malabarba et al., 2013) e através do site *FishBase* (Froese & Pauly, 2013):

(1) Ls/Bd - Razão entre o comprimento padrão e a altura do corpo, está relacionado à habilidade hidrodinâmica (Sibbing & Nagelkerke, 2001).

(2) Pl/Pd - Razão entre o comprimento e a altura de inserção da nadadeira peitoral. Atributo relacionado à habilidade natatória, à “manobragem” em baixas velocidades e eficiência de locomoção (Bellwood et al., 2002).

(3) Cl/Cd - Razão entre o comprimento e a altura da nadadeira caudal, diminui com a diminuição da habilidade natatória (Sibbing & Nagelkerke, 2001). Peixes bentônicos tendem a ter uma alta razão enquanto espécies velozes possuem uma baixa razão (Dumay et al., 2004; Mouillot et al., 2007).

(4) D/Lt - Diâmetro do olho, relacionado à detecção dos alimentos e acuidade visual (Piet, 1998). Este atributo foi padronizado pelo comprimento total individual.

(5) Og/Lt - Abertura da boca. Relacionado ao tamanho máximo da presa e o impacto da espécie na teia alimentar (Sibbing & Nagelkerke, 2001). Padronizado pelo comprimento total.

(6) Lt.máx - Tamanho máximo atingido pela espécie. Geralmente, indivíduos e espécies com corpos maiores apresentam mais sucesso na dispersão em longas distâncias do que os de tamanhos menores (Lucas & Baras, 2001). Padronizado através da transformação $\log(x+1)$.

(7) Cshape - Forma da nadadeira caudal. A morfologia da nadadeira caudal pode influenciar as forças exercidas sobre a água por um peixe nadando e por sua vez, as forças de reação experimentadas pelo corpo durante a locomoção (Lauder, 2000), Atributo qualitativo.

(8) Categoria trófica: determina posição na teia alimentar e uso de recursos no ambiente. As espécies foram classificadas como pertencentes a uma ou mais das categorias: invertívoro, planctófago, piscívoro, onívoro, bentófago, detritívoro e insetívoro.

Para cada espécie, os valores médios de cada atributo foram obtidos a partir das medidas individuais, assumindo que a variação intraespecífica é mais baixa do que a interespecífica. A correlação entre os atributos morfológicos medidos foi em geral fraca (média±desvio do valor absoluto do coeficiente de Pearson 0.207 ± 0.154), o que demonstra que eles são independentes.

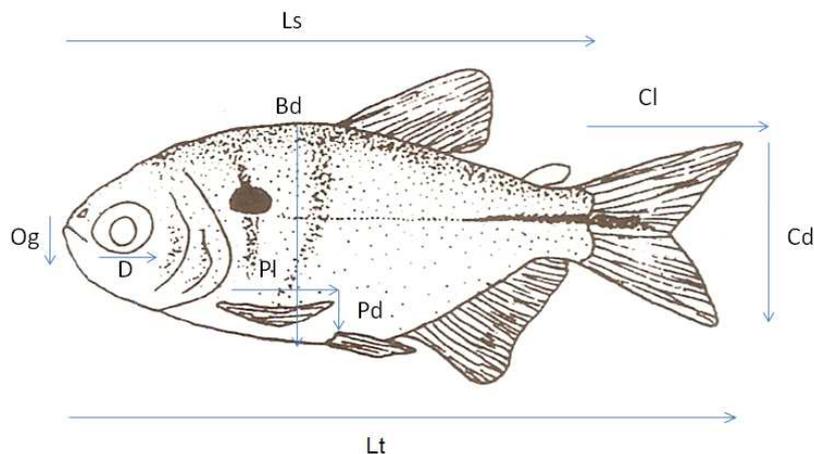


Figura 2. Atributos morfológicos medidos em peixes pertencentes às lagoas costeiras do sistema estudado: Ls, comprimento padrão; Lt, comprimento total; Bd, altura do corpo; D, diâmetro do olho; Og, abertura bucal; Cl, comprimento da nadadeira caudal; Cd, altura da nadadeira caudal; Pl, comprimento da nadadeira peitoral; Pd, altura da nadadeira peitoral.

Variáveis de paisagem

As variáveis de paisagem foram obtidas através de geoprocessamento, por duas metodologias. Na primeira, foram utilizadas imagens do satélite Spot, ano base 2008, e imagem do Google Earth Pró obtida em 25/02/2004 com resolução espacial de 10m (Google Earth Pró Site: <http://earth.google.com>; acessado em 07/05/2012). As variáveis área, forma, distância do mar, conectividade primária e conectividade estuarina foram obtidas através do mapeamento das lagoas (Tab. 1). Os índices de conectividade calculados utilizam o conceito de distância de custo (DC), o qual expressa a distância percorrida entre duas manchas de hábitat, ponderada pelo atrito à dispersão de um organismo imposto pelo tipo de hábitat representado pela conexão. Para tanto, uma vez determinado o tipo de ligação estrutural entre cada par de lagoas, cada conexão foi classificada de acordo com um grau de atrito (definidos arbitrariamente) ao deslocamento de peixes: conexão por rios (atrito = 3), canais (5), valos (atrito 7). Lagoas receberam valor de atrito 1, indicando que neste hábitat o deslocamento é influenciado fundamentalmente pela distância percorrida.

Na segunda metodologia, foi obtido o coeficiente de variação da área das lagoas através da comparação de imagens Landsat-TM 5 obtidas entre os anos de 1985 a 2009 (obtidas por download no site do Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais-Inpe,

<http://www.inpe.br/>). Este índice indica o quanto a lagoa pode aumentar ou reduzir sua área, já que as mesmas variam conforme a quantidade de água no sistema lagunar aumenta e/ou em relação à vazão pelo canal de ligação com o oceano no estuário.

Os resultados das variáveis espaciais obtidas por sistemas de informações geográficas encontra-se no Anexo 2.

Tabela 1. Descrição das variáveis de paisagem obtidas através de geoprocessamento.

Índice	Equação	Descrição
Área		Calculada em hectares
Forma	$\text{Forma} = (0.282 \times \text{Perímetro}) / \sqrt{\text{área}}$	Relação perímetro/área corrigida. Varia de 1, um círculo perfeito, ao infinito para uma forma longa e estreita (Farina, 1998).
Distância do Mar (DM)		Menor distância linear entre cada lagoa e a linha da costa. Calculada em metros.
Conectividade Primária (CP)	$\text{CPi} = \sum[(\text{PR})] * [\log(\text{menor DC sistema} / \log_{10}(\text{dcij}))]$	Está relacionada ao potencial de recolonização (PR) e à distância de custo (Adriaensen et al., 2003), levando em conta o tipo de conexão, a área das lagoas, a extensão e o número de conexões de cada uma. Este índice mostra o grau de conexão de cada lagoa com as demais lagoas de seu entorno.
	$\text{PR} = \log \text{AREAj} / \log (\text{maior lagoa do sistema})$	PR assume que a maior lagoa é também o maior reservatório do pool de espécies do sistema e portanto, quanto maior a lagoa, maior a sua contribuição potencial para recolonização de lagoas vizinhas (Tonn & Magnuson, 1982).
Conectividade Estuarina (CE)	$\text{CE} = 1 / \log(\text{DC})$	Medida de conectividade funcional baseada na distância de custo de cada lagoa até o estuário, considerando os atritos das conexões (Adriaensen et al., 2003).
Coefficiente de variação da área (CVA)	$\text{CVAi} = \text{desvio padrão}(i) * 100 / \text{média}(i)$	Desvio padrão e média da variação da área da lagoa i obtida por comparação de imagens Landsat-TM.

Análise de dados

A redundância funcional foi calculada através da metodologia proposta por de Bello et al. (2007) como sendo a diferença entre a diversidade taxonômica e a diversidade funcional:

$$R = D - Q$$

Onde D é o índice de diversidade taxonômica de Gini-Simpson:

$$D = 1 - \sum p_i^2$$

Onde p_i é a proporção da espécie i em uma comunidade. Já Q é a diversidade funcional apresentada por cada lagoa, a qual foi calculada através do índice da entropia quadrática de Rao (Rao, 1982):

$$Q = \sum d_{ij} p_i p_j$$

onde d_{ij} é a dissimilaridade, em escala de 0-1, entre as espécies i e j , baseada no conjunto de medidas funcionais consideradas. As distâncias funcionais foram calculadas através da raiz quadrada do complemento do índice de similaridade de Gower (1-Gower) a fim de se obter uma matriz de distâncias funcionais com propriedades métricas euclidianas. O índice de entropia quadrática de Rao tem sido considerado a medida mais apropriada para o cálculo da diversidade funcional do que outros índices (Botta-Dukát, 2005; Ricotta, 2005; Pillar et al., 2013).

Para se identificar qual a relação das variáveis de paisagem com a redundância e a diversidade funcional, a partir da matriz padronizada das lagoas descritas pelas variáveis de paisagem, foram calculados os coeficientes de correlação de Pearson para verificar se há uma relação de independência entre elas (Tab. 2). Praticamente todos os pares de variáveis apresentaram um certo grau de correlação significativa, então a fim de se evitar inferências errôneas vindas da multicolinearidade de variáveis explicativas, estas foram selecionadas conforme o seu grau de correlação para formar dois modelos de regressão linear múltipla: o primeiro com as variáveis Forma, CVA e CE e o segundo com Área, CP e DM, predizendo a variação na redundância e diversidade funcional. Os melhores modelos foram selecionados com o procedimento automático step no software R (R Core Team, 2011). Esse procedimento utiliza o Akaike Information Criterion (AIC) como um critério de inclusão, o modelo com menor valor de AIC é considerado o melhor modelo (Borcard et al., 2011). Nós classificamos os melhores modelos de acordo com a AIC Differences ($\Delta_i = AIC_i - AIC_{\min}$, onde AIC_i é o valor do modelo i , e o AIC_{\min} é o valor do melhor modelo). Modelos com $\Delta_i < 2$ dão

substancial suporte para um modelo candidato, enquanto valores de Δ_i entre 4 e 7 dão menor suporte, e $\Delta_i > 10$ indica que o modelo é improvável (Burnham & Anderson, 2010).

Para determinar se lagoas semelhantes em suas características espaciais e mais próximas entre si apresentam composição funcional e taxonômica parecidas foram realizados testes de Mantel entre matriz de dissimilaridade das composições funcionais e taxonômicas nas lagoas com a matriz de dissimilaridades das lagoas descritas pelas variáveis de paisagem (calculada através de distância euclidiana) e distâncias geográficas. As significâncias dos testes foram obtidas através de testes de aleatorização com 999 permutações. Para se obter a matriz de composição funcional foi calculada a matriz T, na qual cada lagoa possui os atributos médios ponderados da comunidade, os quais representam a média de cada característica funcional ponderada pela abundância relativa p_i da i -th espécie que apresenta o seu respectivo valor do atributo x_i (Lavorel et al., 2008). Isto é feito através da multiplicação da matriz de dados da comunidade em cada lagoa e a matriz das espécies descritas pelos atributos, resultando em uma matriz contendo médias ponderadas das características funcionais ao nível de comunidade. Essa matriz foi calculada através da função `matrix.T` do pacote `Syncca` (Debastiani, 2013), a qual realiza uma padronização dentro de atributos (média = 0 e variância = 1).

Para avaliar se os atributos funcionais convergem ou divergem em relação ao gradiente de variáveis de paisagem, foi adotado o método analítico descrito por Pillar et al. (2009), que distingue convergência (TCAP) e divergência (TDAP) de atributos nos padrões de regras de montagem das comunidades ao longo de um gradiente ecológico. A TCAP é identificada quando sítios próximos no gradiente ecológico consistentemente contêm espécies com características similares, e mudanças nestas características estão ligadas ao gradiente. E para se revelar a TDAP, os efeitos da TCAP devem ser filtrados. As matrizes de dados necessários à análise são a matriz de dados das espécies descritas por atributos (B), da composição de espécies por lagoas (W), e das classes descritas pelas variáveis espaciais (E). A TCAP é revelada através de uma correlação de Mantel entre as matrizes de dissimilaridades baseado em T ($T=B \times W$) e E. Para encontrar TDAP é necessária uma etapa intermediária, o cálculo da matriz de correlação entre as matrizes X e E. Para isso, é obtida uma matriz U, com graus de pertencimento das espécies em conjuntos difusos, os quais se baseiam nas semelhanças de atributos dos indivíduos calculadas a partir da matriz B: cada organismo é considerado um conjunto difuso no qual ele mesmo e qualquer outro organismo podem pertencer em certo grau,

abrangendo um intervalo de [0,1] (para detalhes adicionais, consulte Pillar et al. 2009). A matriz X é definida como $X=U \times W$, e esta matriz transporta toda a informação dos atributos dos organismos, contendo tanto TDAP quanto TCAP. Para relacionar a matriz X ao gradiente ambiental presente em E é calculada a correlação entre as matrizes de distâncias DX e DE. Após isso, é removido o componente convergência $ro(\mathbf{TE})$ do componente divergência e convergência $ro(\mathbf{XE})$ através do cálculo de correlação parcial Mantel $ro(\mathbf{XE.T})$, para se revelar apenas TDAP. Para se obter níveis de significância todas as correlações entre as matrizes descritas foram testadas contra modelos nulos, os quais foram definidos de acordo com a correlação testada: para $ro(\mathbf{TE})$, cada permutação gera uma matriz aleatória T após se permutar a linha das espécies na matriz B. Para $ro(\mathbf{XE})$ e $ro(\mathbf{XE.T})$ cada permutação gera uma matriz aleatória de X após a permutação das espécies nos conjuntos difusos da matriz U.

As matrizes de distância foram calculadas através de distância euclidiana, e a matriz de conjuntos difusos por similaridade de Gower. As variáveis de paisagem em todas as análises estatísticas sofreram transformação escalar logarítmica e transformação vetorial por normalização.

Resultados

Foram capturados 7870 indivíduos pertencentes a 49 espécies, distribuídas em nove ordens e 23 famílias (Anexo 1). As ordens mais representativas foram Perciformes, Characiformes e Siluriformes.

A diversidade funcional apresentada pelas lagoas possuiu uma amplitude de valores de 0.2898 a 0.4781 (média±desvio: 0.3939 ± 0.0502), a diversidade de Simpson apresentou amplitude de 0.6064 a 0.90, (média±desvio: 0.7761 ± 0.0766), e a redundância com amplitude de 0.2887 a 0.4767, (média±desvio: 0.3822 ± 0.0411) (Fig. 3). Nós encontramos uma correlação positiva entre a diversidade de espécies e a diversidade funcional, e entre a diversidade taxonômica e a redundância, e encontramos uma correlação não tão forte e positiva, mas também significativa, entre a redundância e a diversidade funcional (Fig. 4).

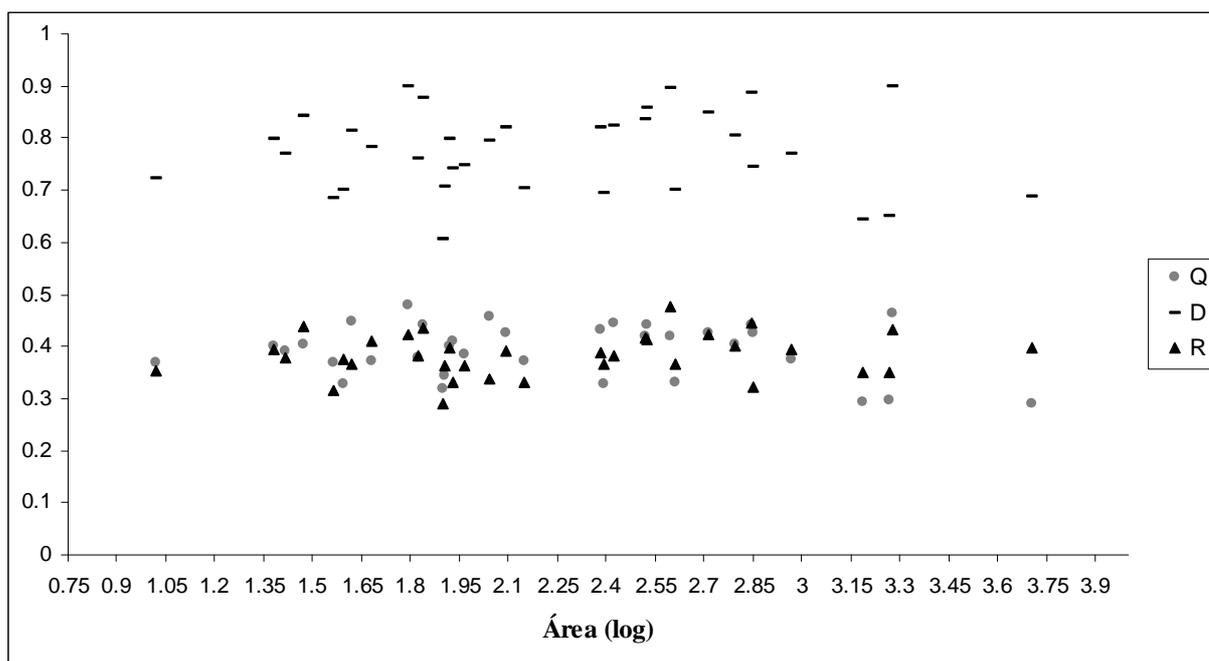


Figura 3. Valores de diversidade funcional (Q), diversidade taxonômica (D) e redundância funcional (R), apresentadas pela ictiofauna das lagoas. A variável explicativa área sofreu transformação logarítmica.

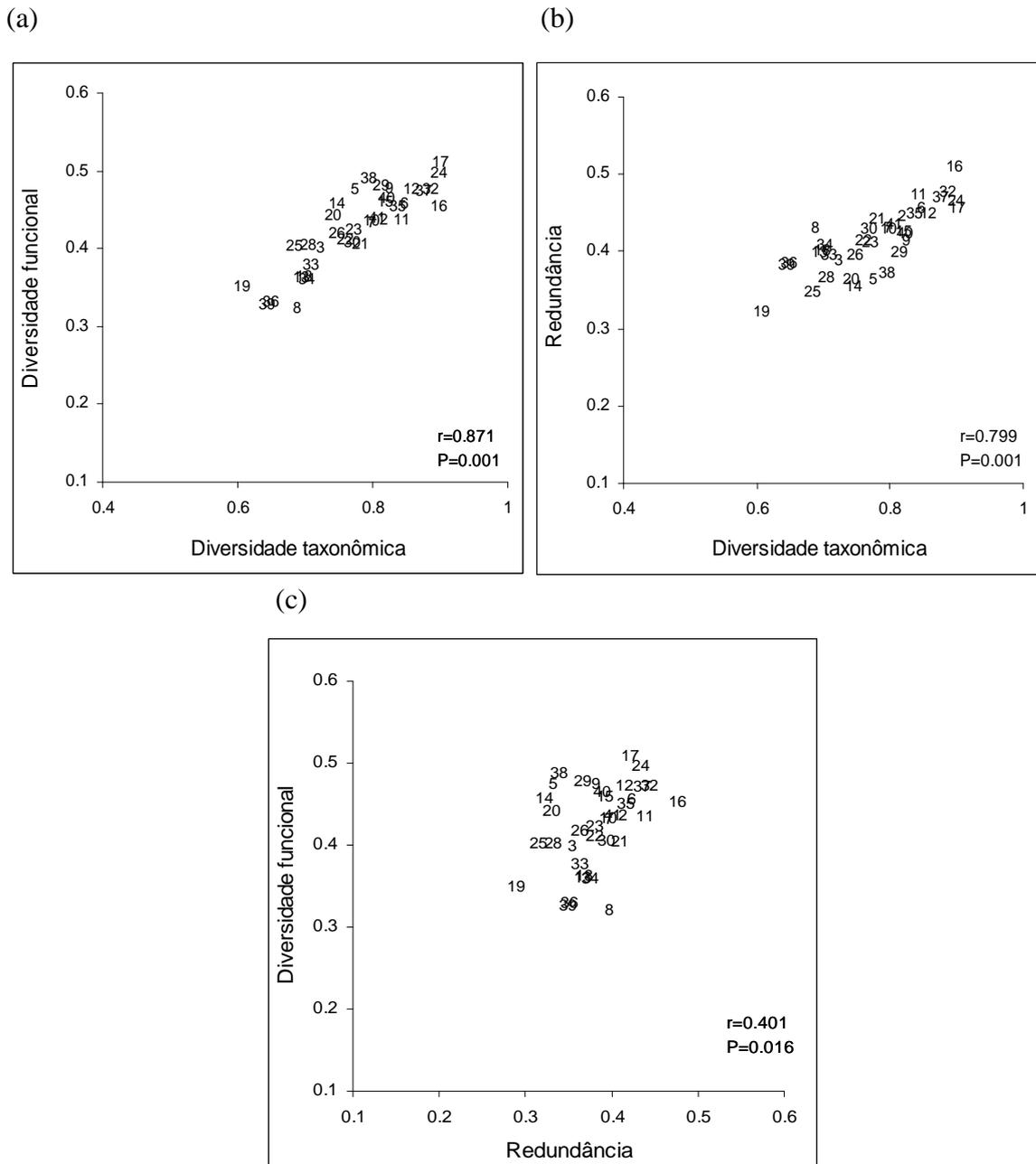


Figura 4. Relações (a-c) entre diversidade funcional, diversidade taxonômica e redundância funcional em uma metacomunidade de peixes no sul do Brasil. Foram utilizados o índice de Gini-Simpson para o cálculo da diversidade taxonômica (D), entropia quadrática de Rao para diversidade funcional (Q) e a redundância como a diferença entre os dois ($R = D - Q$). Os valores de significância foram obtidos por testes de permutação. Os números representam as lagoas e podem ser conferidos na Figura 1.

Regressões lineares múltiplas e seleção de modelos

Nas análises de regressões lineares múltiplas com os dois grupos de variáveis (Forma, CVA, CE e Área, CP, DM) apenas o primeiro grupo obteve variáveis selecionadas no procedimento automático step no software R (R Core Team, 2011) (Tab. 3). Para o segundo grupo de variáveis, o modelo nulo foi selecionado como o melhor para explicar a variação na redundância e diversidade funcional. Para o primeiro grupo, o melhor modelo preditor da variação da redundância funcional foi o modelo com as variáveis Forma e CVA (Fig. 5). Para a variação na diversidade funcional, o melhor modelo foi aquele que selecionou as variáveis CVA e CE, porém esse modelo não foi significativo estatisticamente.

Tabela 2. Coeficientes de correlação entre as variáveis de paisagem estão abaixo da diagonal principal. Acima da diagonal principal encontram-se os níveis de significância das correlações, calculados através de testes de permutação.

	Área	Forma	DM	CVA	CP	CE
Área	0	0.004	0.066	0.001	0.001	0.034
Forma	0.486	0	0.007	0.946	0.003	0.103
DM	-0.305	-0.476	0	0.116	0.016	0.017
CVA	-0.579	-0.012	0.261	0	0.005	0.011
CP	0.635	0.449	-0.387	-0.477	0	0.001
CE	0.368	0.270	-0.620	-0.417	0.630	0

Tabela 3. Akaike Information Criteria (AIC) dos modelos de regressão linear múltipla para redundância e diversidade funcional. Valores de R^2 e P são mostrados apenas para o grupo 1 de variáveis explicativas e com $\Delta_i < 2$.

Índice / Modelo	AIC	Δ_i	R^2	R^2_{ajust}	P
Diversidade funcional					
(1) Forma, CVA, CE	-218.73	1.91	0.112	0.031	0.264
CVA, CE	-220.64	0	0.11	0.057	0.139
(2) Área, CP, DM	-215.79	4.55			
Área, DM	-217.74	2.6			
DM	-219.33	1.01			
~1	-220.34	0			
Redundância					
(1) Forma, CVA, CE	-237.95	1.2	0.217	0.139	0.048
Forma, CVA	-239.15	0	0.1935	0.146	0.026
(2) Área, CP, DM	-230.82	4.38			
Área, CP	-232.29	2.91			
Área	-233.58	1.62			
~1	-235.2	0			

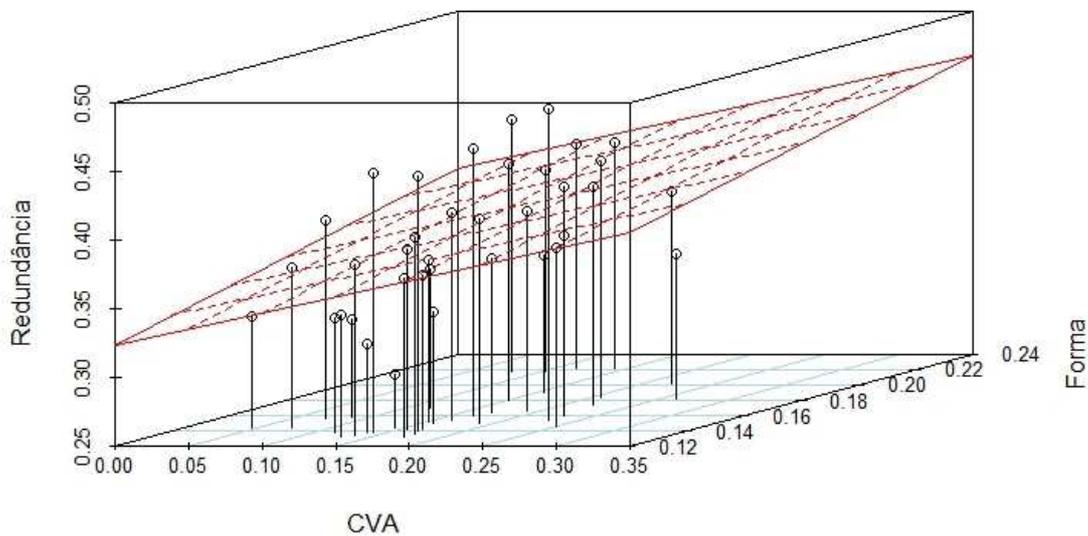


Figura 5. Representação gráfica da análise de regressão múltipla das variáveis Forma e CVA predizendo a variação na redundância funcional. Cada círculo simboliza uma lagoa e o plano em vermelho representa a reta de ajuste do modelo. $R^2_{ajust} = 0.146$, $P = 0.026$.

Testes de Mantel

O teste de Mantel entre a matriz de distância da composição taxonômica e a matriz de distâncias das lagoas descritas pela paisagem resultou em correlação significativa entre elas ($r=0.2077$, $P=0.034$), porém não entre a matriz composição de atributos e de paisagem ($r=0.04944$, $P=0.254$). Já os testes de Mantel entre a matriz composição taxonômica e distâncias geográficas entre lagoas ($r=0.07746$, $P=0.19$), entre a de composição de atributos e distâncias geográficas ($r=-0.0998$, $P=0.818$), revelaram que não há autocorrelação espacial na distribuição das composições taxonômica e de atributos.

TCAP e TDAP

As análises de padrões de convergência ($r(TE)=0.0494$, $P=0.739$) e divergência ($r(XE.T)=-0.0203$, $P=0.698$) de atributos revelaram que não há observação de tais padrões relacionados ao gradiente de variáveis espaciais apresentados pelas lagoas.

Discussão

As lagoas do sistema do rio Tramandaí de formatos mais irregulares e que variam mais a sua área ao longo do tempo possuem faunas mais redundantes funcionalmente. Esse resultado pode ser devido ao fato de que quanto maior o valor da forma, maior é a irregularidade no perímetro da lagoa, conseqüentemente, maior é a sua área de borda e menor a sua área interna disponível (Farina, 1998). Lagoas com grandes áreas de margem favorecem a entrada de nutrientes (Pérez-Ruzafa et al., 2007). Sendo assim, mais recursos estarão disponíveis e mais espécies funcionalmente similares podem estar presentes. Um raciocínio similar pode ser dado ao CVA, já que esse índice demonstra o quanto uma determinada lagoa varia a sua área ao longo do tempo, conforme a quantidade de água que entra no sistema proveniente de chuvas, e/ou em relação à vazão pelo canal de ligação com o oceano. O aumento na área da margem pode adicionar novos habitats, que podem beneficiar as espécies com maior quantidade de alimento disponível, sítios de reprodução e abrigos contra predadores (Fracz & Chow-Fraser, 2013). Este fato pôde ser demonstrado no estudo de Midwood & Chow-Fraser (2012), em um lago na região costeira na baía da Geórgia, onde os autores verificaram que após cinco anos de baixos níveis de volume de água houve impacto negativo na quantidade de habitats e recursos disponíveis às espécies, as quais diminuíram em riqueza e abundância. Sendo assim, pode-se concluir que a quantidade de recursos e a qualidade do hábitat disponível parecem ser determinantes nestes tipos de ambientes.

Nesse estudo, a diversidade taxonômica demonstrou ser um bom indicador da diversidade funcional presente no sistema, além disso, lagoas mais diversas são também mais redundantes funcionalmente. Uma alta redundância ecológica indicaria que as funções ecossistêmicas são mais robustas quando ocorrem mudanças na diversidade, já uma baixa redundância funcional implicaria na perda de atributos funcionais na comunidade mais rapidamente enquanto a diversidade declina (Micheli & Halpern, 2005). Ou seja, uma alta redundância funcional na comunidade implicaria em uma maior resiliência frente a distúrbios (Naeem, 1998; Yachi & Loreau, 1999; Allen et al., 2005). No entanto, tradicionalmente isso é esperado em estudos que usem atributos de efeito para investigar a resiliência do sistema em relação a um determinado processo ecossistêmico (Pillar et al., 2013). Atributos funcionais de efeito se referem a efeitos que as comunidades causam em processos ecossistêmicos, enquanto que atributos

funcionais de resposta se referem à maneira com a qual as comunidades respondem ao ambiente (e.g. distúrbios, uso de recursos) (Lavorel & Garnier, 2002; Lavorel et al., 2013; Moretti et al., 2013). Em estudos com animais, os atributos geralmente medidos são relacionados à história de vida, comportamentais, ecomorfológicos e de hábitos alimentares (de Bello et al., 2010), ou seja, comumente classificados como atributos de resposta. Desta forma, dificilmente algum atributo medido em animais é considerado determinante do funcionamento do ecossistema, pelo menos não de uma maneira tão intuitiva quanto alguns atributos medidos em plantas (e.g. química das folhas, tamanho e arquitetura das raízes).

Embora alguns autores considerem que para inferir sobre a resiliência ecossistêmica devemos escolher atributos específicos e relativos a um processo ecossistêmico em questão (Joner et al., 2011; Pillar et al., 2013), em ecossistemas aquáticos complexos e biodiversos, é difícil classificar um atributo funcional como sendo um atributo exclusivamente de efeito ou de resposta. Além disso, é considerado que atributos de efeito e resposta não se sobreponham, mas isso parece nem sempre ser verdadeiro (Lavorel & Garnier, 2002; Blanco et al., 2007; Pillar et al., 2013). Um exemplo que pode ser citado é o descrito no estudo de Hughes (1994) em recifes de coral da Jamaica, onde a sobrepesca e diminuição de espécies de peixes com funções similares (herbívoras), as quais se alimentam principalmente de algas, causou a troca de ambientes dominados por recifes de corais para ambientes dominados por algas, o que diminuiu a capacidade do sistema de se recuperar após tempestades muito fortes. Já em um trabalho desenvolvido por Chillo et al. (2011), foi aplicado o conceito de diversidade resposta para investigar a resiliência de pastagens após distúrbios. Para isso, foram selecionados grupos funcionais baseados em atributos de efeito, relacionados à ciclagem de nutrientes e retenção do solo, e atributos resposta, que definiram a diversidade resposta dentro de grupos funcionais. A diversidade resposta foi correlacionada positivamente com a resiliência após distúrbios. Desta maneira, consideramos que as lagoas mais diversas, com formatos mais irregulares e com maiores coeficientes de variação da área, as quais se mostraram mais redundantes funcionalmente, deveriam ser priorizadas em ações de preservação e manejo.

Nesse sistema, aparentemente todas as lagoas parecem ser ambientes favoráveis o suficiente para o estabelecimento de toda a diversidade de atributos considerados (uso de recursos e de dispersão), presente na região. Tem havido um debate na literatura sobre quais interpretações podem ser dadas sobre o papel de variáveis espaciais sobre a

estrutura de metacomunidades (e.g., Gilbert & Bennett, 2010; Smith & Lundholm, 2010; Diniz-Filho et al., 2012). Mas, em geral, há um consenso de que variáveis espaciais estariam ligadas majoritariamente a processos de dispersão. Já que em sistemas naturais, organismos estariam sujeitos a dispersão direcional, através de fluxos de ar ou água ou certas configurações espaciais (Moritz et al., 2013), fazendo com que comunidades mais próximas sejam mais similares em termos de composição de espécies do que comunidades distantes entre si (Tuomisto et al., 2003). E este padrão é esperado se a dispersão é um importante fator limitante na estruturação de comunidades ecológicas. No entanto, isso parece não ser verdade nesse sistema, onde não há diferenças na composição taxonômica e funcional em comunidades próximas ou distantes entre si. Índícios de ausência de limitação de dispersão em sistemas de lagoas já foram citados em outros trabalhos com peixes (Magnuson et al., 1998; Mason et al., 2007). Além disso, a ocorrência de autocorrelação espacial em alguns dados biológicos pode surgir de filtros ambientais, já que sítios localizados a curtas distâncias entre si são mais prováveis de partilhar as mesmas condições ambientais e, desta forma, a mesmas espécies (Legendre & Legendre, 1998; Lichstein et al., 2002; Moritz et al., 2013), ou grupos funcionais. Como demonstrado pelas análises de convergência e divergência de atributos e dos testes de Mantel, não há um indicativo da existência de processos como filtros ambientais e similaridade limitante ao longo de um gradiente espacial na estruturação destas comunidades.

Leibold et al. (2004), delimitaram quatro diferentes paradigmas para explicar a estrutura de metacomunidades: a perspectiva de dinâmica de manchas, a qual assume que as manchas de hábitat da área de estudo em questão seriam idênticas, e que cada uma delas é capaz de conter populações, podendo estar ocupadas ou desocupadas. A diversidade local de cada mancha é determinada apenas pela dispersão, e a dinâmica espacial por extinções e colonizações. Já a perspectiva de seleção de espécies considera que há mudança na comunidade devido a gradientes ambientais, causando diferenças na demografia e nas interações locais entre as espécies, e a dispersão não seria suficiente para alterar a sua distribuição, já que elas estariam separadas em nichos espaciais. Na perspectiva de efeito de massa, a dinâmica espacial afetaria a densidade das populações em cada mancha, sendo elas ambientalmente heterogêneas, e há uma relação de fonte-dreno entre manchas de hábitat, ou seja, uma espécie que é uma má competidora em uma mancha de hábitat pode evitar a exclusão competitiva ao se dispersar para uma mancha onde possua vantagem competitiva. E, por fim, a perspectiva neutra, a qual

melhor explicaria os nossos dados, pois é uma perspectiva que assume que todas as espécies são similares em suas habilidades competitivas e de fitness (Hubbel, 2001). A dinâmica de uma metacomunidade neutra seria predominantemente influenciada por padrões lentos e aleatórios de mudança na composição das espécies no espaço e no tempo, através de probabilidades de perdas (por extinção e colonização) e ganhos (por imigração e especiação) de espécies.

Os paradigmas de metacomunidades diferem nas suposições sobre os atributos ecológicos das espécies, assumindo que há um trade-off entre habilidades competitivas e de dispersão, com exceção do modelo neutro, onde é assumido que não há variação e covariação nestes atributos (Leibold et al., 2004). O modelo neutro ainda é o que mais difícil de ser “escolhido” para explicar a organização de metacomunidades, sendo o efeito de massa e o de seleção de espécies os mais citados (Amarasekare & Nisbet, 2001; Mouquet & Loreau 2002, 2003; Amarasekare, 2003; Mouquet et al., 2006; Van der Gucht et al., 2007; Loeuille & Leibold, 2008; Vanschoenwinke et al., 2010; Gravel et al., 2010; López-González et al., 2012), pois provavelmente, poucos ecólogos discordariam da existência de diferenciação de nichos entre as espécies (Hubbel, 2005). No entanto, a real questão a ser perguntada seria como essas diferenças se manteriam ecologicamente, e se as mesmas existem, quais seriam as suas reais importâncias na organização de comunidades ecológicas (Hubbel, 2005). Em um estudo realizado por Muneeppeerakul et al. (2008), onde os autores analisaram uma grande base de dados sobre a diversidade de peixes na bacia do Mississipi-Missouri, foi concluído que os padrões encontrados de biodiversidade espacial são preditos por um modelo neutro de metacomunidades. E em um estudo de Walker & Cyr (2007), o ajuste das estruturas de 9 entre 12 comunidades estudadas de peixes lagunares foram também preditas pelo modelo neutro de Hubbell (2001).

Porém, é crucial reconhecer que um padrão neutro não necessariamente implica em um processo neutro (Purves & Pacala, 2005; Muneeppeerakul et al., 2008). As lagoas costeiras do sistema do rio Tramandaí são caracterizadas por pequenas profundidades, o que favorece a ação eólica (Cenzano & Würdig, 2006). Esta ação eólica é a principal força ecológica da região, pois produz ondas que agem na ressuspensão dos sedimentos de fundo (Schwarbold & Schafer, 1984; Tomazelli, 1990; Machado, 2000), e essa ressuspensão de nutrientes, promovida pelo vento, aumenta a eficiência do fluxo de energia na cadeia alimentar, disponibilizando a matéria orgânica particulada, acessível somente para os níveis tróficos mais baixos, para níveis tróficos

mais altos (Demers et al., 1987; Millet & Cecchi, 1992; Jeppesen et al., 1999). Em regra, lagoas rasas possuem uma tendência maior de eutrofização, no entanto, as lagoas costeiras do sistema do rio Tramandaí não seguem esse padrão. Por serem expostas à ação do vento marítimo constante, há uma circulação vertical e horizontal permanente na água, então mesmo sendo lagoas rasas, elas possuem alta oxigenação do sedimento, o que faz com que haja uma fixação química do fósforo (Schäfer et al., 2013). Desta forma, a lagoa reduz a disponibilidade e o aumento natural permanente deste nutriente, diminuindo as chances de eutrofização e prevenindo a redução de oxigênio que esses eventos causam (Schäfer et al., 2013). Ou seja, estas lagoas se caracterizam pela grande quantidade de nutrientes e oxigenação, sendo ecossistemas extremamente produtivos. O que nos leva a crer, que talvez do ponto de vista biológico, não haja diferenciação e limitação na disponibilidade de recursos entre elas. Desta forma, uma explicação possível para a falta de indícios da existência de processos como similaridade limitante e filtros de nicho, seria a falta propriamente dita de filtros ambientais expressivos e discretos no espaço, os quais fariam com que as espécies sejam mais similares do que o esperado ao acaso (com convergência de atributos). Ou ainda, que até mesmo haja uma limitação de recursos forte o suficiente para que as espécies tenham que divergir em seus atributos a fim de evitar a competição, no que se refere aos atributos relacionados à dispersão e de uso de recursos.

No entanto, embora o padrão encontrado não seja muito consistente, o teste de Mantel entre a matriz de composição taxonômica e das lagoas descritas pelas variáveis espaciais demonstrou que lagoas semelhantes em suas características espaciais tendem a possuir composição taxonômica similar. Desta forma, pode-se suspeitar que talvez ocorra uma preferência das espécies por algumas características espaciais, pelo fato de serem encontrados conjuntos similares de espécies em lagoas muito parecidas. Porém, esse padrão não é refletido nos atributos funcionais medidos (dispersivos e de uso de recursos). Sendo assim, em trabalhos futuros nesse sistema, seria importante considerar atributos relativos ao potencial reprodutivo (e.g. fecundidade), comportamentais (e.g. posição na coluna d'água, tipos de forrageamento), longevidade (e.g. idade máxima) destas espécies, os quais não foram considerados neste estudo, a fim de verificar se os resultados obtidos ainda assim se manteriam.

Referências

Abilhoa, V., L. C. de Lima, M. A. P. Torres & P. R. B. Valério, 2009. Estrutura populacional, hábitos alimentares e aspectos reprodutivos de *Charax stenopterus* (Cope, 1894) (Teleostei, Characidae): uma espécie introduzida no reservatório do Passaúna, Sul do Brasil. *Estudos de Biologia* 31: 15-21.

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

Allen, C. R., L. Gunderson & A. R. Johnson, 2005. The use of discontinuities and functional groups to assess relative resilience in complex systems. *Ecosystems* 8: 958–66.

Amarasekare, P., 2003. Competitive coexistence in spatially structure environments: a synthesis. *Ecology Letters* 6: 1109–1122.

Amarasekare, P. & R. M. Nisbet, 2001. Spatial heterogeneity, source–sink dynamics, and the local coexistence of competing species. *American Naturalist* 158: 572–584.

Bellwood, D. R., P. C. Wainwright, C. J. Fulton & A. Hoey, 2002. Assembly rules and functional groups at global biogeographical scales. *Functional Ecology* 16: 557–562.

Blanco, C. C., E. E. Sosinski, B. R. C. Santos, M. A. da Silva & V. D. Pillar, 2007. On the overlap between effect and response plant functional types linked to grazing. *Community Ecology* 8: 57–65.

Borcard, D., F. Gillet & P. Legendre, 2011. *Numerical Ecology with R*. Springer, New York.

Botta-Dukát, Z., 2005. Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits. *Journal of Vegetation Science* 16: 533–540.

Brönmark C., 1985. Freshwater snail diversity: effects of pond area, habitat heterogeneity and isolation. *Oecologia* 67: 127-131.

Buckup, P. A., N. A. Menezes & M. S. Ghazzy, 2007. Catálogo das espécies de peixes de água doce do Brasil. Museu Nacional, Rio de Janeiro.

Burnham, K. P. & D. R. Anderson, 2010. Model Selection and Multimodel Inference. A Practical Information-Theoretic Approach. Second Edition. Springer- Verlag New York.

Cenzano, C. S. & N. L. Würdig, 2006. Spatial and temporal variations of the benthic macrofauna in different habitats of a lagoon of the northern coastal system of Rio Grande do Sul State, Brazil. *Acta Limnologica Brasiliensia* 18:153-163.

Chillo, V., M. Anand & R. A. Ojeda, 2011. Assessing the use of functional diversity as a measure of ecological resilience in arid rangelands. *Ecosystems* 14: 1168–1177.

Debastiani, V. J., 2013. SYNCOSA - Analysis of functional and phylogenetic patterns in metacommunities. <http://cran.rproject.org/web/packages/SYNCOSA/index.html>

de Bello, F., J. Lep's, S. Lavorel & M. Moretti, 2007. Importance of species abundance for assessment of trait composition: an example based on pollinator communities. *Community Ecology* 8: 163–170.

de Bello, F., S. Lavorel, S. Díaz, R. Harrington, J. H. C. Cornelissen, D. Bardgett, M. P. Berg, P. Cipriotti, C. K. Feld, D. Hering, P. M. da Silva, S. G. Potts, L. Sandin, J. P. Sousa, J. Storkey, D. A. Wardle, P. A. Harrison, 2010. Towards an assessment of multiple ecosystem processes and services via functional traits. *Biodiversity and Conservation*, 19: 2873-2893.

Demers, S., J. C. Therriault, E. Bourget & A. Bah, 1987. Resuspension in the shallow sublittoral zone of a macrotidal estuarine environment: wind influence. *Limnology and Oceanography* 32: 327-339.

Diaz, S. & M. Cabido, 2001. Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology and Evolution* 16: 646–655.

Diniz-filho, J. A. F., T. Siqueira, A. A. Padiã, T. F. Rangel, V. L. Landeiro & L. M. Bini, 2012. Spatial autocorrelation analysis allows disentangling the balance between neutral and niche processes in metacommunities. *Oikos* 121: 201–210.

Dumay, O., P. Tari, J. Tomasini & D. Mouillot, 2004. Functional groups of lagoon fish species in Languedoc Roussillon, southern France. *Journal of Fish Biology* 64: 970-983.

Farina A., 1998. Principles and methods in landscape ecology. Chapman & Hall, Londres.

Fonseca, C. R. & G. Ganade, 2001. Species functional redundancy, random extinctions and the stability of ecosystems. *Journal of Ecology*, 89: 118–125.

Fracz, A. & P. Chow-Fraser, 2013. Impacts of declining water levels on the quantity of fish habitat in coastal wetlands of eastern Georgian Bay, Lake Huron. *Hydrobiologia* 702: 151-169.

Froese, R. & D. Pauly, 2013. FishBase. World Wide Web electronic publication: www.fishbase.org.

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

Gravel, D., F. Guichard, M. Loreau & N. Mouquet, 2010. Source and sink dynamics in meta-ecosystems. *Ecology* 91: 2172–2184.

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

Hillebrand, H., & B. Matthiessen, 2009. Biodiversity in a complex world: consolidation and progress in functional research. *Ecology Letters* 12: 1405-1419.

Hohausová E., R. J. Lavoy & M. S. Allen, 2010. Fish dispersal in a seasonal wetland: influence of anthropogenic structures. *Marine and Freshwater Research* 61: 682– 694.

Hubbel, S. P., 2001. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press, Princeton.

Hubbel, S. P., 2005. Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence. *Functional Ecology* 19: 166-172.

Hughes, T. 1994. Catastrophes, phase shifts, and large-scale degradation of a Caribbean coral Reef. *Science* 265: 1547-1551.

Jeppesen, E., J. P. Jensen, M. Søndergaard & T. Lauridsen, 1999. Trophic dynamics in turbid and clearwater lakes with special emphasis on the role of zooplankton for water clarity. *Hydrobiologia* 408/409: 217-231.

Joner, F., G. Specht, S. C. Müller, V. D. Pillar, 2011. Functional redundancy in a clipping experiment on grassland plant communities. *Oikos* 120: 1420–1426.

Keddy, P. A., 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science* 3: 157–164.

Kruk, C., L. Rodriguez-Gallego, M. Meerhoff, F. Quitans, G. Lacerot, N. Mazzeo, F. Scasso, J. C. Paggi, E. T. H. M. Peeters & S. Marten, 2009. Determinants of biodiversity in subtropical shallow lakes (Atlantic coast, Uruguay). *Freshwater Biology* 54: 2628–2641.

Langeani, F., P. A. Buckup, L. R. Malabarba, L. H. R. Py-Daniel, C. A. S. Lucena, R. S. Rosa, J. A. S. Zuanon, Z. M. S. Lucena, M. R. Britto, O. T. Oyakawa, & G. Gomes-Filho, 2009. Peixes de Água Doce. In: Rocha, R. M. da & W. A. Boeger (eds), *Estado da Arte e Perspectivas para a Zoologia no Brasil*. Ed. UFPR, Curitiba: 222-224.

Lauder, G. V. 2000. Function of the caudal fin during locomotion in fishes: kinematics, flow visualization, and evolutionary patterns. *American Zoologist* 40:101-122.

Lavorel, S. & E. Garnier, 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem function from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* 16: 545–556.

Lavorel, S., J. Storkey, R. Bardgett, F. de Bello, M. Berg, X. Le Roux, M. Moretti, C. Mulder, S. Díaz & R. Harrington, 2013. A novel framework for linking functional diversity of plants with other trophic levels for the quantification of ecosystem services. *Journal of Vegetation Science* 24: 942-948.

Lavorel, S., K. Grigulis, S. McIntyre, N. S. G. Williams & D. Garden, 2008. Assessing functional diversity in the field – methodology matters! *Functional Ecology* 22: 134–147.

Lawton, J. H., S. Naeem, , L. J. Thompson, A. Hector & M. J. Crawley, 1998. Biodiversity and ecosystem function: getting the Ecotron experiment in its correct context. *Functional Ecology* 12: 848–852.

Lawton, J. H. & V. K. Brown, 1994. Redundancy in ecosystems. In: Schulze, E. D. & H. A. Mooney (eds), *Biodiversity and Ecosystem Function*. Springer Berlin Heidelberg: 255–270.

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

Legendre, P. & L. Legendre, 1998. *Numerical ecology*. Elsevier, Montreal.

Levin, L.A., D. F. Boesch, A. Covich, C. Dahm, C. Erseus, K. C. Ewel, R. T. Kneib, A. Moldenke, M. A. Palmer, P. Snelgrove, D. Strayer & J. M. Weslawski, 2001. The function of marine critical transition zones and the importance of sediment biodiversity. *Ecosystems* 4: 430– 451.

Lichstein, J. W., T. R. Simons, S. A. Shriner & K. E. Franzreb, 2002. Spatial autocorrelation and autoregressive models in ecology. *Ecological Monographs* 72: 445–463.

Loeuille, N., M. A. Leibold, 2008. Evolution in metacommunities: on the relative importance of species sorting and monopolization in structuring communities. *American Naturalist*, 171: 788-799.

López-González, C., S. J. Presley, A. Lozano, R. D. Stevens & C. L. Higgins, 2012. Metacommunity analysis of Mexican bats: environmentally mediated structure in an area of high geographic and environmental complexity. *Journal of Biogeography* 39: 177–192.

Lucas, M., & E. Baras, 2001. *Migration of Freshwater Fishes*. Blackwell Science, Oxford, UK.

MacArthur, R. & R. Levins, 1967. Limiting similarity, convergence and divergence of coexisting species. *American Naturalist* 101: 377-387.

Machado, N. A. F., 2000. Análise multiescalonada e diagnóstico ambiental aplicado ao Litoral Norte da planície costeira do RS. Utilização da morfometria, sedimentometria, geoquímica dos sedimentos e físico e química das águas. São Carlos, UFSCar, 700p (Tese).

Magnuson, J. J., W. M. Tonn, A. Banerjee, J. Toivonen, O. Sanchez & M. Rask, 1998. Isolation vs. extinction in the assembly of fishes in small northern lakes. *Ecology* 79: 2941–2956.

Magurran, A. E., 1988. *Ecological diversity and its measurement*. Magurran, A. E. (eds). Princeton University Press, Princeton, 177 p.

Malabarba, L. R., P. C. Neto, V. A. Bertaco, T. P. Carvalho, J. F. Santos & L. G. S. Artioli, 2013. *Guia de identificação dos peixes da bacia do rio Tramandaí*. Via Sapiens, Porto Alegre.

Mason, N. W. H., C. Lanoiselée, D. Mouillot, P. Irz & C. Argillier, 2007. Functional characters combined with null models reveal inconsistency in mechanisms of species turnover in lacustrine fish communities. *Oecologia* 153: 441–452.

Micheli, F. & B. S. Halpern, 2005. Low functional redundancy in coastal marine assemblages. *Ecology Letters* 8: 391-400.

Midwood, J. D. & P. Chow-Fraser, 2012. Changes in aquatic vegetation and fish communities following 5 years of sustained low water levels in coastal marshes of eastern Georgian Bay, Lake Huron. *Global Change Biology* 18: 93–105.

Millet, B. & P. Cecchi, 1992. Wind-induced hydrodynamic control of phytoplankton biomass in a lagoon ecosystem. *Limnology and Oceanography* 37: 140-146.

Mittelbach, G., 2012. *Community Ecology*. Michigan State University, Michigan.

Moretti, M., F. de Bello, S. Ibanez, S. Fontana, G. Pezzatti, F. Dziock, C. Rixen & S. Lavorel, 2013. Linking traits between plants and invertebrate herbivores to track functional effects of environmental changes. *Journal of Vegetation Science* 24: 949–962.

Moritz, C., C. N. Meynard, V. Devictor, K. Guizien, C. Labrune, J-M. Guarini & N. Mouquet, 2013. Disentangling the role of connectivity, environmental filtering, and spatial structure on metacommunity dynamics. *Oikos* 122: 1401–1410.

Mouchet, M. A., M. D. M. Burns, A. M. Garcia, J. P. Vieira & D. Mouillot, 2013. Invariant scaling relationship between functional dissimilarity and co-occurrence in fish assemblages of the Patos Lagoon estuary (Brazil): environmental filtering consistently overshadows competitive exclusion. *Oikos* 122: 247–257.

Mouillot, D., O. Dumay & J. Tomasini, 2007. Limiting similarity, niche filtering and functional diversity in coastal lagoon fish communities. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 71: 443-456.

Mouquet, N. & M. Loreau, 2002. Coexistence in metacommunities: the regional similarity hypothesis. *American Naturalist* 159: 420–426.

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

Mouquet, N., T. E. Miller, T. Daufresne & J. M. Kneitel, 2006. Consequences of varying regional heterogeneity in source-sink metacommunities. *Oikos* 113: 481–488.

Muneepeerakul, R., E. Bertuzzo, H. J. Lynch, W. F. Fagan, A. Rinaldo, I. Rodriguez-Iturbe, 2008. Neutral metacommunity models predict fish diversity patterns in Mississippi–Missouri basin. *Nature* 453: 220–223.

Naeem, S., 1998. Species redundancy and ecosystem reliability. *Conservation Biology* 12: 39–45.

Naeem, S., 2002. Disentangling the impacts of diversity on ecosystem functioning in combinatorial experiments. *Ecology* 83: 2925–2935.

Naeem, S. & J. P. Wright, 2003. Disentangling biodiversity effects on ecosystem functioning: deriving solutions to a seemingly insurmountable problem. *Ecology Letters* 6: 567–579.

Nunes, D. M. & S. M. Hartz, 2006. Feeding dynamics and ecomorphology of *Oligosarcus jenynsii* (Gunther, 1864) and *Oligosarcus robustus* (Menezes, 1969) in the lagoa Fortaleza, southern Brazil. *Brazilian Journal of Biology* 66: 121–132.

Peres-Neto, P. R., 2004. Patterns in the co-occurrence of fish species in streams: the role of site suitability, morphology and phylogeny versus species interactions. *Oecologia* 140: 352–360.

Pérez-Ruzafa, A., M. C. Mompeán & C. Marcos, 2007. Hydrographic, geomorphologic and fish assemblage relations in coastal lagoons. *Hydrobiologia* 577: 107–125.

Petchey O. L., E. O'Gorman & D. F. B. Flynn, 2009. A functional guide to functional diversity measures. In: Naeem S, D. E. Bunker, A. Hector, M. Loreau & C. Perrings (eds), *Biodiversity and Human Impacts*. Oxford University Press, Oxford: 49-59.

Petchey, O. L., K. L. Evans, I. S. Fishburn & K. J. Gaston, 2007. Low functional diversity and no redundancy in British avian assemblages. *Journal of Animal Ecology* 76: 977–985.

Petchey, O. L. & K. J. Gaston, 2002. Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters* 5: 402–411

Piet, G. J., 1998. Ecomorphology of a size-structured tropical freshwater fish community. *Environmental Biology of Fishes* 51: 67-86.

Pillar, V. D., C. C. Blanco, S. C. Müller, E. E. Sosinski, F. Joneer & L. D. S. Duarte, 2013. Functional redundancy and stability in plant communities. *Journal of Vegetation Science* 24: 963–974.

Pillar, V. D., L. da S. Duarte, E. E. Sosinski & F. Joneer, 2009. Discriminating trait-convergence and trait-divergence assembly patterns in ecological community gradients. *Journal of Vegetation Science* 20: 334–348.

Purves D.W. & S.W. Pacala, 2005. Ecological drift in niche-structured communities: neutral pattern does not imply neutral process. In: Burslem, D., M. Pinard & S. Hartley (eds), *Biotic Interactions in the Tropics*. Cambridge University Press. Cambridge: 108 – 138.

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

Rao, C. R., 1982. Diversity and dissimilarity coefficients: an unified approach. *Theoretical Population Biology* 21: 24–43.

Reis, R. E., S. O. Kullander & C. J. Ferraris Jr., 2003. Check list of the freshwater fishes of South and Central America. Porto Alegre, Edipucrs.

Ricotta, C., 2005. A note on functional diversity measures. *Basic and Applied Ecology* 6: 479–486.

Rodrigues, G. G. & S. M. Hartz, 2001. Food dynamics of fish and the interaction with macroinvertebrates from a shallow lake in southern Brazil. *Verhandlungen des Internationalen Verein Limnologie* 27: 3309-3314.

Schäfer, A., C. A. Marchet, S. Ahlert & S. M. Schuh, 2013. Volume de água e tendência de eutrofização das Lagoas Costeiras. In: Lanzer, R., A. Schäfer, M. P. Jahn (Eds), *Gestão dos Recursos hídricos, Municípios de Cidreira, Balneário Pinhal e Palmares do Sul: Recursos Hídricos e Toxicologia*. Educs, Caxias do Sul: 22-35.

Schwarzbold A. & A. Schäfer, 1984. Gênese e Morfologia das Lagos Costeiras do Rio Grande do Sul – Brasil. *Amazoniana* 9: 87-104.

Sibbing, F. A. & L. A. J. Nagelkerke, 2001. Resource partitioning by Lake Tana barbs predicted from fish morphometrics and prey characteristics. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 10: 393–437.

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

Statzner, B., S. Doledec & B. Hugueny, 2004. Biological trait composition of European stream invertebrate communities: assessing the effects of various trait filter types. *Ecography* 27: 470-488.

Stubbs, W. J. & J. B. Wilson, 2004. Evidence for limiting similarity in a sand dune community. *Journal of Ecology* 92: 557-567.

Tilman, D., 1999. The ecological consequences of changes in biodiversity: a search for general principles. *Ecology* 80: 1455–1474.

Tomazelli, L. J., 1990. Contribuição ao estudo dos sistemas deposicionais holocênicos do nordeste da província costeira do Rio Grande do Sul, com ênfase no sistema eólico. Porto Alegre, UFRGS, 270p (Tese).

Tonn, W. M. & J. J. Magnuson, 1982. Patterns in the Species Composition and Richness of Fish Assemblages in Northern Wisconsin Lakes. *Ecology* 63: 1149-1166.

Tuomisto, H., K. Ruokolainen & M. Yli-Halla, 2003. Dispersal, environment, and floristic variation of Western Amazonian forests. *Science* 299: 241–244.

Van der Gucht, K., K. Cottenie, K. Muylaert, N. Vloemans, S. Cousin, S. Declerck, E. Jeppesen, J. M. Conde-Porcuna, K. Schwenk, G. Zwart, H. Degans, W. Vyverman & L. De Meester, 2007. The power of species sorting: Local factors drive bacterial community composition over a wide range of spatial scales. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104: 20404–20409.

Vanschoenwinkel, B., A. Waterkeyn, M. Jocque, L. Boven, M. Seaman & L. Brendonck, 2010. Species sorting in space and time-the impact of disturbance regime on community assembly in a temporary pool metacommunity. *Journal of the North American Benthological Society* 29: 1267–1278.

Walker, B., 1992. Biological diversity and ecological redundancy. *Conservation Biology* 6: 18–23.

Walker, B., 1995. Conserving biological diversity through ecosystem resilience. *Conservation Biology* 9: 747–752.

Walker, S. C. & H. Cyr, 2007. Testing the standard neutral model of biodiversity in lake communities. *Oikos* 116: 143-155.

Weiher, E. & P. A. Keddy, 1995. Assembly rules, null models, and trait dispersion: new questions from old patterns. *Oikos* 74: 159–164.

Weiher, E., G. D. Paul Clarke & P. A. Keddy, 1998. Community assembly rules, morphological dispersion, and the coexistence of plant species. *Oikos* 81: 309–322.

Wilson, J. B., 1999. Assembly rules in plant communities. In: Weiher, E. & P. A. Keddy (eds), *Ecological assembly rules: perspectives, advances, retreats*. Cambridge University Press, Cambridge, UK: 130–164.

Yachi, S. & M. Loreau, 1999. Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: the insurance hypothesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 96: 1463–1468.

Zobel, M., 1997. The relative role of species pools in determining plant species richness. An alternative explanation of species coexistence? *Trends in Ecology and Evolution* 12: 266–269.

Considerações Finais

Métricas de paisagem representam a heterogeneidade espacial de uma dada região (Kearns et al., 2005), sendo apropriadas para serem utilizadas em estudos onde se quer avaliar processos em escalas regionais. Em estudos ecológicos, muita ênfase é dada à heterogeneidade e qualidade do hábitat local para explicar a distribuição, abundância e funcionalidade das espécies presentes. Entretanto, considerar a influência de processos ou fatores espaciais é essencial no estudo de metacomunidades, já que é um termo que considera que algumas comunidades são influenciadas por processos históricos, biogeográficos, fatores locais e eventos de migração e extinção (Leibold et al., 2004).

Segundo Eros et al. (2009), caracterizar as relações entre atributos funcionais e ambiente é uma abordagem alternativa e útil no entendimento das respostas de comunidades ecológicas a variações temporais e espaciais. Neste estudo, verificamos que as variáveis espaciais medidas não possuem importância na determinação da diversidade funcional apresentada pela metacomunidade, sendo que as funções avaliadas para calcular essa diversidade se referem a capacidades dispersivas/natatórias e de uso de recursos no ambiente. Cabe ressaltar que neste estudo, consideramos apenas as espécies coletadas por apenas um apetrecho de pesca, o qual captura as espécies que habitam as margens mais profundas das lagoas. Portanto, foram desconsideradas deste trabalho as espécies típicas de margens rasas, capturadas geralmente com rede de arrasto de praia. Desta forma, este trabalho representa apenas um recorte da real assembleia de espécies de peixes que habitam essas lagoas. Sendo assim, caso arrastos nas margens tivessem sido utilizados, outros padrões de diversidade funcional pudessem ter emergido.

Cabe ressaltar que os processos que determinam o estabelecimento de comunidades dentro o pool regional disponível não são apenas aqueles relacionados ao nicho, os quais seguem regras ditadas por filtros ambientais locais e o princípio da exclusão competitiva (Diamond, 1975; Weiher & Keddy, 1999; Chesson, 2000; Chase & Leibold, 2003). Há também processos que resultam da limitação a dispersão espacial, eventos evolutivos (MacArthur & Wilson, 1967; Hubbel, 2001), e também históricos, sendo que estes dois últimos enfatizam condições iniciais e padrões históricos de especiação. Desta maneira, como perspectivas futuras para o seguimento do estudo desta metacomunidade, seria essencial incluir a avaliação de características filogenéticas das espécies, pois foram encontradas conjuntos de espécies similares em lagoas com

características espaciais parecidas, porém, apenas o uso da abordagem taxonômica e funcional não se mostraram suficientes para explicar este padrão apropriadamente.

Referências

Chase, J. M. & M. A. Leibold, 2003. *Ecological Niches: Linking Classical and Contemporary Approaches*. University of Chicago Press, Chicago.

Chesson, P., 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31: 343–366.

Diamond, J. M., 1975. Assembly of species communities. In Cody, M. L. & J. M. Diamond (eds), *Ecology and evolution of communities*. Harvard University Press, Massachusetts.

Erös, T., J. Heino, D. Schmera & M. Rask, 2009. Characterising functional trait diversity and trait-environmental relationships in fish assemblages of boreal lakes. *Freshwater Biology* 54: 1788-1803.

Hubbel, S. P., 2001. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press, Princeton.

Kearns F. R., K. N. Maggi, J. L. Carter & V. H. Resh, 2005. A method for the use of landscape metrics in freshwater research and management. *Landscape Ecology* 20: 113–125.

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

MacArthur, R. H. & E. O. Wilson, 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton.

Weiher, E. & P. A. Keddy, 1999. *Ecological assembly rules*. Cambridge University Press, Cambridge.

Anexos

Anexo 1. Lista das espécies de peixes presentes nas lagoas amostradas

Ordem/Família/Espécie

Ordem Atheriniformes

Família Atherinopsidae

Atherinella brasiliensis (Quoy & Gaimard, 1825)

Odontesthes argentinensis (Valenciennes, 1835)

Odontesthes bicudo (Malabarba & Dyer, 2002)

Odontesthes bonariensis (Valenciennes, 1835)

Odontesthes ledae (Malabarba & Dyer, 2002)

Odontesthes piquava (Malabarba & Dyer, 2002)

Ordem Beloniformes

Família Hemiramphidae

Hyporhamphus unifasciatus (Ranzani, 1841)

Ordem Characiformes

Família Acestrorhynchidae

Acestrorhynchus pantaneiro (Menezes, 1992)

Família Anostomidae

Leporinus obtusidens (Valenciennes, 1837)

Família Characidae

Astyanax eigenmanniorum (Cope, 1894)

Astyanax aff. *fasciatus* (Cuvier, 1819)

Astyanax jacuhiensis (Cope, 1894)

Astyanax sp.

Charax stenopterus (Cope, 1894)

Cyanocharax alburnus (Hensel, 1870)

Hyphessobrycon luetkenii (Boulenger, 1887)

Oligosarcus jenynsii (Günther, 1864)

Oligosarcus robustus (Menezes, 1969)

Família Curimatidae

Cyphocharax voga (Hensel, 1970)

Família Erythrinidae

Hoplias malabaricus (Bloch, 1794)

Ordem Clupeiformes

Família Clupeidae

Platanichthys platana (Regan, 1917)

Brevoortia pectinata (Jenyns, 1842)

Família Engraulidae

Lycengraulis grossidens (Spix & Agassiz, 1829)

Ordem Elopiformes

Família Elopidae

Elops saurus (Linnaeus, 1766)

Ordem Perciformes

Família Cichlidae

Australoheros facetus (Jenyns, 1842)

Cichlasoma portalegrense (Hensel, 1870)

Crenicichla lepidota (Heckel, 1840)

Crenicichla maculata (Kullander & Lucena, 2006)

Geophagus brasiliensis (Quoy & Gaimard, 1824)

Gymnogeophagus lacustris (Reis & Malabarba, 1988)

Gymnogeophagus rhabdotus (Hensel, 1870)

Gymnogeophagus gymnogenys (Hensel, 1870)

Família Carangidae

Trachinotus carolinus (Linnaeus, 1766)

Família Centropomidae

Centropomus parallelus (Poey, 1860)

Família Gerreidae

Eucinostomus melanopterus (Bleeker, 1863)

Eucinostomus argenteus (Baird & Girard, 1855)

Família Sciaenidae

Micropogonias furnieri (Desmarest, 1823)

Família Pomatomidae

Pomatomus saltatrix (Linnaeus, 1766)

Ordem Pleuronectiformes

Família Paralichthyidae

Citharichthys macrops (Dresel, 1885)

Ordem Mugiliformes

Família Mugilidae

Mugil liza (Valenciennes, 1836)

Mugil curema (Valenciennes, 1836)

Ordem Siluriformes

Família Ariidae

Genidens genidens (Cuvier, 1829)

Família Auchenipteridae

Trachelyopterus lucenai (Bertoletti, Pezzi da Silva & Pereira, 1995)

Família Callichthyidae

Corydoras paleatus (Jenyns, 1842)

Hoplosternum littorale (Hancock, 1828)

Família Loricariidae

Loricariichthys anus (Valenciennes, 1836)

Rineloricaria quadrensis (Reis, 1983)

Família Heptapteridae

Pimelodella australis (Eigenmann, 1917)

Rhamdia aff. *quelen* (Quoy & Gaimard, 1824)

Anexo 2. Resultados das variáveis espaciais de cada lagoa obtidas através de metodologias de geoprocessamento.

ID Lagoa	Área	Forma	DM	CVA	CP	CE
1	4.45	1.6	1407.71	15.48	0	0
2	12421.59	3.2	2962.1	3.05	0.655	0.225
3	9.41	2.24	2557.53	23.81	0	0
4	130.86	1.49	7751.19	11.64	0.894	0.227
5	11959.03	1.52	3509.7	0.79	1.258	0.233
6	516.74	2.17	10233.97	5.6	0.441	0.227
7	81.73	1.64	11805.24	9.18	0.497	0.237
8	5065.22	3.05	6369.98	2.61	1.256	0.24
9	263.59	1.8	14184.73	15.64	0.664	0.234
10	23.03	1.92	15314.92	9.41	0.078	0.233
11	28.72	1.43	5870.8	4.71	0	0
12	334.16	3.17	2506.69	4.73	1.269	0.252
13	246.08	1.53	6004.43	1.47	0.923	0.247
14	708.17	1.77	7553.81	1.91	0.802	0.246
15	123.03	1.42	9517.14	7.13	0.758	0.244
16	393.71	1.69	11097.92	15.97	0.29	0.242
17	61.18	2.29	4608.27	11.48	0.911	0.271
18	408.19	1.66	6360.39	5.46	0.471	0.257
19	78.64	1.52	8793.33	4.96	0.773	0.253
20	83.67	1.64	9910.92	5.91	0.617	0.253
21	47.21	2.06	10976.46	14.21	0.566	0.249
22	65.33	1.51	12286.63	5.7	0.29	0.248
23	24.96	1.57	9018.16	20.54	0	0
24	1887.78	3.07	29.78	1.66	1.564	1
25	35.55	1.45	5843.58	4.25	0.849	0.31
26	91.12	1.88	6142.83	7.14	1.093	0.314
27	166.69	1.75	8243.01	6.72	0.912	0.293
28	139.21	1.44	8682.66	3.06	0.526	0.281
29	40.58	1.33	2038.3	7.59	0.313	0.274
30	931.29	1.72	10388.97	1.51	0.984	0.302
32	699.51	1.82	7267.59	6.57	0.928	0.277
33	79	1.49	2943.67	6.85	0.584	0.267
34	38.29	1.37	6057.08	4.37	0.248	0.262
35	329.7	1.83	7498.38	14.93	0.773	0.262
36	1840.09	1.98	3578.15	3.27	1.015	0.257
37	68.08	1.46	6123.5	6.93	0.741	0.253
38	108.69	1.35	6189.77	3.89	0.254	0.25
39	1538.15	2.42	1904.3	5.67	0.827	0.251
40	240.11	2.68	2120.58	13.78	1.213	0.246
41	619.63	1.69	2369.72	6.49	0.581	0.245

