

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS
DEPARTAMENTO DE ECOLOGIA

Conectividade e padrões de riqueza e diversidade de espécies de peixes nas lagoas do litoral norte do Rio Grande do Sul, Brasil

Taís de Fátima Ramos Guimarães

Estudo realizado como pré-requisito para
obtenção do título de Bacharel em
Ciências Biológicas – ênfase Ambiental

Orientador: Fernando Gertum Becker

Banca Examinadora: Heinrich Hasenack
Luiz Roberto Malabarba

Porto Alegre, 16 de novembro de 2009

Aos examinadores,

Este estudo está formatado segundo as normas da Revista Basic and Applied Ecology. No entanto, para melhor leitura e visualização das informações, as figuras e gráficos foram mantidas ao longo do texto.

Sumário

Resumo.....	01
Introdução.....	03
Materiais e Métodos	07
Área de Estudo	07
Obtenção e Análise de Dados	10
Resultados	14
Discussão	23
Agradecimentos	29
Referências Bibliográficas	30
Apêndice 1	35
Apêndice 2	37

Conectividade e padrões de riqueza e diversidade de espécies de peixes nas lagoas do litoral norte do Rio Grande do Sul, Brasil

Taís de F.R. Guimarães; Fernando Gertum Becker

Departamento de Ecologia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul

Resumo

A conectividade dos ambientes é um ponto chave para o entendimento de muitos processos ecológicos, mas foi pouco analisada em sistemas aquáticos. Neste trabalho, desenvolvemos medidas de conectividade a serem testadas com dados de ictiofauna do sistema do rio Tramandaí (RS). O objetivo é analisar relações entre conectividade e comunidades de peixes (riqueza), utilizando sistemas de informação geográfica e conceitos de ecologia de paisagem (conectividade, isolamento). A conectividade entre 39 lagoas foi medida com apoio de análise no programa Idrisi, a partir do mapa de uso e cobertura da terra (Landsat-TM, ano base 2002) e do mapa de hidrografia (digitalizações de cartas do exército-1:250000). Calculamos dois índices de conectividade funcional: primária (relacionada ao potencial de recolonização de cada lagoa, considerando o tipo de conexão, a área das lagoas, e o número de conexões de cada uma), estuarina (mostrando o grau de conexão da lagoa com o estuário, considerando a grau de atrito de cada tipo de conexão) e um índice de conectividade estrutural, calculado em função da distância de custo até o estuário, considerando atrito básico (1) para todas as conexões. Os dados de riqueza e composição de peixes foram obtidos com base em registro bibliográficos e de coleções científicas (UFRGS, MCT-PUCRS e FZB), onde a metodologia empregada na coleta foi a rede de espera. As espécies amostradas em cada lagoa foram classificadas em espécies de água doce primárias, secundárias, água doce/estuarinas e estuarinas. Nossos resultados mostram que a riqueza de espécies está melhor correlacionada com os indicadores de conectividade do que com a área das lagoas e que os grupos ecobiogeográficos respondem de formas diferentes aos índices de

conectividade. Dessa forma, a mensuração da conectividade é uma ferramenta importante para determinar o grau de vulnerabilidade da lagoa frente a distúrbios naturais ou antropogênicos.

Palavras chave: Sistemas de Informação Geográfica (SIG), ecologia de paisagem, ictiologia.

Introdução

Padrões de riqueza e composição de espécies em comunidades são influenciados por fatores biogeográficos, por características locais dos habitats e também pela conectividade (troca de indivíduos e espécies) (Jackson *et al.*, 2001; Olden *et al.*, 2001). Este último aspecto passou a ser estudado principalmente após o desenvolvimento das teorias de biogeografia de ilhas, metapopulação e da ecologia de paisagem (Taylor *et al.*, 1993; Tischendorf & Fahrig, 2001).

A conectividade entre manchas de hábitat tem sido vista como um ponto chave para o entendimento de muitos processos ecológicos como fluxo gênico, dispersão, invasão de espécies exóticas (Medina & Vieira, 2007). Ela é um fator importante dentro de ecologia da paisagem, mas ainda possui conceito difuso e ambíguo (Tischendorf & Fahrig, 2000a; Tischendorf & Fahrig, 2001; Calabrese & Fagan, 2004; Taylor *et al.*, 2006; Kindlmann & Burel, 2008).

De forma geral, a conectividade é uma propriedade da paisagem que é determinada pela interação do organismo com a estrutura física da paisagem. (Tischendorf & Fahrig, 2000a; Taylor *et al.*, 2006; Medina & Vieira, 2007; Kindlmann & Burel, 2008). Ela pode ainda ser definida como conectividade estrutural ou funcional. A primeira definição é baseada somente na estrutura da paisagem, no arranjo espacial de diferentes tipos de habitats e pode ser medida por uma distância euclidiana, por exemplo; já a segunda, considera a resposta comportamental do organismo a vários elementos da paisagem, dependendo das preferências de hábitat e habilidade de dispersão da espécie considerada (Tischendorf & Fahrig, 2000a; Taylor *et al.*, 2006; Medina & Vieira, 2007; Kindlmann & Burel, 2008). Uma mancha de hábitat estruturalmente conectada pode não ser funcionalmente conectada e eventualmente manchas de hábitat não contínuos podem ser funcionalmente conectados, dependendo da espécie (Tischendorf & Fahrig, 2000a; Taylor *et al.*, 2006). Em outras palavras, diferentes paisagens podem ter diferentes graus de conectividades para a mesma espécie, e a mesma paisagem pode ter diferentes graus de conectividade para diferentes espécies (Calabrese & Fagan, 2004; Kindlmann & Burel, 2008). Por exemplo, duas manchas de hábitat na paisagem (manchas

de floresta) são conectadas por um corredor (longo ou muito estreito) existindo uma conectividade estrutural. Porém, esta conectividade estrutural pode ser inapropriada para o deslocamento de uma espécie de mamífero, não existindo conectividade funcional para ele, mas pode ser apropriada para uma espécie de ave, neste caso havendo conectividade estrutural e também funcional (Tischendorf & Fahrig, 2000a).

Muitos trabalhos têm sido focados na identificação de métodos para medir a conectividade (Tischendorf & Fahrig, 2000b; Cote *et al.*, 2009; Urban & Keitt, 2001; McRae *et al.*, 2008), mas poucos têm considerado problemas de conectividade do ponto de vista da dispersão de organismos aquáticos entre manchas de hábitat aquático. Os trabalhos que abordam a questão da conectividade nestes ambientes analisam a relação entre isolamento do hábitat, estrutura da comunidade de peixes e distribuição das espécies (Scheffer & Geest., 2006, Spens *et al.*, 2007, Zeug *et al.*, 2005). Sob ótica da ecologia de paisagem, a abordagem desses trabalhos, considera apenas a conectividade estrutural, classificando os ambientes como fisicamente conectados ou isolados, desconsiderando que diferentes espécies possuem distintas capacidades de dispersão pela mesma conexão física.

Ainda existem dificuldades em mensurar a conectividade funcional, pois o movimento do organismo não é influenciado apenas pela distância entre as manchas de hábitat, mas também por características da matriz como tipo de vegetação, estrutura, uso do solo (Taylor *et al.*, 2006; Theobald, 2006). No entanto, têm sido desenvolvidas formas de mensurar a conectividade funcional com o apoio de sistemas de informação geográfica (SIG) e mapeamentos de habitats, quantificando a resistência da paisagem sobre o movimento do organismo (Theobald, 2006).

Quando tratamos de ambientes aquáticos é importante ressaltar que corpos d'água, como lagoas, são manchas naturais de habitats, ao contrário de ambientes terrestres, onde os estudos geralmente enfocam manchas formadas a partir da fragmentação (por exemplo, florestas). No entanto, os sistemas fluviais também estão sujeitos a eventos de fragmentação de origens naturais e antrópicas (Fagan, 2002) como implantação de barragens, e essas alterações podem reduzir a biodiversidade destes ambientes (Zeug *et al.*, 2005). Num

sistema lacustre formado por corpos d'água e suas interconexões, a conectividade pode ser tanto aumentada como reduzida pela ação humana. As lavouras de arroz, por exemplo, diminuem a conectividade ao colocar taipas em canais inter-lagunares ou até mesmo aumentam a conectividade através da abertura de canais entre lagoas. Essa alteração da conectividade das lagoas pode potencializar a dispersão de espécies exóticas podendo ocasionar a perda de espécies nos ambientes invadidos, a redução do rendimento pesqueiro e alterações do ambiente (Espíndola *et al.*, 2003). Além disso, o ciclo de vida dos peixes envolve períodos de desova, incubação, crescimento e reprodução. Cada uma dessas fases do desenvolvimento pode ocorrer em um tipo de habitat e a conexão entre eles é um fator importante no ciclo de vida destas espécies (como é o caso das espécies diádromas).

O efeito do isolamento espacial entre manchas de habitats aquáticos (rios, riachos e lagos) pode ter consideráveis implicações no entendimento de muitos fatores de mudança na população de peixes e dinâmica da comunidade, e para o gerenciamento e conservação dos recursos hídricos (Olden *et al.*, 2001).

Poderíamos esperar que um conjunto de lagoas, por estarem dentro da mesma bacia hidrográfica e região geomorfológica, apresentassem as mesmas propriedades químicas e biológicas. No entanto, estudos realizados em lagos que estão inseridos dentro do mesmo contexto mostraram que eles freqüentemente apresentam diferenças entre si, quanto a características das comunidades biológicas, mesmo quando estão muito próximos. Estas diferenças podem ser influenciadas pelo tamanho e profundidade do lago, por processos internos como ciclagem de nutrientes ou dinâmica trófica e a interação com a paisagem do entorno (Turner *et al.*, 2001). Entretanto, além dos fatores mencionados, a conectividade entre as lagoas pode ser determinante para as comunidades, pois afeta a probabilidade de recolonização (Scheffer & Geest, 2006) e o efeito resgate (populações locais mantidas por constante imigração de indivíduos). Num sistema aquático, há um gradiente de conectividade estrutural caracterizando a ligação (rios, pequenos canais, banhados temporários) de um corpo d'água com o sistema. Pode-se esperar que em função deste gradiente existam padrões diferenciados de

riqueza e composição de espécies entre as lagoas. Além disso, a mesma conexão estrutural (um pequeno canal, por exemplo) pode representar uma conexão eficiente para um tipo de organismo e ineficiente para outros.

Desse modo, a mensuração da conectividade funcional (*i.e.*, do ponto de vista de diferentes organismos) entre lagoas torna-se uma ferramenta útil para análise de fenômenos que influenciam as características das comunidades de peixes, incluindo sua recuperação frente a distúrbios ambientais que causem extinções locais de espécies ou redução populacional, efeito ou risco de espécies invasoras e análise do papel relativo de fatores locais, histórico e de paisagem na estrutura de comunidade.

O objetivo deste trabalho é desenvolver e testar formas de mensuração de conectividade funcional em habitats aquáticos, utilizando como estudo de caso um sistema de lagoas costeiras interligadas por diferentes tipos de conexão. Obtivemos diferentes indicadores de conectividade por meio de análises espaciais em sistemas de informação geográfica e testamos a eficiência dos mesmos com dados sobre as comunidades de peixes de diferentes lagoas.

Para testar a validade das medidas de conectividade propostas, avaliamos as seguintes hipóteses gerais:

- 1) Lagoas com maior conectividade terão maior riqueza de espécies;
- 2) Diferentes componentes ecobiogeográficos da ictiofauna (grupos de espécies de água doce primárias, secundárias, estuarinas e estuarino-dulcícolas) respondem a diferentes tipos de conectividade funcional.

Materiais e métodos

Área de Estudo

A área de estudo localiza-se no litoral norte do Rio Grande do Sul e abrange uma área de 2700 km². Sua faixa costeira é de aproximadamente 115 km (calculada com base no mapeamento feito por Hasenack & Cordeiro, 2006). Está inserida no sistema 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), possui 39 lagoas com diferentes graus de interconexão e comunica-se com o mar unicamente através do estuário de Tramandaí.

A planície costeira do litoral norte do Rio Grande do Sul possui idade geológica recente. Sua formação iniciou no Holoceno com a deposição de sedimentos oriundos das transgressões e regressões marinhas que originaram barreiras isolando porções de água (Schwarzbald & Schäfer, 1984). O litoral norte apresenta dois tipos de barreiras que coexistiram temporalmente e a transição entre elas se dá na região de Tramandaí, onde na face Norte ocorre a barreira regressiva (5-6 mil anos atrás, que aparentemente perdura até hoje) e na fase Sul, ocorreram as barreiras transgressivas, formadas pela migração de barreiras pré-existentes por volta de 5,7 mil anos atrás (Dillenburg *et al.*, 2005). Estes processos de erosão e de deposição juntamente com a ação eólica isolaram e moldaram corpos d'água que formam as lagoas e lagunas costeiras (Schäfer, 1985).

Schwarzbald & Schäfer (1984) dividem o sistema Tramandaí em dois subsistemas: ao Norte do estuário de Tramandaí, formado pelas lagoas Itapeva, dos Quadros e conjunto de lagoas de Osório; ao Sul, a partir da laguna Tramandaí, passando por uma sequência de lagos em colar, até a lagoa da Porteira. O subsistema Norte, drena as águas das escarpas da Serra Geral, o volume de água que escoar impede que os efeitos da maré sejam sentidos, através do refluxo de água que atinge pequenos trechos do delta do Rio Tramandaí não atingindo nenhuma lagoa a montante. Já, o subsistema Sul, sofre os efeitos das marés tendo algumas lagoas com características estuarinas.

Com base na classificação descrita pela resolução CONAMA 20/86, nenhuma lagoa do sistema Tramandaí pode ser classificada como salina, sendo que águas salobras são encontradas apenas nas lagoas Tramandaí, das Custódias e Gentil (Haase *et al.*, 2003).

O avanço da ocupação humana no litoral norte do Rio Grande do Sul iniciou a partir da década de 40, quando começaram a surgir pequenos balneários, que ao longo dos anos transformaram quase toda a costa litorânea em áreas urbanizadas (Dobrovolski & Laydner, 2000). Com o aumento da população, principalmente nos meses de verão, a busca por recursos naturais aumentou. Atualmente, as lagoas são utilizadas para abastecimento público e de indústrias, para irrigação de arroz, criação animal, pesca, lazer e turismo. Estes usos são importantes para as atividades socioeconômicas da região, mas comprometem a qualidade dos recursos hídricos causando prejuízos sociais e ambientais (Dobrovolski & Laydner, 2000).

As lagoas do sistema do rio Tramandaí têm sido alvo de muitas pesquisas científicas (Schwarzbold & Schäfer, 1984; Malabarba & Isaia, 1992; Becker *et al.*, 1997; Hartz, 1997; Bruschi, 1998; Fialho, 1998; Schiffino *et al.* 2004), mas nenhuma caracteriza os corpos d'água em função de sua conectividade. Muitos destes trabalhos enfatizam aspectos ecológicos de algumas espécies de peixes e se concentram sobre poucas lagoas, enquanto para muitas a informação sobre sua composição ictica é reduzida.

Para o sistema do rio Tramandaí, estima-se a presença de 121 espécies de peixe (Reis *et al.*, 2003), das quais, aproximadamente 40 estão relacionadas a ambientes de influência estuarina (Fialho, 1998). A maior parte das espécies de água doce encontra-se citada em Malabarba & Isaia (1992).

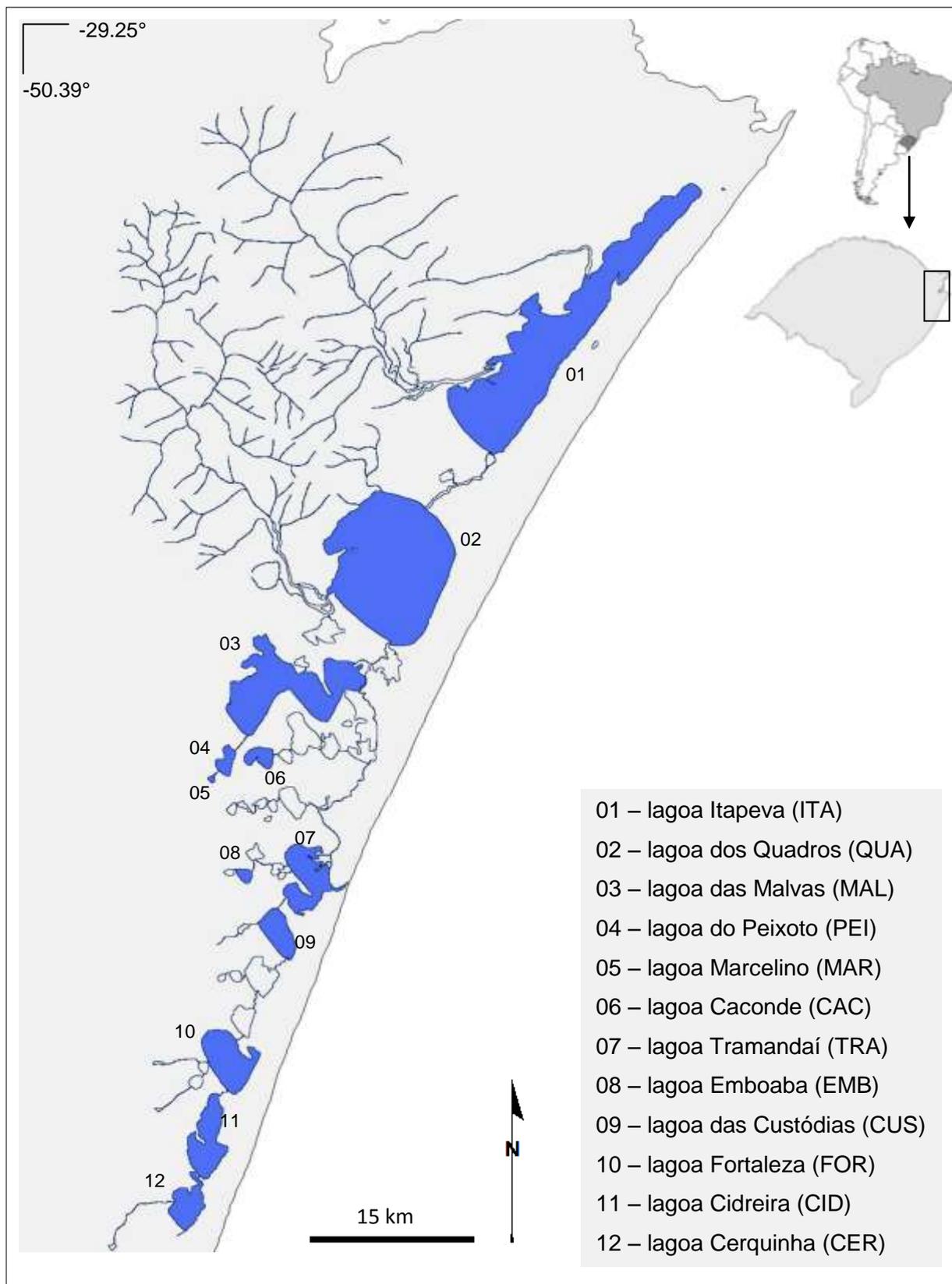


Figura 1. Sistema hidrográfico do rio Tramandaí, RS. Em destaque as 12 lagoas cujos dados de ictiofauna foram utilizados neste trabalho.

Métodos

Utilizamos o mapa de uso e cobertura do solo (Hasenack & Cordeiro, 2006), obtido a partir da imagem Landsat-TM, ano base 2002, para gerar o mapa das lagoas do sistema do rio Tramandaí. Para tanto, realizamos uma reclassificação atribuindo código 1 para as lagoas e código 0 para todas as outras classes de cobertura. As conexões entre as lagoas foram obtidas de duas formas. Primeiramente, extraímos as conexões presentes no mapa de hidrografia baseado nas cartas DSG - Ministério do Exército (cartas de Cidreira e Gravataí, escala 1:250.000; Weber & Hasenack, 2006). Posteriormente, utilizamos as imagens do GoogleEarth¹ para verificar e digitalizar eventuais conexões não mapeadas. Casos de conexões de interpretação duvidosa foram verificados em campo (8 casos). A partir destas observações, também determinamos a tipologia das conexões (rio, canal, valo, banhado). Todas essas operações foram realizadas no programa Idrisi Andes (Eastman, 2006)

Uma vez determinado o tipo de ligação estrutural entre cada par de lagoas, cada conexão foi classificada de acordo com uma categoria de atrito ao deslocamento de peixes: ausência de conexão, conexão por rios (atrito = 3), por canais (5), por valos (atrito 7) e por banhados (sem canais aparentes, atrito = 10) (Figura 2). Lagoas receberam valor de atrito 1. Estes valores foram definidos para quantificar a diferença de resistência que estes ambientes oferecem ao deslocamento de peixes em geral. Uma conexão com grau de atrito 5 oferece uma resistência cinco vezes maior ao deslocamento do que uma lagoa, onde o atrito básico foi determinado como 1. Em outras palavras, um rio seria um filtro menos eficiente à dispersão de espécies de peixe entre lagoas do que um banhado.

Para testar a hipótese de que diferentes componentes ecobiogeográficos da ictiofauna respondem de forma distinta à conectividade, testamos três indicadores de conectividade: conectividade baseada na distância ao longo das conexões de cada lagoa até o estuário (CD, uma medida de conectividade estrutural); conectividade estuarina (CE, um tipo de conectividade funcional) e conectividade primária (CP, também funcional).

Para o cálculo desses indicadores utilizou-se o conceito de distâncias de custo, obtidas por meio de um algoritmo implementado no programa Idrisi 15.0 (Eastman 2006). Distâncias de custo são calculadas em função da distância percorrida (extensão das conexões) e do atrito ao deslocamento, conseqüentemente, duas conexões com a mesma extensão poderão ter distâncias de custo diferentes se os atritos que às compõem forem diferentes.

Para o cálculo da conectividade CD, consideramos a distância de custo de cada lagoa até o estuário com o atrito básico 1, ou seja, não consideramos diferenças de atrito entre as conexões. CD é uma medida de conectividade estrutural, quantificando a ligação do corpo d'água com o estuário em função da distância até o estuário.

Na conectividade estuarina (CE) considerou-se a distância de custo de cada lagoa até o estuário com o atrito de deslocamento determinado para cada tipo de conexão. A CE pode ser descrita como indiretamente proporcional à distância de custo de cada lagoa até o estuário de Tramandaí (DC), sendo calculada como:

$$CE = 1/\log (DC)$$

Quanto maior o valor de CE, maior a sua comunicação com o sistema estuarino. Espera-se que lagoas com alta CE tenham alta proporção de espécies de água doce/estuarinas e estuarinas.

A conectividade primária (CP) está relacionada ao potencial de recolonização (PR) e à distância de custo, levando em conta o tipo de conexão, a área das lagoas, a extensão e o número de conexões de cada uma. Para este indicador de conectividade, consideramos a distância de custo calculada entre cada par de lagoas conectadas com seu respectivo valor de atrito de deslocamento. Este índice nos mostra o grau de conexão de cada lagoa com as demais lagoas de seu entorno. Espera-se que lagoas com alta CP tenham uma maior riqueza e que estas lagoas estejam mais suscetíveis à invasões de espécies exóticas. A equação da CP foi definida como:

$$CP = \Sigma[PR]^*[\log_{10}(dc_{i,j})/\log_{10}(dc_{min})],$$

onde $dc_{i,j}$ = distância de custo entre a lagoa i e a lagoa j; dc_{min} = menor dc do sistema

O potencial de recolonização (PR) foi calculado através do quociente entre o logaritmo da área da lagoa e o logaritmo da área da 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 (Taylor, 1997; Saura & Pascual, 2007).

Para cada lagoa também foi calculada a distância até a linha de costa, assumindo que as lagoas mais próximas à costa tenham formação mais recente que as mais distantes. Essa distância foi utilizada para testar uma hipótese alternativa de que as proporções dos grupos ecobiogeográficos da ictiofauna (ver definição mais adiante) estejam mais relacionadas a esse fator do que com a conectividade atual das lagoas.

Para teste das hipóteses sobre o funcionamento dos índices de conectividade, foram utilizados dados de composição de espécies de peixe em 12 lagoas para as quais existem dados representativos. Como não existem dados completos de ictiofauna para as 39 lagoas e o esforço amostral de coleta varia, consideramos apenas as informações publicadas (Apêndice 1) para as lagoas onde a metodologia de coleta foi feita com rede de espera e com esforço mensal ao longo de 12 meses. Além disso, revisamos registros em coleções científicas, adicionando espécies passíveis de captura em rede de espera (definidas com base nos trabalhos publicados, Apêndice 1), que não estivessem citadas nas publicações consultadas (UFRGS, MCT-PUCRS e FZB).

As espécies de peixes foram classificadas em quatro grupos ecobiogeográficos: espécies primárias de água doce (ADP), espécies secundárias de água doce (ADS) (segundo Miller, 1966), de água doce/estuarinas (AD_E; inclui também espécies diádromas) e estuarinas (ES). Os grupos ADP e ADS foram definidos de acordo com seu histórico de ocupação e evolução dentro de ambientes aquáticos de água doce (Miller 1966; Myers 1966). Espécies ADP pertencem a táxons originados

primariamente em ambientes de água doce, enquanto que ADS pertencem a táxons originados em ambiente marinho, mas algumas foram derivadas em água doce.

Com os dados obtidos foi feita uma análise de correlação de Pearson entre os indicadores de conectividade e o número de espécies de cada grupo ecobiogeográfico em cada lagoa.



Figura 2. Gradiente de atrito entre conexões caracterizando o custo de deslocamento para peixes entre lagoas do sistema do rio Tramandaí. a) Rio Tramandaí; b) canal de ligação entre a lagoa Horácio e Rincão A; c) valo de ligação entre lagoa Caieira e a lagoa do Passo.

Resultados

Os indicadores de conectividade propostos variaram de 0,67 (Lagoa Horácio) a 10,01 (Lagoa dos Quadros) para a conectividade primária, 0,275 (Lagoa Itapeva) a 1,000 (Lagoa Tramandaí) para a conectividade estuarina e 0 (Lagoa Tramandaí) a 1730 (Lagoa Itapeva) para a conectividade estrutural (Tabela 1). Apenas três lagoas foram consideradas totalmente isoladas: lagoa do Simão, lagoa C e lagoa D (Apêndice 2).

Considerando o espectro possível de variação dos indicadores de conectividade e variáveis analisadas, a maior parte das lagoas apresentou conectividade baixa para os três índices (Figura 3). Com relação à área, 71% dos corpos d'água apresentam valores de área até 500 ha, sendo as lagoas Itapeva e dos Quadros as maiores com 12353,91 ha e 12174,13 ha, respectivamente, e a menor a lagoa do Simão com 3,93 ha (Figura 3). A maior parte das lagoas está a mais de 5000 metros de distância da linha da costa (Figura 3), a mais próxima é a lagoa Tramandaí, onde se encontra o estuário, e a mais distante é a lagoa do Marcelino (29,89°S; 50,25°W) (Tabela 1).

Tabela 1. Valores mínimos, máximos e médios para os indicadores de conectividade (CP, CE, CD), área e distância linear até a linha da costa (dist_mar).

	V min*	V máx	V méd	Observação
CP	0.67	10.01	2.71	Altos valores de CP = alta conectividade.
CE	0.27	1.00	0.32	Altos valores de CP = alta conectividade.
CD	0.00	1730.21	558.89	Baixos valores de CD = alta conectividade.
Área	3.93	12353.91	142.07	Hectares
Dist_mar	29.78	15314.92	6365.19	Metros

*Valores mínimos CP, CE e CD desconsiderando lagoas isoladas onde os valores foram -1 (barreiras intransponíveis para peixes).

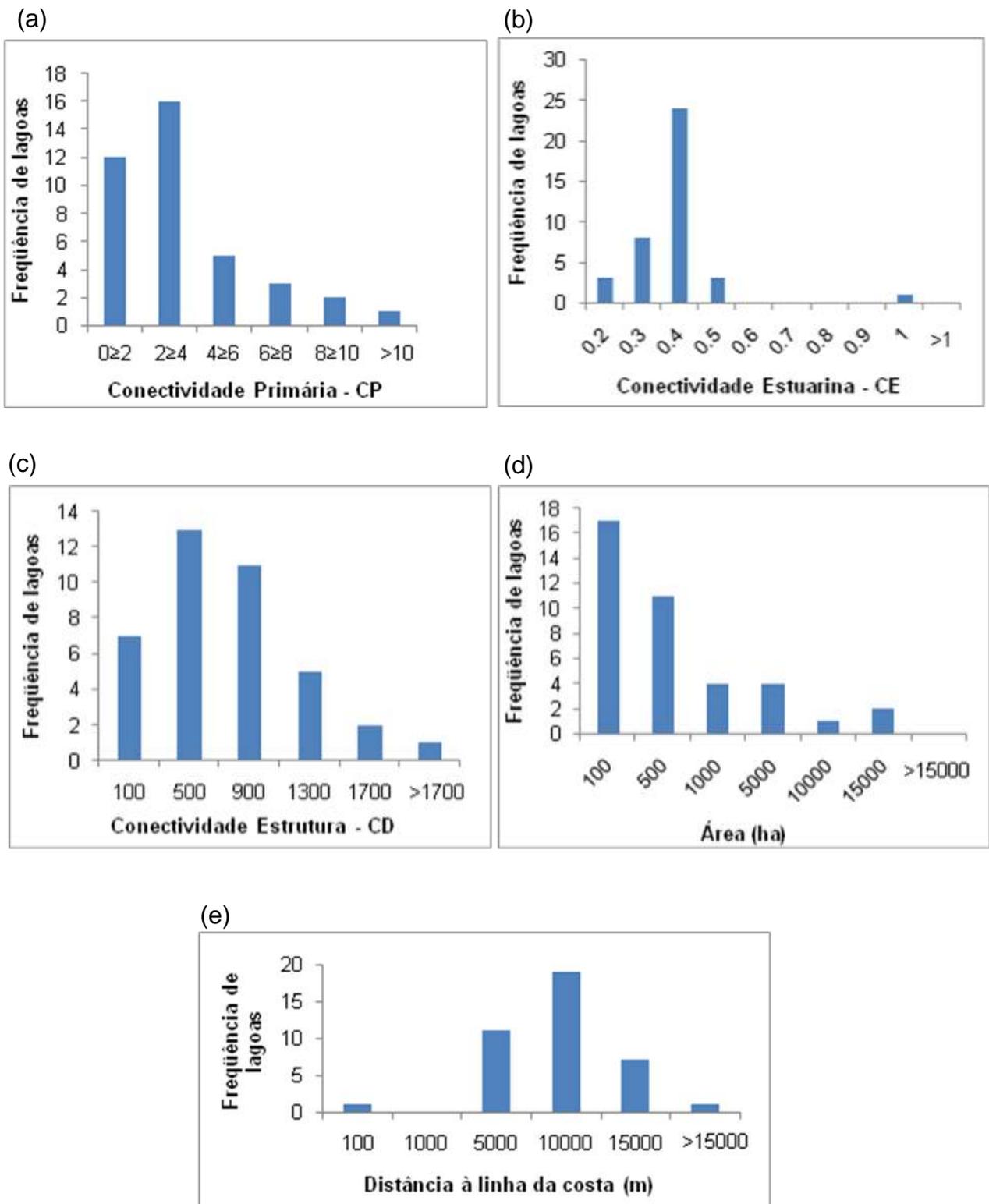


Figura 3. Resultados dos indicadores de conectividade (a, b, c), área (d) e distância linear até a linha da costa (e) para as 39 lagoas do sistema do rio Tramandaí.

Foram registradas 68 espécies de peixes capturadas com rede de espera nas 12 lagoas analisadas (Tabela 2), sendo três consideradas exóticas para o sistema do rio Tramandaí: *Trachelyopterus lucenai* (porrudo), *Cyprinus carpio* (carpa) e *Oreochromis niloticus* (tilápia).

De acordo com os grupos ecobiogeográficos as espécies se distribuíram em: 27 de água doce primária (ADP), 14 de água doce secundária (ADS), 11 de água doce/estuarinas (AD_E) e 17 estuarinas (ES). A proporção de ocorrência dos grupos ecobiogeográficos variou para cada lagoa, sendo que as espécies ES só foram registradas nas lagoas das Custódias e Tramandaí (Figura 4).

A maior riqueza de espécie para os grupos ADP e ADS foi registrada na lagoa dos Quadros, onde a CP também foi maior. Para os grupos AD_E e ES, a maior riqueza foi na lagoa Tramandaí, que também apresentou o maior valor para CE (Figura 5)

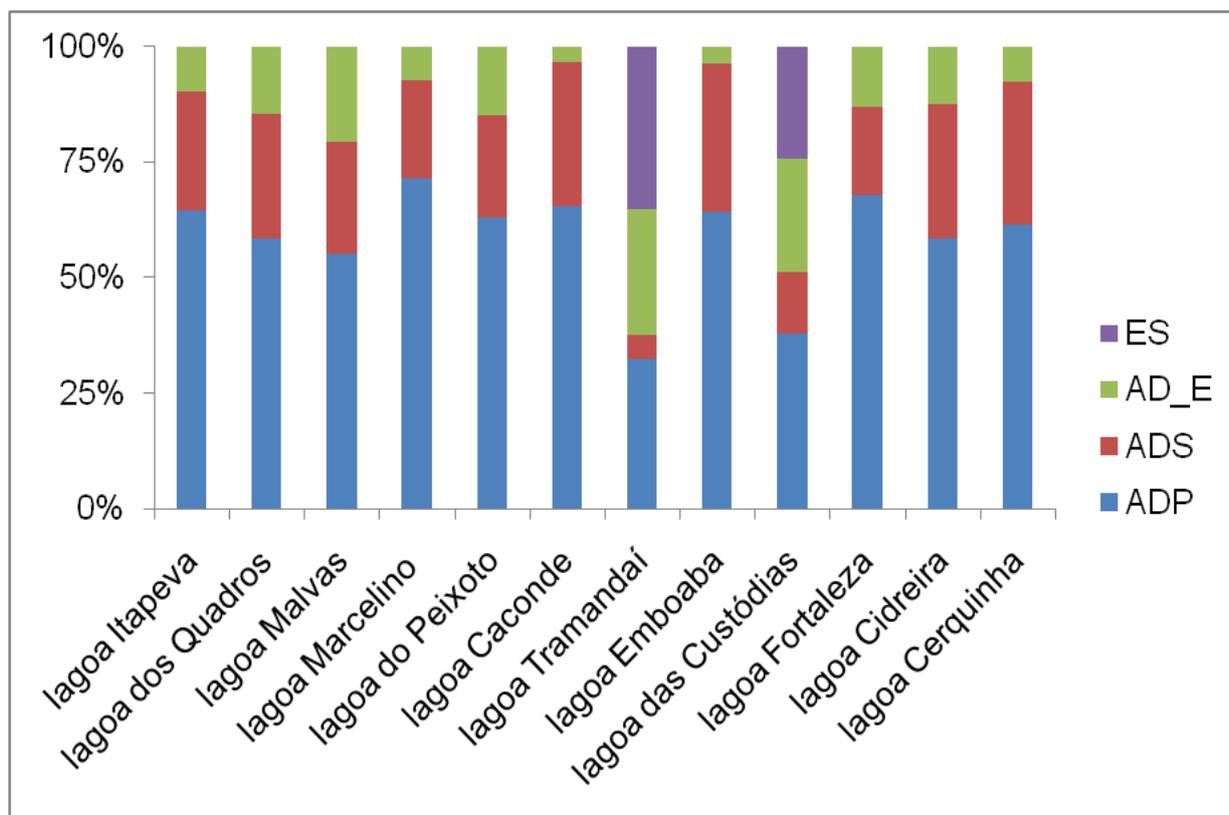


Figura 4. Porcentagem de ocorrência dos grupos ecobiogeográficos amostrados em 12 lagoas do Sistema do rio Tramandaí. ES – espécies estuarinas, AD_E – espécies de água doce/estuarinas, ADS – espécies secundárias de água doce e ADP – espécies primárias de água doce.

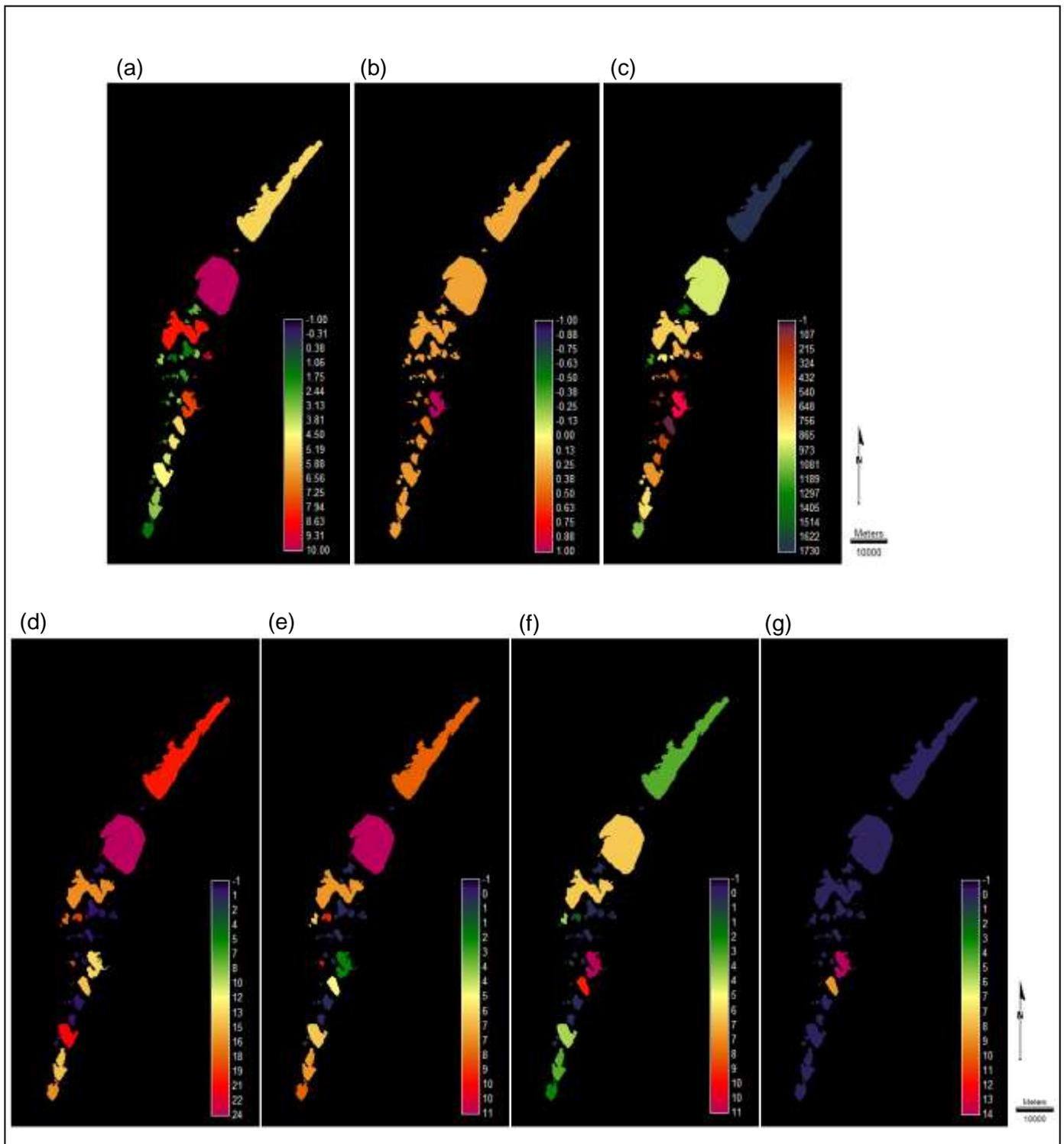


Figura 5. Gradiente de conectividade e distribuição dos grupos ecobiogeográficos para as lagoas do Sistema do rio Tramandaí. (a) Conectividade Primária – CP, (b) Conectividade Estuarina (CE), (c) Conectividade Estrutural - CD, (d) espécies primárias de água doce – ADP, (e) espécies secundárias de água doce - ADS, (f) espécies de água doce/estuarinas – AD_E, e (g) espécies estuarinas – ES. Tons avermelhados significam maiores valores para os indicadores de conectividade (a, b, c) e para a riqueza dos grupos ecobiogeográficos (d, e, f e g).

Tabela 2. Lista de espécies de peixes amostrados com rede de espera para o Sistema do rio Tramandaí classificadas de acordo com seu grupo ecobiogeográfico e seus registros de presença nas 12 lagoas amostradas (acrônimos conforme Figura 1). ADP - espécies primárias de água doce, ADS – espécies secundárias de água doce, AD_E – espécies de água doce/estuarinas e ES – espécies estuarinas.

FAMÍLIA	ESPÉCIES	GRUPO	CAC	CID	CER	CUS	MAL	QUA	EMB	FOR	ITA	MAR	PEI	TRA
Auchenipteridae	<i>Glanidium sp.</i>	ADP						X						
Auchenipteridae	<i>Trachelyopterus lucenai*</i>	ADP		X			X	X		X	X			
Callichthyidae	<i>Callichthys callichthys</i>	ADP	X			X		X		X		X		
Callichthyidae	<i>Corydoras paleatus</i>	ADP	X	X	X		X	X	X	X	X	X	X	X
Callichthyidae	<i>Hoplosternum littorale</i>	ADP	X			X	X	X	X	X	X	X	X	X
Characidae	<i>Astyanax eigenmanniorum</i>	ADP	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
Characidae	<i>Astyanax fasciatus</i>	ADP	X	X			X	X	X	X	X			
Characidae	<i>Astyanax jacuhiensis</i>	ADP	X		X	X	X	X		X	X	X	X	X
Characidae	<i>Charax stenopterus</i>	ADP	X	X	X	X		X	X	X	X	X	X	
Characidae	<i>Cheirodon ibicuihensis</i>	ADP	X		X		X	X	X	X	X	X	X	
Characidae	<i>Cyanocharax alburnus</i>	ADP	X		X	X					X	X	X	X
Characidae	<i>Pseudocorynopoma doriae</i>	ADP		X	X			X	X	X	X	X		
Characidae	<i>Hyphessobrycon anisitsi</i>	ADP			X	X				X				X
Characidae	<i>Hyphessobrycon luetkenii</i>	ADP	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
Characidae	<i>Oligosarcus jenynsii</i>	ADP	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
Characidae	<i>Oligosarcus robustus</i>	ADP	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
Curimatidae	<i>Cyphocharax saladensis</i>	ADP	X		X			X	X			X		
Curimatidae	<i>Cyphocharax voga</i>	ADP	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
Curimatidae	<i>Steindachnerina biornata</i>	ADP						X	X					
Cyprinidae	<i>Cyprinus carpio*</i>	ADP						X						
Erythrinidae	<i>Hoplias malabaricus</i>	ADP	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
Heptapteridae	<i>Pimelodella australis</i>	ADP	X				X	X		X	X	X	X	X

Tabela 2. Continuação...

FAMÍLIA	ESPÉCIES	GRUPO	CAC	CID	CER	CUS	MAL	QUA	EMB	FOR	ITA	MAR	PEI	TRA
Heptapteridae	<i>Rhamdia quelen</i>	ADP	X	X		X	X	X	X	X	X	X	X	X
Loricariidae	<i>Hypostomus commersoni</i>	ADP			X			X	X	X	X	X	X	X
Loricariidae	<i>Loricariichthys anus</i>	ADP	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	
Loricariidae	<i>Rineloricaria quadrensis</i>	ADP	X	X			X	X	X	X	X	X	X	
Atherinopsidae	<i>Odontesthes bicudo</i>	ADS	X						X					
Atherinopsidae	<i>Odontesthes bonariensis</i>	ADS					X	X			X			
Atherinopsidae	<i>Odontesthes ledae</i>	ADS		X	X	X				X				
Atherinopsidae	<i>Odontesthes piquava</i>	ADS	X				X	X	X		X	X	X	
Bothidae	Linguado	ADS				X								X
Cichlidae	<i>Australoheros facetum</i>	ADS	X	X	X	X		X	X			X		
Cichlidae	<i>Cichlasoma portalegrense</i>	ADS	X		X	X		X	X				X	
Cichlidae	<i>Crenicichla lepidota</i>	ADS	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	
Cichlidae	<i>Crenicichla maculata</i>	ADS		X			X	X	X	X	X			
Cichlidae	<i>Geophagus brasiliensis</i>	ADS	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
Cichlidae	<i>Gymnogeophagus gymnogenys</i>	ADS	X	X	X		X	X		X	X			
Cichlidae	<i>Gymnogeophagus labiatus</i>	ADS												X
Cichlidae	<i>Gymnogeophagus lacustris</i>	ADS	X	X	X		X	X	X	X	X	X	X	
Cichlidae	<i>Gymnogeophagus rhabdotus</i>	ADS	X		X			X	X		X	X	X	
Cichlidae	<i>Oreochromis niloticus*</i>	ADS						X						
Ariidae	<i>Genidens spp.</i>	AD_E				X	X	X					X	X
Centropomidae	<i>Centropomus spp.</i>	AD_E				X	X	X		X				X
Clupeidae	<i>Platanichthys platana</i>	AD_E	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
Engraulidae	<i>Lycengraulis grossidens</i>	AD_E		X	X	X	X	X		X	X	X	X	X
Gerreidae	<i>Eucinostomus gula</i>	AD_E												X
Gerreidae	<i>Eucinostomus melanopterus</i>	AD_E				X								X
Gobiidae	<i>Ctenogobius shufeldti</i>	AD_E		X		X	X	X		X	X		X	X
Gobiidae	<i>Evorthodus lyricus</i>	AD_E												X

Tabela 2. Continuação.

FAMÍLIA	ESPÉCIES	GRUPO	CAC	CID	CER	CUS	MAL	QUA	EMB	FOR	ITA	MAR	PEI	TRA
Mugilidae	<i>Mugil spp.</i>	AD_E				X		X		X				X
Sciaenidae	<i>Micropogonias furnieri</i>	AD_E				X	X							X
Atherinopsidae	<i>Atherinella brasiliensis</i>	ES				X								X
Atherinopsidae	<i>Odontesthes argentinensis</i>	ES				X								X
Carangidae	<i>Caranx spp.</i>	ES				X								X
Carangidae	<i>Selene vomer</i>	ES												X
Carangidae	<i>Trachinotus spp.</i>	ES												X
Clupeidae	<i>Brevoortia pectinata</i>	ES				X								X
Clupeidae	<i>Harengula clupeola</i>	ES												X
Elopidae	<i>Elops saurus</i>	ES				X								
Engraulidae	<i>Anchoa tricolor</i>	ES												X
Gerreidae	<i>Diapterus sp.</i>	ES				X								X
Gerreidae	<i>Eucinostomus argenteus</i>	ES				X								X
Gerreidae	<i>Eugerres brasilianus</i>	ES				X								
Pomatomidae	<i>Pomatomus saltator</i>	ES				X								
Sciaenidae	<i>Menticirrhus littoralis</i>	ES												X
Sciaenidae	<i>Paralichthys brasiliensis</i>	ES												X
Sciaenidae	<i>Pogonias cromis</i>	ES												X
Sciaenidae	<i>Umbrina canosai</i>	ES												X

* Espécies exóticas ao sistema do Rio Tramandaí

A análise de correlação de Pearson (Tabela 3) mostrou que a riqueza de espécies é mais relacionada com os indicadores de conectividade do que com a área das lagoas. A conectividade estuarina mostrou-se mais correlacionada aos grupos ecobiogeográficos associados ao estuário (AD_E, ES), também apresentando correlação com o grupo ADS, mas de forma inversa. A conectividade primária apresentou correlação significativa apenas com o grupo de água doce/estuarino (AD_E). A distância ao estuário (CD) mostrou-se correlacionada apenas com as espécies estuarinas. A área e a distância de cada lagoa até o mar não mostraram correlação significativa com nenhum grupo ecobiogeográfico. O grupo ADP não se mostrou correlacionado com nenhum dos índices de conectividade (Figura 6).

Tabela 3. Matriz de correlação de Pearson entre riqueza de espécies em cada grupo ecobiogeográfico, indicadores de conectividade, área e distância linear até a linha da costa.

($P < 0,05$).

	ADP	ADS	AD_E	ES	CP	CE	Área	Dist_mar	CD
ADP		0.019	0.185	0.043	0.759	0.069	0.085	0.406	0.108
ADS	0.663		0.028	0.004	0.852	0.006	0.154	0.601	0.195
AD_E	-0.411	-0.630		0.001	0.007	0.006	0.651	0.096	0.071
ES	-0.592	-0.757	0.851		0.274	0.000	0.602	0.164	0.020
CP	0.099	-0.060	0.732	0.344		0.298	0.018	0.124	0.537
CE	-0.542	-0.736	0.744	0.925	0.328		0.583	0.175	0.028
Área	0.517	0.438	0.146	-0.168	0.667	-0.177		0.266	0.165
Dist_mar	0.264	0.168	-0.503	-0.429	-0.469	-0.419	-0.350		0.253
CD	0.488	0.402	-0.538	-0.659	-0.198	-0.631	0.429	0.358	

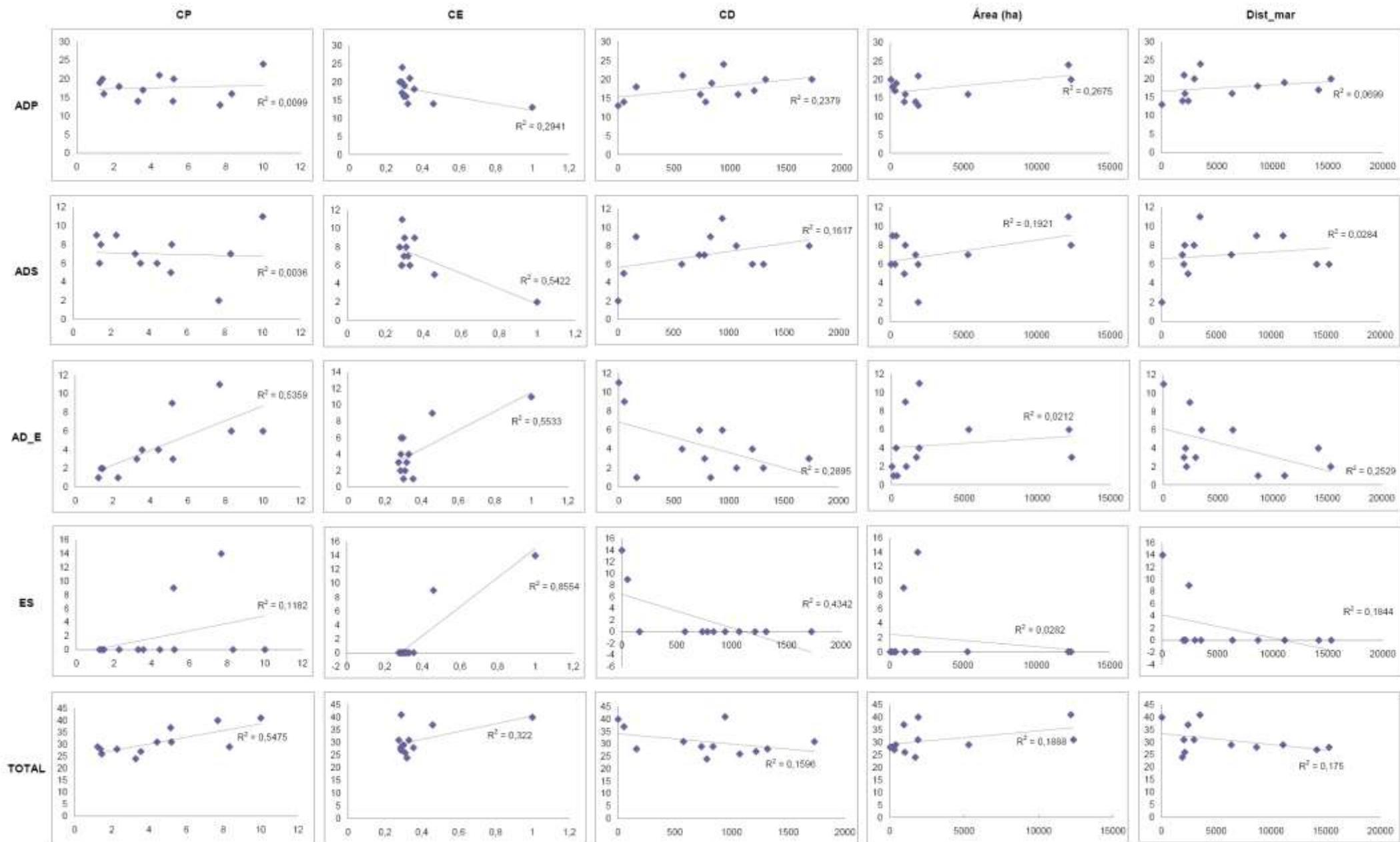


Figura 6. Correlação entre riqueza de espécies de peixes dos grupos ecobiogeográficos, riqueza total e os índices de conectividade, área e distância linear até a linha da costa. Dados para as 12 lagoas do Sistema Hidrográfico do rio Tramandaí,

Discussão

Diversas teorias ecológicas, como biogeografia de ilhas (MacArthur & Wilson, 1967), indicam que a área apresenta forte relação com a riqueza de espécies. Logo, considerando um sistema lacustre, quanto maior a área da lagoa, maior a expectativa de que ela contenha uma maior diversidade de ambientes e espécies de peixes (Pérez-Ruzafa *et al.*, 2007). No entanto, muitos estudos vêm demonstrando que a conectividade dos ambientes é determinante em processos ecológicos (migração, dispersão, invasão) e também contribuem para a composição e riqueza de espécies (Olden *et al.*, 2001, Zeug *et al.*, 2005; Scheffer *et al.*, 2006; Spens *et al.*, 2007).

A hipótese de que lagoas com altos valores de conectividade teriam maior riqueza de espécies é sustentada por nossos resultados, onde verificamos que há uma maior correlação da riqueza com os indicadores de conectividade funcional do que com a área das lagoas ou sua distância até a linha da costa (Figura 6). A lagoa das Custódias e a lagoa Cerquinha, por exemplo, possuem áreas semelhantes (947 ha e 1009 ha, respectivamente), mas índices de conectividade (CP – 5,16 e 1,45; CE – 0,46 e 0,31) e riqueza de espécies (37 e 24 espécies) diferentes. Esse resultado é interessante, porque indica que a relação riqueza e área de hábitat nem sempre é válida, ao contrário do que é usualmente verificado (*e.g.* Hershey *et al.*, 2006; Scheffer & Geest, 2006; Kallimanis, 2008): ela depende da parte da comunidade biológica que está sendo observada (grupos ecobiogeográficos e espécies de maior porte), e também da conectividade.

Assim, a conectividade não deve ser considerada apenas sob a perspectiva de metapopulação e de biogeografia de ilhas, onde a relação é binária, está ou não conectada, mas também sob a perspectiva de ecologia da paisagem, onde a matriz é importante para o deslocamento dos organismos (conectividade funcional). Quando consideramos ambientes aquáticos como hábitat, a matriz terrestre da paisagem é uma barreira intransponível para dispersão de espécies de peixes (Drakou *et al.*, 2009). Logo, a conectividade funcional vai depender da existência da conectividade estrutural, ao contrário do que ocorre em ambientes terrestres onde a matriz pode ser utilizada, não

havendo dependência entre conectividade funcional e estrutural. Mesmo ignorando parâmetros da paisagem que são importantes para a dispersão (Theobald, 2006), a mensuração da conectividade estrutural também é importante para estes ambientes aquáticos, pois a partir dela pode-se estimar a ocorrência da conectividade funcional. Modelos de conectividade funcional foram originados a partir de modelos de conectividade estrutural e as métricas mais recentes destes modelos contêm coeficientes que representam efetivamente a resposta comportamental de um organismo para a estrutura física da paisagem (Tischendorf & Fahring, 2000b). Neste trabalho, o coeficiente utilizado foi o atrito considerado para cada tipo de conexão, quantificando a resistência que a paisagem oferece ao deslocamento dos organismos. Estes modelos de conectividade funcional podem caracterizar melhor o isolamento do que medidas baseadas apenas na distância (Tischendorf & Fahring, 2000b). Isso foi observado nas métricas de conectividade propostas e aplicadas no sistema do rio Tramandaí. A conectividade funcional (conectividade estuarina – CE) foi melhor do que a conectividade estrutural (conectividade baseada na distância até o estuário – CD) para entender as diferenças nas comunidades entre lagoas; o índice CE se mostrou mais correlacionado com a riqueza (Figura 6). A baixa correlação entre o indicador de CD e a riqueza de espécies pode ser explicada pelo fato de que medidas de conectividade estrutural ignoram a variabilidade de resposta do organismo à estrutura da paisagem (Taylor *et al.*, 2006). Ou seja, é preciso levar em conta os tipos e a extensão da conexão e não apenas a existência de conexão. Isso é evidenciado pela alta correlação entre as medidas de conectividade funcional e a riqueza de grupos ecobiogeográficos, exceto ADP. A conectividade funcional considera que diferentes conexões representam filtros que podem ser mais, ou menos, restritivos à dispersão, e portanto, selecionam as espécies que chegarão a uma dada lagoa.

O indicador de conectividade primária proposto considera o potencial de recolonização da lagoa como uma importante medida para estimar a riqueza de espécies. Quanto maior o potencial de recolonização a partir de uma lagoa vizinha maior será a chance de uma lagoa ser colonizada ou recolonizada pelas espécies do *pool* regional (Taylor, 1997). Nesse sentido, a área das

lagoas vizinhas é importante na determinação da conectividade, assim como o atrito de deslocamento e a distância entre as manchas hábitat (lagoas). Irz *et al.* (2007), consideraram a área do lago como determinante para aumentar sua conectividade, diversidade de habitat, riqueza de espécies e para diminuir a taxa de extinção, seguindo o mesmo padrão observado por Hershey *et al.* (2006), onde o número de espécies aumenta com a conectividade e o tamanho do lago. A relação positiva entre riqueza de espécies e tamanho da lagoa é coerente com a expectativa de que grandes lagoas podem conter uma maior diversidade de ambientes e tipos de assembléias de peixes (Pérez-Ruzafa *et al.*, 2007). Entretanto, estes trabalhos consideraram a conectividade como uma característica estrutural, onde o aumento do tamanho do lago vai também diminuir a distância entre os corpos d'água.

Apesar da riqueza ter se mostrado mais correlacionada com os indicadores de conectividade, a área da lagoa é um atributo importante para a determinação da riqueza do corpo d'água por prover diferentes habitats e suportar um maior número de espécies (Kallimanis *et al.*, 2008), mas também devemos considerar o tipo de conexão que existe entre a lagoa e os demais corpos d'água do sistema. Por exemplo, num evento local de extinção, uma lagoa grande pode levar mais tempo para ser recolonizada do que uma lagoa pequena que tenha uma melhor conectividade funcional (Figura 7). No entanto, quando comparamos lagoas que possuem o mesmo filtro à dispersão, a área das lagoas vizinhas conectadas será importante para determinar o potencial de recolonização delas e sua CP. Podemos observar isto analisando a figura 5, onde se observa que a lagoa dos Quadros e a lagoa da Fortaleza possuem os mesmos filtros e o mesmo número de lagoas conectadas, no entanto a lagoa dos Quadros tem uma CP maior, pois o potencial de recolonização das suas lagoas vizinhas e conectadas é maior, ou seja, a área das lagoas que estão conectadas a ela é maior.

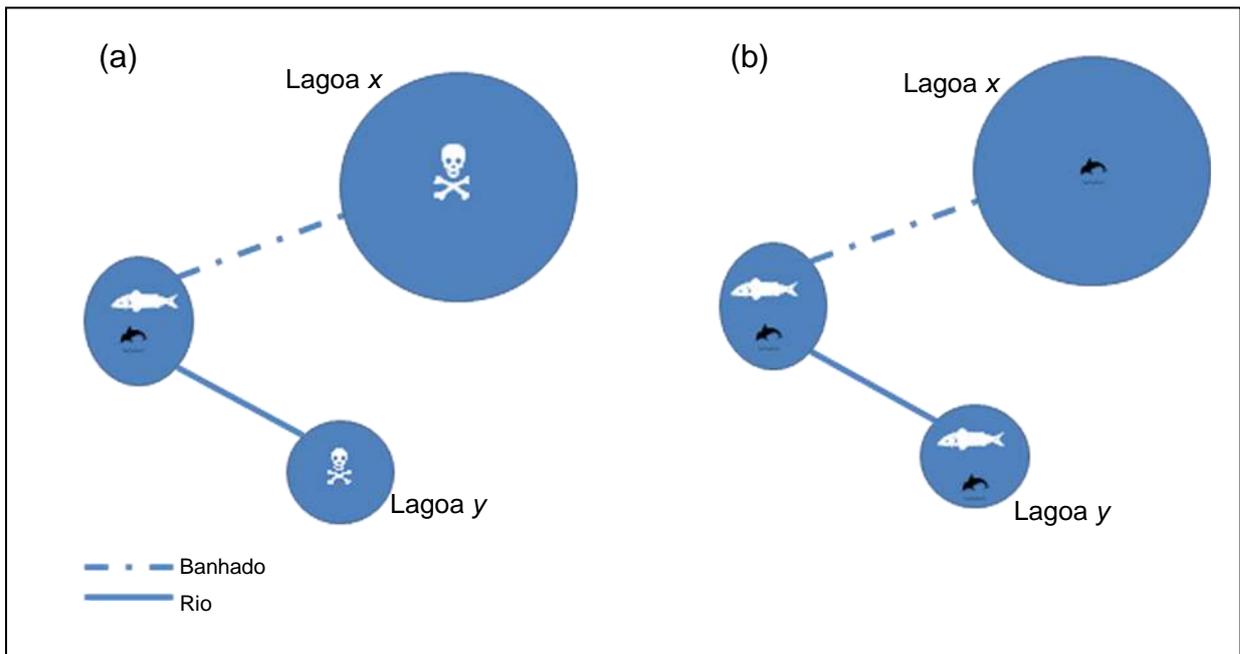


Figura 7. Duas lagoas hipotéticas (x , y), onde a área de x é maior do que y , x está conectada com o sistema por um banhado e y por um rio. Num evento local de extinção (a), a lagoa y será recolonizada em um período de tempo menor que a lagoa x , ou seja, ela terá uma riqueza maior em período de tempo menor (b).

Assim, o indicador de conectividade primária desenvolvido neste trabalho mostrou relação com a riqueza de espécies sugerindo que ele possa quantificar, no sistema do rio Tramandaí, a conectividade entre as lagoas a fim de identificar qual lagoa estaria mais suscetível a eventos locais de extinção ou invasão de espécies exóticas. O efeito da conectividade sobre os processos ecológicos pode influenciar positivamente a persistência de um organismo na população em algumas situações e influenciar negativamente em outras (Taylor *et al.*, 2006). Uma das influências negativas da conectividade se reflete no aumento da probabilidade de dispersão de espécies exóticas. A lagoa dos Quadros apresentou o maior valor de CP e foi a única lagoa com registro das três espécies exóticas. Destas espécies exóticas encontradas, *Trachelyopterus lucenai* é a que, aparentemente, demonstra maior capacidade de dispersão e portanto, maior potencial invasivo. Apesar de não existirem estudos sobre o impacto desta espécie sobre a fauna nativa, sua abundância relativa e ampla

distribuição alcançadas por suas populações implicam em considerável modificação na ocupação do espaço e na utilização de recursos alimentares por outras espécies, em função de interações diretas e indiretas (Becker *et al.*, 2006). O registro mais antigo de captura da espécie no sistema é de 1998 (Becker, com. pessoal). Pescadores locais relatam diferentes momentos de ocupação dessa espécie conforme a lagoa (Hartz *et al.*, dados não publicados). Esta informação sobre o momento de invasão em diferentes lagoas e períodos é importante para testar a eficiência dos índices de conectividade. Esperamos que nas lagoas onde a espécie demorou mais para invadir sejam as lagoas onde o índice de conectividade é menor, particularmente o de CP.

Os grupos ecobiogeográficos responderam aos diferentes tipos de conectividade funcional como esperado. Estes resultados são coerentes com nossa expectativa, pois o aumento da conectividade estuarina significa uma maior comunicação com o estuário, uma maior probabilidade de encontrar espécies relacionadas a este ambiente (AD_E e ES) e menor probabilidade de encontrar espécies menos tolerantes a mudanças de salinidade (ADP e ADS). As espécies AD_E, onde se inclui as espécies diádromas (por exemplo, *Genidens spp* - bagre, *Micropogonias furnieri* - corvina), suportam variação na salinidade da água e possuem um comportamento migratório, uma maior capacidade de dispersão entre ambientes estuarinos e ambientes de água doce, assim a relação significativa deste grupo com a CP também é coerente, pois quanto maior a CP, maior a comunicação da lagoa com as demais lagoas do seu entorno e maior a probabilidade dela ser colonizada ou visitada por uma espécie anádroma, como *Mugil sp.* (tainha), por exemplo. Lagoas com diferentes graus de conectividade primária e estuarina podem funcionar como fontes complementares de várias populações, cada uma com condições ótimas para cada grupo de espécies (Mouillot, 2007).

Porém, nem todos os grupos ecobiogeográficos responderam como o esperado, as espécies ADP foram uma exceção, apresentando uma baixa correlação com os indicadores, sugerindo que a riqueza de espécies deste grupo possa estar mais relacionadas a outros fatores não analisados, como contraste de borda, heterogeneidade do hábitat (Mouillot, 2007), ou até mesmo variáveis ambientais (Jackson *et al.*, 2001). Outra explicação para esse

resultado seria a metodologia de obtenção dos resultados, pois consideramos apenas as dados de espécies amostradas com rede de espera. Este método geralmente captura espécies de maior porte, deixando de amostrar aquelas de pequeno porte, as quais constituem a maior parcela do grupo ecobiogeográfico ADP (primárias de água doce). Segundo Malabarba e Isaia (1992), existem cerca de 64 espécies de água doce primária no sistema do rio Tramandaí, enquanto os dados de amostragens com rede de espera utilizados registraram apenas 27.

Nossos resultados mostram que os indicadores de conectividade são importantes na distribuição de comunidades de peixes ainda que testes definitivos dependam de levantamentos completos da ictiofauna de maior número de lagoas. Essas amostragens estão sendo realizadas pelo projeto “Modelagem de habitat, padrões de distribuição de espécies e comunidades de peixes de água doce (Sistema Hidrográfico do rio Tramandaí, RS)”, já em andamento no Departamento de Ecologia da Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Esperamos analisar estes indicadores de conectividade em todas as lagoas do sistema utilizando informações de ocorrências atuais da ictiofauna, para podermos testar a hipótese de que lagoas com baixa conectividade teriam um filtro maior para a invasão de espécies exóticas (*Trachelyopterus lucenai*, por exemplo). Informações sobre as diferenças existentes dentro dos grupos ecogeográficos e informações sobre o deslocamento dos peixes também seriam interessantes para testarmos e implementarmos nossa mensuração de conectividade para todo o sistema do rio Tramandaí e a partir daí avaliar sua aplicabilidade em outros sistemas hidrográficos, pressupondo que indicadores de conectividade sejam uma maneira de avaliar a vulnerabilidade à invasão de espécies exóticas de corpos d’água inseridos dentro de um mosaico flúvio-lacustre.

Agradecimentos

Agradeço ao professor Fernando Gertum Becker pela oportunidade de executar este estudo e pela sua orientação, à professora Sandra Hartz e aos colegas do laboratório de Ecologia da Paisagem/UFRGS pelo apoio; ao Sr. Osvaldo (Ceclimar), aos colegas Gustavo, Lucas, Barbara e Aline pelas ajudas em campo; ao professor Heinrich Hasenack (laboratório de Geoprocessamento/UFRGS) e Luiz Artioli (laboratório de Ictiologia/UFRGS) pelas contribuições; ao CNPq Processo 483873/2007-1 Edital Universal e ao Henrique pela paciência e carinho ao longo de toda minha graduação.

Bibliografia

Becker, F.G., Hartz, S.M., Bruschi Jr, W., & Fialho, C.B. (1997). Comparison of fish species composition in different waterbodies of the rio Tramandaí drainage, Rio Grande do Sul, Brazil. In: Reis et al., *Proceedings of the International Symposium on Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes*. EDIPUCRS, Porto Alegre.

Becker, F.G., Grosser, K.M., Milani, P.C.C. & Braun, A.S. (2006). Peixes. In: F.G. Becker, R.A. Ramos, L.A. Moura (orgs). *Regiões da Lagoa do Casamento e dos Butiazais de Tapes, Planície Costeira do Rio Grande do Sul* (pp. 262-275). MMA; SBF, Brasília.

Bruschi Jr., W. (1998). Influência de despejos urbanos sobre a ictiofauna das lagoas costeiras Marcelino e do Peixoto, Osório, RS, Brasil. São Carlos: UFSCar, Tese (Doutorado em Recursos Naturais). 111p.

Calabrese, J.M., & Fagan, W. (2004). A comparison-shopper's guide to connectivity metrics. *Front Ecol Environ*, 2 , 529-536.

Cote, D., Kehler, D.G., Bourne, C. and Wiersma, Y.F. (2009). A new measure of longitudinal connectivity for stream Networks. *Landscape Ecol.*, 4, 101–113.

Dillenburg, S. R., Tomazelli, L. J., Martins, L. R. & Barboza, E. G. (2005). Modificações de longo período da linha de costa das barreiras costeiras do Rio Grande do Sul. *Gravel*, 3, 9-14.

Dobrovolski, R.L., & Laydner, C.P. (2000). *Diretrizes ambientais para o desenvolvimento dos Municípios do Litoral Norte*. Cadernos de Planejamento e Gestão (1). SEMA, Estado do Rio Grande do Sul, Porto Alegre.

Drakou, E.G., Bodori, D.C., Kallimanis, A.S., Mazaris, A.D., Sgardelis, S.P. & Pantis, J.D. (2009). Freshwater fish community structured more by dispersal limitation than by environmental heterogeneity. *Ecology Freshwater Fish*, 18, 369-379.

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

Espíndola, E. L. G., Branco, M.B.C., Fracácio, R., Guntzel, A. M., Moretto, E.M., Pereira, R. H. G., Reitzler, A.C., Rocha, O. Rodgher, S., Smith, W.S., & Tavares, K. S. (2003). Organismos Aquáticos. In: Rambaldi, D. M. & Oliveira, D. A. S. (orgs.) *Fragmentação de ecossistemas: Causas, efeitos sobre a biodiversidade e recomendações de políticas públicas*. (100-137). MMA/SBF.

Fagan, W.F. 2002. Connectivity, fragmentation, and extinction risk in dendritic metapopulations. *Ecology*, 83(12), 3243–3249.

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

Haase, J., Stringuini, M. H., Silva, M.L.B.C., Rodrigues, M.L.K., & Koch, S.M.V. (2003). Qualidade das águas superficiais do litoral norte e médio do Rio Grande do Sul. Anais do 22º Congresso Brasileiro de Engenharia Sanitária e Ambiental. Joinville.

Hartz, S.M. (1997). Alimentação e estrutura da comunidade de peixes da lagoa Caconde, litoral norte do Rio Grande do Sul, Brasil. São Carlos: UFSCar. Tese (Doutorado em Ecologia e Recursos Naturais), 288p.

Hasenack, H., & Cordeiro, J.L.P. (org.) 2006. Mapeamento da cobertura vegetal do Bioma Pampa. Porto Alegre, UFRGS Centro de Ecologia. 30 p. (Relatório técnico Ministério do Meio Ambiente: Secretaria de Biodiversidade e Florestas no âmbito do mapeamento da cobertura vegetal dos biomas brasileiros).

Hershey, A.E., Beaty, S., Fortino, K., Keyse, M., Mou, P.P., O'Brien, W.J, Ulseth, A.J., Gettel, G.A, Lienesch, P.W., Luecke, C., McDonald, M.E, Mayer, C.H, Moller, M.C, Richards, C., Schuldt, J.A, & Whalen, S.C. (2006). Effect of landscape factors on fish distribution in arctic Alaskan lakes. *Freshwater Biology*, 51, 39–55.

Irz, P., Michonneau, F., Oberdorff, T., Whittier, T.R., Lamouroux, N., Mouillot, D., & Argillier, C. (2007). Fish community comparisons along environmental gradients in lakes of France and North-east USA. *Global Ecology and Biogeography*, 16, 350-366.

Jackson, D.A., Peres-Neto, P.R., & Olden, J.D. (2001). What controls who is where in freshwater fish communities – the roles of biotic, abiotic, and spatial factors. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 58, 157-170.

Kallimanis, A.S., Mazaris, A.D., Tzanopoulos, J, Halley, J.M., Pantis, J.D. & Sgardelis, S.P. (2008). How does habitat diversity affect the species-area relationship? *Global Ecology and Biogeography*, 17, 532-538.

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

Malabarba, L. R., & Isaia, E. A. (1992). The Fresh Water Fish Fauna of The Rio Tramandai Drainage, Rio Grande do Sul, Brazil, With A Discussion of Its Historical Origin. *Comunicações do Museu de Ciências da PUCRS, Porto Alegre*, v. 5, n. 12,197-223.

McArthur, R.H., & Wilson, E.O (1967). *The Theory of Island Biogeography*, Princeton Universit Press, Princeton, NJ.

McRae, B.H., Keitt, D.T.H., & Shah, V.B. (2008). Using circuit theory to model connectivity in ecology, evolution, and conservation. *Ecology*, 89(10): 2712–2724.

Medina, G.F., & Vieira, M.V. (2007). Conectividade funcional e a importância da interação organismo-paisagem. *Oecol. Bras.*, 11 (4): 493-502.

Miller, R. R. (1966). Geographical distribution of Central American freshwater fishes. *Copeia* ,4, 773-802.

Myers, G.S. (1966). Derivation of the Freshwater Fish Fauna of Central America, *Copeia*, 4, 766-733.

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

Olden, J.D., Jackson, D.A., & Peres-Neto, P.R. (2001). Spatial isolation and fish communities in drainage lakes. *Oecology*, 127, 572-585.

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

Reis, R. E.; Lucena, Z. M. S., Lucena, C. A. S., & Malabarba, L. R. (2003). Peixes. In: Fontana, C. S., Bencke, G. A., & Reis, R. E. (org.) *Livro vermelho da fauna ameaçada de extinção no Rio Grande do Sul. Porto Alegre* (pp.117-146).EDIPUCRS.

Saura, S., & Pascual-Hortal, L. (2007). A new habitat availability index to integrate connectivity in landscape conservation planning: Comparison with existing indices and application to a case study. *Landscape and Urban Planning*, 83, 91–103.

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

Scheffer, M., & Geest, G.J. (2006). Small habitat size and isolation can promote species richness: second-order effects on biodiversity in shallow lakes and ponds. *Oikos*, 112, 227–231.

Schifino, L. C.; Fialho, C. B., & Verani, J. R. (2004). Fish community composition, seasonality and abundance in Fortaleza lagoon, Cidreira. *Braz. Arch. Biol. Technol.*, 47 (5), 755-763.

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

Spens, J.; Englund, G., & Lundqvist, H. (2007). Network connectivity and dispersal barriers: using geographical information system (GIS) tools to predict landscape scale distribution of a key predator (*Esox lucius*) among lakes. *Journal of Applied Ecology*. 44, 1127-1127.

Taylor, C.M. (1997). Fish species richness and incidence patterns in isolated and connected stream pools: effects of pool volume and spatial position. *Oecologia*, 110, 560-566.

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

Taylor, P.D, Fahrig, L., & With, K.A. (2006). Landscape connectivity: a return to the basics. In: K. Crooks & M. Sanjayan. *Connectivity Conservation. Conservation Biology* 14 (pp. 29-43). Cambridge University Press.

Theobald, D. (2006). Exploring the functional connectivity of landscapes using landscape networks. In: In: K. Crooks & M. Sanjayan. *Connectivity Conservation. Conservation Biology* 14 (pp 416-443). Cambridge University Press.

Tischendorf, L., & Fahrig, L. (2000a). On the usage and measurement of landscape connectivity. *Oikos*, 90, 7-19.

Tischendorf, L., & Fahrig, L. (2000b). How should we measure landscape connectivity? *Landscape Ecology*, 15: 633–641.

Tischendorf, L., & Fahrig, L. (2001). On the use of connectivity measures in spatial ecology. A reply. *Oikos*, 95, 152-155.

Turner, M.G., Gardner, R.H., & O'Neill, R.V. (2001). *Landscape ecology in theory and practice*. Springer-Verlag. New York.

Urban, D., & Keitt, T. (2001). Landscape connectivity a graph-theoretic perspective. *Ecology*, 82(5), 1205–1218.

Weber, E., & Hasenack, H. (org.) 2006. Base cartográfica digital do Rio Grande do Sul - escala 1:250000. Porto Alegre: UFRGS Centro de Ecologia. 15 p.

Zeug, S.C., Winemiller, K.O., & Tarim, S. (2005). Response of Brazos River Oxbow Fish Assemblages to Patterns of Hydrologic Connectivity and Environmental Variability. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 134, 1389–1399.

Apêndice 1: Referências bibliográficas utilizadas na determinação da composição de espécies capturadas com rede de espera nas doze lagoas estudadas.

Artioli, L. G. S. (2009). "Análise comparada de estrutura das assembléias de peixes em lagoas costeiras do litoral norte do Rio Grande do Sul e padrão sazonal de ocupação de hábitat associado ao período reprodutivo em *Hoplias malabaricus* (Bloch, 1794) (Characiformes, Erythrinidae)." dados preliminares de Projeto de Tese de Doutorado, Programa de pós-graduação em Biologia Animal, Departamento de Zoologia, Instituto de Biociências, UFRGS.

Becker, F.G., Hartz, S.M., Bruschi Jr, W. & Fialho, C.B. (1997). Comparison of fish species composition in different waterbodies of the rio Tramandaí drainage, Rio Grande do Sul, Brazil. In: Reis et al., 1997. *Proceedings of the International Symposium on Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes*. EDIPUCRS, Porto Alegre

Bervian, G., & Fontoura, N. F. (1994). Dinâmica populacional da ictiofauna da lagoa Fortaleza, Cidreira, Rio Grande do Sul. III. *Corydoras paleatus* (Jenyns, 1842) (Teleostei, Callichthyidae). *Biociências*, Porto Alegre, 2(2),15-23.

Braun, A. S., D. dos S. Lewis, & N. F. Fontoura. (2000). Biologia reprodutiva de *Cheirodon ibicuihensis* (Eigenmann, 1915) na lagoa Fortaleza, Cidreira, Rio Grande do Sul, Brasil (Teleostei: Characidae: Cheirodontinae). *Comunicações do Museu de Ciências e Tecnologia da PUCRS. Sér. Zool.*, 13 (2): 159-166.

Bruschi Jr., W. (1998). Influência de despejos urbanos sobre a ictiofauna das lagoas costeiras Marcelino e do Peixoto, Osório, Rio Grande do Sul, Brasil. Tese de doutorado, Universidade Federal de São Carlos.

Fialho, C. B. (1998). Estudo da ictiofauna da lagoa das Custódias, Tramandaí, Rio Grande do Sul, Brasil. Tese de doutorado, Universidade Federal de São Carlos.

Hartz, S.M. (1997). Alimentação e estrutura da comunidade de peixes da lagoa Caconde, litoral norte do Rio Grande do Sul, Brasil. São Carlos: UFSCar.

Tese (Doutorado em Ecologia e Recursos Naturais), Universidade Federal de São Carlos. 288p.

Malabarba, L. R. (1996). Parâmetros ambientais e biológicos da lagoa Emboaba, Planície Costeira Setentrional do Rio Grande do Sul. Fauna de peixes da Lagoa Emboaba.. Boletim do Instituto de Biociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, PORTO ALEGRE, RS, v. 1, n. 55, 43-49.

Schifino, L. C. (2002). Estudo da comunidade íctica da lagoa da Fortaleza, Cidreira, Rio Grande do Sul, Brasil. Tese de doutorado, Universidade Federal de São Carlos.

Apêndice 2: Resultados dos indicadores de conectividade e variáveis analisadas para as 39 lagoas do sistema do Rio Tramandaí.

Lagoas	Localização (Coordenadas)	CP	CE	CD	Área (hectares)	Dist_mar (metros)
Lagoa do Simão	29.38°S 49.77° W	Isolada	Isolada	Isolada	3.93	1407.71
Lagoa Itapeva	29.49°S 49.91°W	5.206	0.275	1730.21	12353.92	2962.10
Lagoa Boa Vista	29.62°S 50.03°W	6.853	0.277	1584.16	100.67	7751.19
Lagoa dos Quadros	29.71°S 50.09°W	10.007	0.288	942.32	12174.73	3509.70
Lagoa Ramalhete	29.76°S 50.14°W	2.810	0.283	1290.60	509.87	10233.97
Lagoa das Malvas	29.80°S 50.17°W	8.319	0.298	734.54	5302.37	6369.98
Lagoa Negra	29.78°S 50.17°W	2.253	0.293	931.04	81.64	11805.24
Lagoa Lessa 1	29.85°S 50.17°W	1.664	0.308	667.87	747.92	7553.81
Lagoa Caieira	29.86°S 50.14°W	3.326	0.310	602.78	282.72	6004.43
Lagoa do Passo	29.86°S 50.11°W	8.985	0.316	490.63	323.45	2506.69
Lagoa do Peixoto	29.87°S 50.24°W	3.557	0.287	1215.73	310.76	14184.73
Lagoa Caconde	29.86°S 50.21°W	1.233	0.301	836.09	394.82	11097.92
Lagoa Traíra	29.86°S 50.18°W	2.983	0.304	780.29	124.88	9517.14
Lagoa do Marcelino	29.89°S 50.25°W	1.386	0.285	1316.17	33.23	15314.92
Lagoa dos Veados	29.91°S 50.18°W	2.300	0.330	311.61	453.24	6360.39
Lagoa Rincão da Cadeira	29.01°S 50.14°W	6.739	0.350	241.18	44.04	4608.27
Lagoa do Rincão 1	29.91°S 50.20°W	2.064	0.320	460.00	82.09	9910.92
Lagoa do Rincão 2	29.91°S 50.19°W	2.483	0.322	427.93	77.00	8793.33
Lagoa do Inácio	29.91°S 50.23°W	1.996	0.313	541.70	52.34	10976.46
Lagoa do Horácio	29.91°S 50.22°W	0.668	0.311	598.88	71.37	12286.63
Lagoa C	29.92°S 50.20°W	Isolada	Isolada	Isolada	24.30	9018.16
Lagoa Tramandaí	29.97°S 50.15°W	7.690	1.000	0.00	1903.89	29.78
Lagoa A	29.96°S 50.19°W	3.875	0.487	17.07	90.40	6142.83
Lagoa da Emboaba	29.97°S 50.22°W	2.276	0.354	162.05	142.74	8682.66
Lagoa Emboabinha	29.97°S 50.23°W	1.119	0.347	220.61	43.59	10388.97
Lagoa B	29.97°S 50.18°W	2.601	0.456	25.73	34.93	5843.58
Lagoa da Custódia	30.02°S 50.19°W	5.161	0.459	51.01	946.94	2420.63
Lagoa Tapera Norte	30.01°S 50.22°W	2.148	0.366	159.38	51.27	7267.59
Lagoa do Gentil	30.06°S 50.20°W	4.907	0.370	281.72	710.59	2943.67
Lagoa da Tapera Sul	30.06°S 50.23°W	2.579	0.350	402.32	92.01	6057.08
Lagoa da Prainha	30.06°S 50.24°W	1.063	0.342	463.50	40.20	7498.38
Lagoa do Manuel Nunes	30.09°S 50.22°W	4.042	0.343	447.03	420.81	3578.15
Lagoa da Fortaleza	30.13°S 50.24°W	4.433	0.330	576.08	1895.04	2038.30
Lagoa Lessa 2	30.13°S 50.26°W	2.589	0.324	693.66	83.70	6123.50
Lagoa Suzana	30.15°S 50.26°W	1.037	0.320	747.29	129.97	6189.77
Lagoa Cidreira	30.20°S 50.25°W	3.279	0.319	781.24	1713.27	1904.30
Lagoa da Cerquinha	30.26°S 50.27°W	1.458	0.310	1071.33	1009.83	2120.58
Lagoa do Papagaio	29.95°S 50.21°W	2.840	0.375	116.25	141.40	8243.01
Lagoa D	29.84°S 50.12°W	Isolada	Isolada	Isolada	39.39	5870.80

CP – Conectividade Primária, CE – Conectividade Estuarina, CD – Conectividade Estrutural.