

Universidade Federal do Rio de Janeiro
Campus UFRJ-Macaé Professor Aloísio Teixeira

DINÂMICA DE METACOMUNIDADES DE PEIXES EM ECOSISTEMAS
COSTEIROS: UMA ABORDAGEM COM LAGOAS E POÇAS DO PARQUE
NACIONAL DA RESTINGA DE JURUBATIBA

Bruno Cortat Felice

Macaé
2014

DINÂMICA DE METACOMUNIDADES DE PEIXES EM ECOSISTEMAS
COSTEIROS: UMA ABORDAGEM COM LAGOAS E POÇAS DO PARQUE
NACIONAL DA RESTINGA DE JURUBATIBA

Bruno Cortat Felice

Dissertação de Mestrado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Ambientais e Conservação, Campus UFRJ-Macaé Professor Aloísio Teixeira, da Universidade Federal do Rio de Janeiro, como parte dos requisitos necessários à obtenção do título de Mestre em Ciências Ambientais e Conservação.

Orientadora: Prof^ª Dr^ª Ana Cristina Petry

Coorientador: Prof Dr Marcos Paulo Figueiredo de Barros

Macaé
Março, 2014

DINÂMICA DE METACOMUNIDADES DE PEIXES EM ECOSISTEMAS
COSTEIROS: UMA ABORDAGEM COM LAGOAS E POÇAS DO PARQUE
NACIONAL DA RESTINGA DE JURUBATIBA

Bruno Cortat Felice

Orientadora: Prof^a Dr^a Ana Cristina Petry

Coorientador: Prof Dr Marcos Paulo Figueiredo de Barros

Dissertação de Mestrado submetida ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Ambientais e Conservação, Campus UFRJ-Macaé Professor Aloísio Teixeira, da Universidade Federal do Rio de Janeiro – UFRJ, como parte dos requisitos necessários à obtenção do título de Mestre em Ciências Ambientais e Conservação.

Aprovada por:

Presidente, Dr.^a Ana Cristina Petry
(UFRJ-Macaé).

Titular Externo, Dr. Rodrigo Fernandes
(Universidade Federal Rural do Semi Árido)

Suplente Externo, Dr. Frederico Meirelles Pereira
(UFRJ Campus Fundão)

Titular Interno, Dr. Reinaldo Luiz Bozelli
(UFRJ Campus Fundão)

Suplente Interno, Dr. Fabio Di Dario
(UFRJ Campus Macaé)

Macaé
Março, 2014

AGRADECIMENTOS

Primeiramente gostaria de agradecer a minha orientadora Prof^a Ana Cristina Petry, que sempre me tratou com muito respeito, carinho e dedicação. Fico feliz em ter conhecido esta pessoa maravilhosa, que em momentos difíceis da graduação e também do mestrado, sempre me ajudou. Trabalhar com uma pessoa como ela foi um privilégio. Hoje posso dizer que acima de uma excelente orientadora, possuo uma grande amiga.

Um muito obrigado para a Prof^a Tatiana Konno, por ajudar sempre que podia em minhas coletas. Sou imensamente grato por ser essa pessoa maravilhosa, por nunca negar um jogo de buraco mesmo estando cansada, e por ter a brilhante ideia de alugar uma casa em Quissamã, local utilizado para descanso e diversão durante tais coletas. Graças a esta condição, tive a oportunidade de partilhar experiências de trabalho e de vida com uma com um grupo incrível de pessoas vindas diretamente do Rio de Janeiro especialmente para a realização das idas ao o campo. Obrigado Fernanda, Paloma, Antonella, Luciana, Marisa, Fred e entre outras pessoas, por toda a ajuda e pelas conversas no campo e na casa.

Aos alunos da Tati, que foram muito legais em ajudar durante as coletas. Obrigado Natalia por ajudar, e Ricardo por não só ajudar, mas também por fazer aquele belo almoço com direito até a salmão.

Ao Prof. Marcos Paulo, que acreditou e participou do projeto mesmo depois de iniciado. Obrigado por ser meu coorientador apesar do elevado número de alunos, e também por suas excelentes ideias para o meu projeto.

A todos do laboratório de Limnologia de Macaé, por terem realizado muitas das análises utilizadas neste estudo, por terem me ensinado algumas e por fazerem do laboratório um local agradável onde passei algum tempo. Obrigado Izabela, Maria, João Mário (Dado), Rafaela, Virginia, Fabrício, Mariana, Maicon, Bruno (Carijó), Rodrigo, e Leonardo.

Aos Professores Mike (Michael Mincarone) e Fábio Di Dário por ajudarem na identificação de algumas espécies e, em especial a este último, que foi membro da minha pré-banca e suplente da banca do mestrado.

Ao Rhennã e a Rayane, primeiros colegas com quem trabalhei e com quem pude contar nas horas mais complicadas da graduação; no trabalho do laboratório e em muitas coletas a quem eu não tinha mais a quem recorrer. Posso dizer que estes foram grandes amigos da graduação.

Ao meu amigo e professor João Marcelo, por ensinar as varias formas de pesca, como pilotar, o cuidado com o material de pesca, além de truques de como lançar uma boa tarrafã.

À Paula (chuchu) que quando possível me chamava para ir a sua sensacional coleta, onde eu podia por em prática minhas ideias. Obrigado também por comparecer às minhas coletas, mesmo com as famosas dores nas costas e por alegrar as reuniões na casa de Quissamã.

À Laís pelas conversas durante o trabalho, por ajudar no campo mesmo depois de sua poça ter secado, por sempre estar disposta a ajudar todas as pessoas mesmo que com muitas coisas a fazer e por não fugir do trabalho pesado na hora da limpeza das redes, momento em que nós estávamos completamente cansados depois da coleta.

À Bruna (irmã de orientação) que foi fundamental em um momento onde não tínhamos alguém para dirigir o carro e também por ser sempre simpática, engraçada e prestativa em todos os momentos.

À Manuela (Manú) que além de ter ajudado em algumas coletas sempre que era chamada, e quando não podia ir, tentava de todas as formas achar uma pessoa para ir em seu lugar, mesmo não sendo sua obrigação.

A alguns amigos que fiz durante o mestrado, como Aldo e Hudson, que proporcionaram muitas conversas agradáveis sobre diversos assuntos não só ligados à área da biologia.

A todos que ajudaram de alguma forma neste trabalho; sem esta ajuda tudo ficaria mais difícil.

Ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Ambientais e Conservação da UFRJ – Campus Macaé Professor Aloísio Teixeira, aos professores, alunos e funcionários. À FAPERJ pela bolsa concedida.

À minha B, esposa e amiga, que respeitou todos os momentos em que estive ausente, que compreendeu os momentos em que não pude lhe dar atenção e que cuidou de mim ao longo destes seis anos, grande parte da minha jornada graduação/mestrado. Sem ela minha vida não seria a mesma.

Aos meus pais Isabel e Tobias por todo o apoio dado, mesmo sem entender exatamente o que eu estava fazendo. E, por fim, à minha avó Teresa, que sempre acreditou no meu sucesso e aspirações, e foi a grande facilitadora para o início da minha carreira acadêmica.

FICHA CATALOGRÁFICA

Felice, Bruno Cortat

Dinâmica de metacomunidades de peixes em ecossistemas costeiros: uma abordagem com lagoas e poças do Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba / Bruno Cortat Felice. – Macaé: UFRJ/ Macaé Prof. Aloísio Teixeira, 2014. XVII, 90f.: il. 32cm.

Orientadora: Ana Cristina Petry

Coorientador: Marcos Paulo Figueiredo de Barros

Dissertação (mestrado) – UFRJ/ Macaé/ Programa de Pós-graduação em Ciências Ambientais e Conservação, 2014.

Referências Bibliográficas: f. 91-100.

1. Ictiofauna. 2. Pluviosidade. 3. Pulso de inundação. 4. Teoria de metacomunidade. 5. Planície Costeira. I. Petry, Ana Cristina. II. Universidade Federal do Rio de Janeiro, Campus – Macaé Prof. Aloísio Teixeira, Macaé, Programa de Pós-graduação em Ciências Ambientais e Conservação. III. Dinâmica de metacomunidades de peixes em ecossistemas costeiros: uma abordagem com lagoas e poças do Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba.

SUMÁRIO

Resumo	viii
Abstrat	ix
Lista de Figuras	x
Lista de Tabelas	xvi
Lista de Anexos	xviii
Apresentação	1
Capítulo 1: A influência da pluviosidade na heterogeneidade de ambientes aquáticos perenes e temporários	2
Introdução	3
Materiais e Métodos	6
Resultados	14
Discussão	39
Conclusão	47
Capítulo 2: A distância geográfica e as variáveis físicas e químicas como filtros da composição de espécies: avaliando a teoria de metacomunidades	48
Introdução	49
Materiais e Métodos	53
Resultados	59
Discussão	77
Conclusão	90
Considerações Finais	91
Referências	92
Anexos	102

DINÂMICA DE METACOMUNIDADES DE PEIXES EM ECOSISTEMAS
COSTEIROS: UMA ABORDAGEM COM LAGOAS E POÇAS DO PARQUE
NACIONAL DA RESTINGA DE JURUBATIBA

Bruno Cortat Felice

Orientadora: Prof^a Dr^a Ana Cristina Petry

Coorientador: Prof Dr Marcos Paulo Figueiredo de Barros

Resumo da Dissertação de Mestrado submetida ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Ambientais e Conservação, Campus UFRJ-Macaé Professor Aloísio Teixeira, da Universidade Federal do Rio de Janeiro – UFRJ, como parte dos requisitos necessários à obtenção do título de Mestre em Ciências Ambientais e Conservação.

Mosaicos de ambientes conectados permitem a ocorrência de metacomunidades. Em ecossistemas aquáticos, a conexão é dependente da conectividade hidrológica. O presente estudo buscou investigar se em áreas alagáveis destituídas de rios a pluviosidade influencia variáveis físicas e químicas, se a fauna de peixes se apresenta na forma de metacomunidades e qual o principal processo estruturador das mesmas. Três lagoas e 15 poças associadas do PARNA Restinga de Jurubatiba foram selecionadas para o estudo, conduzido entre maio de 2010 e maio de 2013. As amostragens limnológicas foram realizadas mensalmente e compreenderam a caracterização da salinidade, temperatura da água, oxigênio dissolvido, profundidade, hidroperíodo, pH, carbono orgânico dissolvido, clorofila *a*, nitrogênio e fósforo total. Os peixes foram amostrados trimestralmente, com a utilização de redes de espera, arrastos, peneiras e picarés. Análises de componentes principais foram utilizadas para explorar a similaridade das amostras quanto às características físicas e químicas, e análises de regressão múltipla e redundância foram aplicadas com o objetivo de avaliar o papel do tempo, da pluviosidade, da distância e das variáveis físicas e químicas na estrutura das comunidades. Sistemas formados por uma lagoa e suas poças, biótopos representados por lagoas, poças temporárias e perenes e as fases anterior e posterior a um evento de dessecação parcial influenciaram os ambientes, que responderam à baixa pluviosidade com aumento na heterogeneidade. Um total de 27 espécies de Teleostei foi registrado, sendo que lagoas apresentaram riqueza superior àquela encontrada nas poças. A riqueza de espécies reduziu no tempo, de forma mais pronunciada para as espécies dulcícolas. As variáveis ambientais funcionaram como filtros das espécies, em especial a salinidade, o oxigênio dissolvido e o pH. A ausência de um pulso de inundação levou a uma diminuição do hidroperíodo, que por sua vez reduziu a conectividade hidrológica dos ambientes, aumentando a heterogeneidade ambiental e comprometendo a dispersão de espécies, que passaram a ser selecionadas de acordo com suas tolerâncias diferenciais à salinidade.

Palavras-chave: Ictiofauna, Planície costeira, Pluviosidade, Pulso de inundação, Teoria de metacomunidade.

Macaé

Março, 2014

DYNAMIC OF FISH METACOMMUNITIES IN COASTAL ECOSYSTEMS: AN
APPROACH WITH LAGOONS AND POOLS OF THE RESTINGA DE
JURUBATIBA NATIONAL PARK

Bruno Cortat Felice

Orientadora: Prof^ª Dr^ª Ana Cristina Petry

Coorientador: Prof Dr Marcos Paulo Figueiredo de Barros

Abstract da Dissertação de Mestrado submetida ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Ambientais e Conservação, Campus UFRJ-Macaé Professor Aloísio Teixeira, da Universidade Federal do Rio de Janeiro – UFRJ, como parte dos requisitos necessários à obtenção do título de Mestre em Ciências Ambientais e Conservação.

Mosaics of connected environments allow the occurrence of metacommunities. In aquatic environments, connection is dependent of the hydrological connectivity. The present study aimed to investigate if in floodplains devoided of rivers, physical and chemical variables are influenced by pluviosity, if the ichthyofauna constitutes metacommunities and which is the main process structuring them. Three lagoons and 15 associated pools in the PARNA Restinga de Jurubatiba were selected for this study, carried out between May 2010 and May 2013. Limnological samplings were taken monthly and included salinity, water temperature, dissolved oxygen, depth, hydroperiod, pH, dissolved organic carbon, chlorophyll *a*, total nitrogen and phosphorous. Fish were sampled quarterly using gill nets, seines and sieves. Principal component analyses were employed in order to explore the similarity among samples concerning physical and chemical characteristics, and multiple regression and redundancy analyses were employed in order to evaluate the role of time, pluviosity, distance and physical and chemical variables on community structure. Systems composed by a lagoon and its pools, biotopes represented by lagoons, temporary and permanent pools and phases before and after a partial desiccation event influenced environments, which responded to the low pluviosity by increasing heterogeneity. A total of 27 species of the Teleostei were registered, with lagoons having a higher richness than pools. Species richness reduced with time, especially the freshwater species. Environmental variables act as species filters, especially salinity, dissolved oxygen and pH. The absence of a flood pulse lead to a hydroperiod reduction, which reduced hydrological connectivity among environments, increasing environmental heterogeneity and compromising dispersal of species, which were selected according to their differential salt tolerance.

Keywords: Ichthyofauna, Coastal plain, Flood pulse, Metacommunity theory, Pluviosity.

Macaé

Março, 2014

LISTA DE FIGURAS

Capítulo 1

Figura 1. Representação esquemática do trecho de 40 km do Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba, Norte Fluminense (A e B), identificando os três sistemas (C) investigados entre maio de 2010 e maio de 2013, compostos pelas lagoas costeiras Garça (LG), Piri-piri (LP) e Catingosa (LC) (B) e suas poças adjacentes (C) (Modificado de Di Dario *et al.*, 2013). _____ 6

Figura 2. Distância mínima linear (média±desvio padrão) entre as poças e as lagoas do PARNA Restinga de Jurubatiba, Norte Fluminense, investigados entre maio de 2010 e maio de 2013. _____ 9

Figura 3. Variação da pluviosidade anual acumulada das últimas duas décadas na região Norte Fluminense. A área em vermelho representa o período em que foram realizadas as amostragens do presente estudo (maio de 2010 a maio de 2013). (Fonte: INMET estação de Campos dos Goytazes, RJ). _____ 10

Figura 4. Composição granulométrica do sedimento na porção superficial (0 a 10 cm) (A), média (10 a 20 cm) (B) e inferior (20 a 30 cm) (C) nos ambientes estudados no PARNA Restinga de Jurubatiba, Norte Fluminense, entre maio de 2010 e maio de 2013. As letras F e B indicam, respectivamente as regiões do fundo e da barra arenosa das lagoas. Verificar a Tabela 1 e Figura 1 para identificar os ambientes. _____ 15

Figura 5. Variação da pluviosidade mensal acumulada na planície costeira do Norte Fluminense no período do estudo (Fonte: INMET estação de Campos dos Goytazes, RJ). _____ 16

Figura 6. Classificação dos 18 ambientes investigados nos sistemas Garça, Piri-piri e Catingosa em relação à duração do hidroperíodo. Cores azul e vermelha identificam respectivamente os ambientes que não dessecaram e aqueles que dessecaram pelo menos um mês entre maio de 2010 e maio de 2013. _____ 17

Figura 7. Variação do hidroperíodo nas 15 poças contempladas pelo presente estudo, entre maio de 2010 e maio de 2013. Os círculos representam o hidroperíodo do

trimestre: aqueles completamente preenchidos indicam ausência de dessecamento, círculos com 2/3 preenchidos indicam dessecamento em um dos meses, círculos com 1/3 preenchido indicam dessecamento em dois meses e círculos vazios indicam dessecamento em todo o trimestre. Linha vermelha separa as amostragens em duas fases, Antes (entre T01 e T04) e Depois (entre T05 e T13), que caracterizam respectivamente o período antes e após o primeiro forte dessecamento de poças ocorrido em fevereiro de 2011. _____ 18

Figura 8. Variação média temporal da salinidade nos ambientes dos três sistemas do PARNA Restinga de Jurubatiba, Norte Fluminense, avaliados entre maio de 2010 a maio de 2013. A ausência de pontos significa que o ambiente estava seco nos três meses correspondentes ao trimestre. _____ 19

Figura 9. Variação média temporal da temperatura da água nos ambientes dos três sistemas do PARNA Restinga de Jurubatiba, Norte Fluminense, avaliados entre os meses de maio de 2010 a maio de 2013. A ausência de pontos significa que o ambiente estava seco nos três meses correspondentes ao trimestre. _____ 20

Figura 10. Variação média temporal do oxigênio dissolvido nos ambientes dos três sistemas do PARNA Restinga de Jurubatiba, Norte Fluminense, avaliados entre os meses de maio de 2010 a maio de 2013. A ausência de pontos significa que o ambiente estava seco nos três meses correspondentes ao trimestre. _____ 21

Figura 11. Variação média temporal do pH nos ambientes dos três sistemas do PARNA Restinga de Jurubatiba, Norte Fluminense, avaliados entre os meses de maio de 2010 a maio de 2013. A ausência de pontos significa que o ambiente estava seco nos três meses correspondentes ao trimestre. _____ 22

Figura 12. Variação média temporal do carbono orgânico dissolvido (COD) nos ambientes dos três sistemas do PARNA Restinga de Jurubatiba, Norte Fluminense, avaliados entre os meses de maio de 2010 a maio de 2013. A ausência de pontos significa que o ambiente estava seco nos três meses correspondentes ao trimestre. ____ 24

Figura 13. Variação temporal do nitrogênio total nos ambientes dos três sistemas do PARNA Restinga de Jurubatiba, Norte Fluminense, avaliados entre os meses de maio de 2010 a maio de 2013. A ausência de pontos significa que o ambiente estava seco no trimestre. _____ 25

Figura 14. Variação temporal do fósforo total nos ambientes dos três sistemas do PARNA Restinga de Jurubatiba, Norte Fluminense, avaliados entre os meses de maio de 2010 a maio de 2013. A ausência de pontos significa que o ambiente estava seco no trimestre. _____ 26

Figura 15. Variação média temporal da clorofila *a* nos ambientes dos três sistemas do PARNA Restinga de Jurubatiba, Norte Fluminense, avaliados entre os meses de maio de 2010 a maio de 2013. A ausência de pontos significa que o ambiente estava seco nos três meses correspondentes ao trimestre. _____ 27

Figura 16. Variação média temporal da profundidade máxima nos ambientes dos três sistemas do PARNA Restinga de Jurubatiba, Norte Fluminense, avaliados entre os meses de maio de 2010 a maio de 2013. A ausência de pontos significa que o ambiente estava seco nos três meses correspondentes ao trimestre. _____ 28

Figura 17. Variação mensal da profundidade do lençol freático nos Sistemas Garça (A), Piri-piri (B) e Catingosa (C) (eixo principal, à esquerda) do PARNA Restinga de Jurubatiba, Norte Fluminense, e variação da Pluviosidade acumulada (eixo secundário, à direita) entre maio de 2012 até maio de 2013. _____ 29

Figura 18. Ordenação das amostras ao longo dos dois primeiros eixos da ACP em função dos valores médios das variáveis ambientais registradas nos sistemas formados pelas lagoas Garça (vermelho), Piri-piri (azul) e Catingosa (verde) e suas poças adjacentes do PARNA Restinga de Jurubatiba, Norte Fluminense, entre maio de 2010 e maio de 2013. _____ 31

Figura 19. Variação temporal da pluviosidade (azul) e da amplitude dos escores do primeiro eixo da ACP (vermelho) aplicada sobre a matriz das variáveis físicas e químicas que caracterizaram os 18 ambientes do PARNA Restinga de Jurubatiba, Norte Fluminense, amostrados entre maio 2010 e maio de 2013 (A) e valores médios \pm desvio-padrão da amplitude entre os períodos de menor ($< 250\text{mm}$) e maior ($> 250\text{mm}$) precipitação (B). _____ 32

Figura 20. Ordenação das amostras ao longo dos dois primeiros eixos da ACP em função dos valores médios das variáveis ambientais registradas no Sistema Garça que é formado pela lagoa e suas poças adjacentes do PARNA Restinga de Jurubatiba, Norte Fluminense, entre maio de 2010 e maio de 2013. _____ 33

Figura 21. Variação temporal da pluviosidade (azul) e da amplitude dos escores do primeiro eixo da ACP (vermelho) aplicada sobre a matriz das variáveis físicas e químicas que caracterizaram os sete ambientes do Sistema Garça do PARNA Restinga de Jurubatiba, Norte Fluminense, amostrados entre maio 2010 e maio de 2013 (A) e valores médios \pm desvio-padrão da amplitude entre os períodos de menor ($< 250\text{mm}$) e maior ($> 250\text{mm}$) precipitação (B). _____ 34

Figura 22. Ordenação das amostras ao longo dos dois primeiros eixos da ACP em função dos valores médios das variáveis ambientais registradas no Sistema Piri-piri que é formado pela lagoa e suas poças adjacentes do PARNA Restinga de Jurubatiba, Norte Fluminense, entre maio de 2010 e maio de 2013. _____ 35

Figura 23. Variação temporal da pluviosidade (azul) e da amplitude dos escores do primeiro eixo da ACP (vermelho) aplicada sobre a matriz das variáveis físicas e químicas que caracterizaram os sete ambientes do Sistema Piri-piri do PARNA Restinga de Jurubatiba, Norte Fluminense, amostrados entre maio 2010 e maio de 2013 (A) e valores médios \pm desvio-padrão da amplitude entre os períodos de menor ($< 250\text{mm}$) e maior ($> 250\text{mm}$) precipitação (B). _____ 36

Figura 24. Ordenação das amostras ao longo dos dois primeiros eixos da ACP em função dos valores médios das variáveis ambientais registradas no Sistema Catingosa do PARNA Restinga de Jurubatiba, Norte Fluminense, que é formado pela lagoa e suas poças adjacentes, entre maio de 2010 e maio de 2013. _____ 37

Figura 25. Variação temporal da pluviosidade (azul) e da amplitude dos escores do primeiro eixo da ACP (vermelho) aplicada sobre a matriz das variáveis físicas e químicas que caracterizaram os sete ambientes Sistema Catingosa do PARNA Restinga de Jurubatiba, Norte Fluminense, amostrados entre maio 2010 e maio de 2013 (A) e valores médios \pm desvio-padrão da amplitude entre os períodos de menor ($< 250\text{mm}$) e maior ($> 250\text{mm}$) precipitação (B). _____ 38

Figura 26. Esquema conceitual para a caracterização ambiental do biótopo poças em relação a sua posição no gradiente transversal da costa, considerando os resultados do presente estudo, realizado entre maio de 2010 e maio de 2013 no PARNA Restinga de Jurubatiba, Norte Fluminense. _____ 41

Figura 27. Esquema conceitual para a caracterização ambiental do biótopo poças em relação ao hidroperíodo, considerando os resultados do presente estudo, realizado entre maio de 2010 e maio de 2013 no PARNA Restinga de Jurubatiba, Norte Fluminense. _____ 43

Figura 28. Esquema conceitual evidenciando o efeito diferenciado da pluviosidade nos sistemas que diferem na composição e granulometria do sedimento, considerando os resultados do presente estudo, realizado entre maio de 2010 e maio de 2013 no PARNA Restinga de Jurubatiba, Norte Fluminense. A espessura das linhas é inversamente proporcional à granulometria do sedimento dos ambientes de cada sistema e os números nas linhas verticais são inversamente proporcionais ao tempo de resposta dos sistemas à pluviosidade, onde [1] significa resposta lenta (Sistema Garça), [2] resposta intermediária (Sistema Piri-piri) e [3] resposta rápida (Sistema Catingosa) na redução da heterogeneidade ambiental. _____ 44

Figura 29. Esquema conceitual evidenciando as tendências decorrentes de dois possíveis cenários climáticos (Instabilidade e Estabilidade) e suas implicações em ecossistemas aquáticos costeiros destituídos de rios principais, considerando os resultados do presente estudo, realizado entre maio de 2010 e maio de 2013 no PARNA Restinga de Jurubatiba, Norte Fluminense. _____ 46

Capítulo 2

Figura 1. Persistência das espécies durante os treze trimestres contemplados no presente estudo, realizado no PARNA Restinga de Jurubatiba, Norte Fluminense, entre maio de 2010 e maio de 2013. Consultar Material & Métodos para os critérios da classificação das espécies nas divisões Primária, Secundária e Periférica. _____ 62

Figura 2. Ocorrência de espécies de peixes durante os treze trimestres contemplados no presente estudo, realizado no PARNA Restinga de Jurubatiba, Norte Fluminense, entre maio de 2010 e maio de 2013. _____ 63

Figura 3. Variação da riqueza total de espécies durante as treze coletas trimestrais realizadas no PARNA Restinga de Jurubatiba, Norte Fluminense, entre maio de 2010 e maio de 2013. _____ 63

Figura 4. Variação da riqueza de espécies durante as treze coletas trimestrais realizadas no PARNA Restinga de Jurubatiba, Norte Fluminense, entre maio de 2010 e maio de 2013. As cores na barra indicam a frequência relativa das espécies das divisões Primária (azul), Secundária (vermelho) e Periférica (verde). _____ 64

Figura 5. Variação da riqueza de espécies durante as treze coletas trimestrais realizadas no PARNA Restinga de Jurubatiba, Norte Fluminense, entre maio de 2010 e maio de 2013. As cores das linhas indicam a frequência absoluta das espécies das divisões Primária (azul), Secundária (vermelha) e Periférica (verde). _____ 64

Figura 6. Variação da abundância média Total (A), divisão dulcícola Primária (B), divisão dulcícola secundária (C) e divisão periférica (D) durante as treze coletas trimestrais realizadas no PARNA Restinga de Jurubatiba, Norte Fluminense, entre maio de 2010 e maio de 2013. As cores das linhas indicam a média (azul) e o desvio-padrão (vermelha). _____ 65

Figura 7. Variação da equidade durante as treze coletas trimestrais realizadas no PARNA Restinga de Jurubatiba, Norte Fluminense, entre maio de 2010 e maio de 2013. Equidade Total (A), divisão dulcícola Primária (B), divisão dulcícola secundária (C) e divisão periférica (D). _____ 66

Figura 8. Variação do índice diversidade de Shannon-Wiener durante as treze coletas trimestrais realizadas no PARNA Restinga de Jurubatiba, Norte Fluminense, entre maio de 2010 e maio de 2013. Índice de diversidade Total (A), divisão dulcícola Primária (B), divisão dulcícola secundária (C) e divisão periférica (D) _____ 67

Figura 9. Variação da riqueza de espécies por ambientes nas fases Antes (A) e Depois (B) registrada no PARNA Restinga de Jurubatiba, Norte Fluminense, entre maio de 2010 e maio de 2013. As cores diferentes nas barras indicam os grupos das divisões Primária (azul), Secundária (vermelha) e Periférica (verde). _____ 69

Figura 10. Ordenação das amostras resultante da aplicação do Escalonamento Multidimensional não Métrico (NMDS) em função da composição e abundância das espécies de peixes nos sistemas formados pelas lagoas Garça, Piri-piri e Catingosa e suas poças adjacentes no PARNA Restinga de Jurubatiba, Norte Fluminense, entre maio de 2010 até maio de 2013. _____ 71

Figura 11. Ordenação das amostras resultante da aplicação do Escalonamento Multidimensional não Métrico (NMDS) em função da composição e abundância das espécies de peixes nas localidades formadas pelas lagoas Garça, Piri-piri e Catingosa e suas poças adjacentes no PARNA Restinga de Jurubatiba, Norte Fluminense, entre maio de 2010 e fevereiro de 2011 (A) e entre maio de 2011 e maio de 2013 (B). _____ 73

Figura 12. Variação temporal dos R Ajustados das ARDs para densidade de espécies (A) e Presença/Ausência (B) (em preto) e da pluviosidade acumulada (em azul) no PARNA Restinga de Jurubatiba, Norte Fluminense, ente maio de 2010 e maio de 2013. Os quadrados vermelhos indicam os trimestres nos quais o conjunto das variáveis preditoras exerceu influência significativa sobre as comunidades. _____ 76

Figura 13. Modelos propostos para explicar a dinâmica de metacomunidades regidas por um pulso de inundação previsível (A) e imprevisível (B) nas fases de redução e aumento da heterogeneidade ambiental. Modelos *neutro* [1], *dinâmica de manchas* [2], *seleção de espécies* [3] e *efeito de massa* [4]. _____ 87

Figura 14. Modelo proposto para explicar a dinâmica de metacomunidades regida por um pulso de inundação imprevisível nas fases de redução e aumento da heterogeneidade ambiental (orientação das setas). Nesses sistemas, apenas dois modelos se ajustariam, sendo eles o de *dinâmica de manchas* [2] e de *seleção de espécies* [3]. _____ 88

Figura 15. Modelo esquemático das vias de dispersão das espécies de peixes colonizadores das lagoas e poças associadas na planície costeira do Norte Fluminense. As setas indicam a possível origem das espécies da divisão Primária (azul), Secundária (vermelha) e Periférica (verde), sendo ela a partir das drenagens continentais (↓), aporte marinho (↑) e deslocamentos laterais entre lagoas (↔). A largura das setas indica a intensidade da dispersão. _____ 89

LISTA DE TABELAS

Capítulo 1

Tabela 1. Relação dos ambientes contemplados no presente estudo, indicação de seus respectivos sistemas, localização geográfica, número de meses que permaneceram hidrologicamente conectados e indicação do ambiente ao qual estiveram conectados,

além da frequência de reconexões hidrológicas estabelecidas entre maio de 2010 e maio de 2013. Não foi avaliada a conectividade para as lagoas. _____ 7

Tabela 2. Menor distância linear (m) entre os ambientes, no PARNA Restinga de Jurubatiba, Norte Fluminense, investigados entre maio de 2010 e maio de 2013. Ver a Tabela 1 e Figura 1 para identificar os ambientes. _____ 8

Tabela 3. Resultado dos testes de Kruskal-Wallis (H), Mann-Whitney (U) e Pós-Hoc aplicados aos eixos das ACPs (Total, Sistemas Garça, Piri-piri e Catingosa) considerando sistemas, ambientes e fases como os efeitos principais. Resultados significativos são mostrados em vermelho. _____ 39

Capítulo 2

Tabela 1. Peixes registrados nos 18 ambientes compostos por lagoas costeiras e poças associadas no PARNA Restinga de Jurubatiba, RJ. Os valores no corpo da tabela indicam a média e o desvio padrão da abundância da espécie em cada ambiente e nas três linhas inferiores os demais descritores da estrutura das comunidades. X indica a ocorrência da espécie no complexo da lagoa Feia, formado pela lagoa, pelo canal que a conecta à lagoa da Ribeira e a lagoa Preta. Consultar a Tabela 1 do Capítulo 1 desta dissertação para identificar o ambiente e Material & Métodos para os critérios da classificação das espécies nas divisões Primária, Secundária e Periférica. _____ 60

Tabela 2. Regressão linear múltipla para riqueza de espécies Total e das divisões Primária, Secundária e Periférica registradas no PARNA Restinga de Jurubatiba, Norte Fluminense, entre maio de 2010 e maio de 2013. Resultados significativos são mostrados em vermelho. _____ 68

Tabela 3. Resultados das ARDs aplicadas às matrizes de composição e abundância das comunidades em cada trimestre (N) no PARNA Restinga de Jurubatiba, Norte Fluminense, entre maio de 2010 e maio de 2013, considerando como preditoras as variáveis físicas e químicas (VarAmb) e a distância geográfica (Dist). Apenas as variáveis ambientais selecionadas pelo método de *forward selection* são apresentadas (Var. Sel.), assim como a importância relativa (R^2 ajustado) e significância associada (p) dos componentes representados pelas matrizes X (VarAmb), W (Dist) e da variação compartilhada entre as variáveis das matrizes X e W (VarAmb + Dist) na variação da composição de espécies de peixes (dados de presença e ausência e abundância) Salin,

salinidade; OD, oxigênio dissolvido; Prof, profundidade; pH, potencial hidroeônico. Resultados em negrito indicam significância e a ausência de indicação de variável em Var. Sel. indicou que nenhuma variável foi selecionada pelo *forward selection*._____75

LISTA DE ANEXOS

Anexo I. Resultados das análises de componentes principais (ACP) aplicadas às amostras de todos os ambientes, e para os Sistemas Garça, Piri-piri e Catingosa, além do critério de Broken-Stick._____102

Anexo II. Autovetores das variáveis incluídas nas análises de componentes principais (ACP) aplicadas às amostras de todos os ambientes, e para os Sistemas Garça, Piri-piri e Catingosa._____103

Anexo III. Espécies de peixes recuperadas na coleção ictiológica do Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro (MNRJ), locais onde foram coletadas e vouchers._____104

APRESENTAÇÃO

Os ambientes aquáticos costeiros do Norte Fluminense compõem um mosaico de biodiversidade que vem sendo avaliada intensivamente nas últimas décadas (Rocha *et al.*, 2004; Di Dario *et al.*, 2013). Nessas áreas úmidas, historicamente sujeitas a períodos de estiagem e regulação hídrica (Oliveira, 2011) ainda são escassos os estudos que avaliaram o efeito da hidrologia na biota (Macedo-Soares *et al.*, 2010). A pesquisa que deu origem a esta dissertação iniciou-se em maio de 2010. Portanto, meu envolvimento com o tema é anterior ao período de meu ingresso no Programa de Pós-Graduação em Ciências Ambientais e Conservação, quando era bolsista de Iniciação Científica (PIBIC CNPq) e aluno dos cursos de Licenciatura e Bacharelado em Ciências Biológicas da UFRJ Macaé e Campus Fundão, respectivamente.

Esse estudo foi delineado de forma a avaliar a dinâmica de ambientes aquáticos de planícies costeiras influenciadas por um pulso de inundação aperiódico, com origem nos reservatórios de água doce representados pelas lagoas costeiras e pelas drenagens continentais que naturalmente ou artificialmente regulam o volume hídrico que drena em direção ao oceano. Os dados aqui apresentados somam mais de três anos de amostragens que além de variáveis físicas, químicas e peixes, contemplaram zooplâncton, macrófitas aquáticas e fitoplâncton, obtidas a partir do esforço de inúmeros estudantes e profissionais.

Esta dissertação está organizada em dois capítulos dependentes, de forma que a leitura do segundo capítulo deve ser antecedida da leitura do primeiro capítulo. O Capítulo 1 avalia o papel da conectividade hidrológica e da pluviosidade em regular a heterogeneidade ambiental de sistemas formados por lagoas costeiras e suas poças associadas. Neste capítulo, apresento uma proposta de que a pluviosidade pode funcionar como um forte preditor do estado de heterogeneidade em ambientes aquáticos em planícies costeiras destituídas de rios. O Capítulo 2 avalia a influência da distância geográfica e de variáveis físicas e químicas na composição das espécies de peixes em lagoas costeiras e suas poças, com proposições para os modelos de metacomunidades.

CAPÍTULO 1

A INFLUÊNCIA DA PLUVIOSIDADE NA HETEROGENEIDADE DE AMBIENTES AQUÁTICOS PERENES E TEMPORÁRIOS

INTRODUÇÃO

Conectividade hidrológica é definida como o transporte de água, matéria, energia e organismos dentro ou entre ecossistemas (Pringle, 2001). Em áreas inundáveis associadas a sistemas lóticos, a conectividade hidrológica entre biótopos aquáticos é gerada pelo extravasamento periódico dos rios durante seus pulsos anuais de inundação (Junk *et al.*, 1989). De acordo com os proponentes do conceito, o pulso de inundação é considerado a força condutora que controla o sistema de planície de inundação, sendo gerado pelas características geomorfológicas e hidrológicas da bacia hidrográfica e promovendo as trocas laterais entre o canal do rio e sua planície associada. Junk *et al.* (1989) consideraram a influência do pulso nos meios biótico (plantas, invertebrados e vertebrados) e abiótico (hidrologia e nutrientes) de sistemas amazônicos.

A importância do pulso de inundação na manutenção dos sistemas de planície tem sido estudada intensamente especialmente nas últimas duas décadas, tanto em sistemas tropicais (Hamilton & Lewis, 1990; Bozelli, 1992; Calheiros & Hamilton, 1998) quanto nos temperados (Tockner *et al.*, 1999; Miranda, 2005). Em ambas as regiões, as investigações contemplaram as variações das características químicas (oxigênio dissolvido, nutrientes, matéria orgânica, íons e clorofila *a*), físicas (conectividade e partículas em suspensão) e biológicas (zooplâncton e peixes) ao longo do ciclo hidrológico. Durante o pulso, os diversos ambientes aquáticos como a calha dos rios, canais secundários, lagoas e poças experimentam uma redução na heterogeneidade das variáveis físicas e químicas (*e.g.*, temperatura, nutrientes e clorofila *a*) pelo aumento de troca de massas de água. Dessa forma, o pulso de inundação é considerado uma força homogeneizadora do sistema (Thomaz *et al.*, 2007). Em sistemas não regulados por barramentos, a intensidade do pulso de inundação depende em grande parte da precipitação, que no caso dos sistemas lóticos reflete a dinâmica do ciclo hidrológico em uma ampla escala, envolvendo toda a bacia de drenagem. Em bacias hidrográficas complexas, formadas por rios de 6^a a 8^a ordem, por exemplo, a amplitude e a duração do pulso de inundação representam os processos que ocorrem em centenas ou milhares de km², como na bacia do Rio Amazonas (6.112.000 km²) e do Rio Paraguai (100.000 km²).

Por outro lado, em planícies costeiras destituídas de rios, a dinâmica hidrológica depende em maior grau da pluviosidade regional, sendo que a conectividade hidrológica

e a homogeneidade das características ambientais no sistema são promovidas pelo extravasamento desses ambientes lênticos em direção às áreas mais baixas do relevo. Este processo é responsável por formar e manter diversos ambientes aquáticos como poças permanentes e temporárias, que podem funcionar como reservatórios da diversidade regional (Macedo-Soares *et al.*, 2010).

Diferentemente das planícies de inundação associadas a rios de médio e grande porte, nas quais os pulsos são geralmente monomodais, de elevada amplitude e previsíveis, os pulsos de inundação em áreas úmidas de planícies costeiras são polimodais, de amplitude variável e imprevisíveis (Junk *et al.*, 2013). Nesses sistemas costeiros são essencialmente a pluviosidade, a ocorrência de canais de drenagem e a composição sedimentológica que determinam o tempo de residência da água e os processos de expansão e retração lateral em uma escala de poucos km . Nesse sentido, seria razoável esperar que a expansão de uma lagoa para a planície costeira provocada por elevados níveis pluviométricos poderia ser capaz de promover uma homogeneização ambiental no sistema que fosse comparável ao efeito do aumento do nível do rio e seu extravasamento em direção à planície de inundação (Fernandes *et al.*, 2009; Macedo-Soares *et al.*, 2010).

Em períodos de águas baixas, os ambientes permanecem isolados hidrologicamente e são mais heterogêneos, pois são submetidos a maior influência de fatores locais (ex: luminosidade, temperatura do ar, profundidade, área, vegetação do entorno), afetando as variáveis físicas e químicas durante alguns meses do ano (Camargo & Esteves, 1996; Thomaz *et al.*, 1997; Carvalho *et al.*, 2000). Essa heterogeneidade ambiental regride com o pulso de inundação (Thomaz *et al.*, 2007), sendo que atrasos na resposta da homogeneização tem sido reportados para sistemas em regiões secas ou influenciadas pela variação marcante na precipitação interanual (Gallardo *et al.*, 2012; Hudson *et al.*, 2012). Dessa forma, o uso do nível hidrológico do corpo d'água principal (o nível do rio, no caso de planícies de inundação) (Thomaz *et al.*, 2007) poderia não ser a variável mais apropriada para prever a dinâmica limnológica em planícies costeiras.

Recentemente, as áreas úmidas costeiras brasileiras foram tipificadas em aquelas (i) influenciadas por pulso de inundação previsível por maré, (ii) separadas do oceano com pouca flutuação do nível hidrológico, e (iii) separadas do oceano com nível

hidrológico flutuante (Junk *et al.*, 2013). A planície costeira do Norte Fluminense se caracteriza pela ocorrência de dezenas de lagoas que diferem em sua origem, orientação em relação ao oceano e conseqüentemente em suas características físicas e químicas (Caliman *et al.*, 2010). Na classificação de Junk *et al.* (2013), esses ambientes são categorizados no nível ii, separadas do oceano com pouca flutuação do nível hidrológico, como lagoas com diferentes níveis de salinidade. Nessa região, uma estreita e extensa faixa de areia protege duas dezenas de lagoas e onze tipos vegetacionais de restinga no Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba (PARNA Restinga de Jurubatiba). As lagoas do PARNA Restinga de Jurubatiba estão entre os ecossistemas lênticos brasileiros mais investigados (Farjalla *et al.*, 2002; Rocha *et al.*, 2004; Sanches *et al.*, 2011), porém ambientes aquáticos adjacentes como poças tem sido pouco contemplados nesses estudos (Macedo-Soares *et al.*, 2010; Araújo *et al.*, 2013).

O presente estudo teve como objetivo principal investigar o efeito da precipitação sobre a heterogeneidade ambiental em lagoas e ambientes aquáticos associados, sob o paradigma do pulso de inundação. A hipótese de trabalho a ser testada é que *assim como o nível do rio é determinante da dinâmica limnológica da planície de inundação, a pluviosidade é um forte preditor do estado de heterogeneidade em ambientes aquáticos lênticos perenes e temporários de planícies costeiras destituídas de rios*. Em caso afirmativo, o aumento da pluviosidade deve determinar uma maior homogeneidade das características físicas e químicas desses ambientes. Os índices pluviométricos diferenciados verificados para o Norte Fluminense nas duas últimas décadas possibilitaram a realização deste estudo. Segundo as previsões do IPCC (2013) para o Sudeste brasileiro, a região experimentará nas próximas décadas mudanças nos padrões de temperatura e precipitação, marcadas especialmente por aumentos nas ondas de calor e um déficit pluviométrico geral, além de períodos de maior pluviosidade concentrada em poucas semanas, em intervalos multianuais. Assim, o presente estudo pode contribuir para a predição de respostas aos cenários climáticos futuros, uma vez que as variáveis físicas e químicas devem interferir diretamente na biota desses ecossistemas.

MATERIAISE MÉTODOS

Área de Estudo

O PARNA Restinga de Jurubatiba compreende uma área de 148,6 km² no Norte Fluminense, estendendo-se pelos municípios de Quissamã, Carapebus e Macaé (Figura 1). Em maio de 2010, 18 ambientes compostos por três lagoas costeiras paralelamente orientadas em relação ao mar (*sensu* Caliman *et al.*, 2010) e 15 poças adjacentes foram selecionadas para a investigação que se estendeu até maio de 2013, sendo elas as lagoas Garça e seis poças, Piri-piri e cinco poças e Catingosa e quatro poças (Figura 1; Tabela 1).

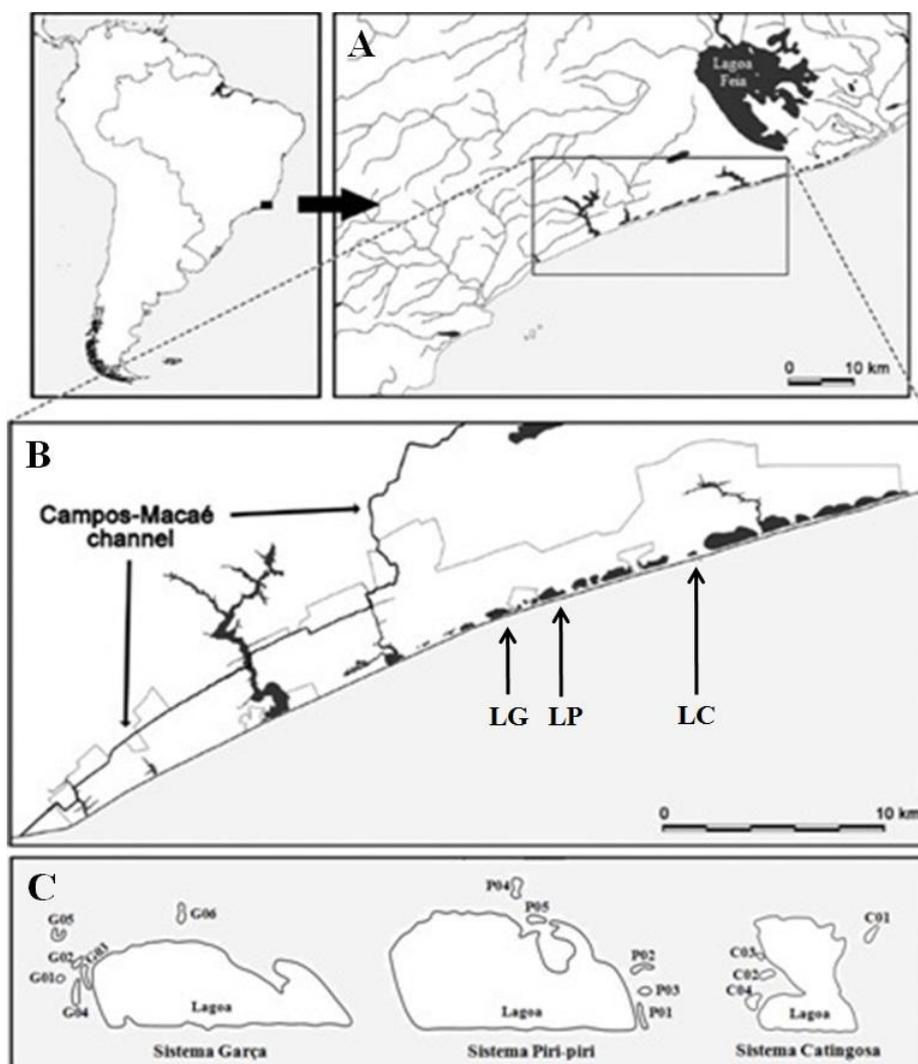


Figura 1. Representação esquemática do trecho de 40 km do Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba, Norte Fluminense (A e B), identificando os três sistemas (C) investigados entre maio de 2010 e maio de 2013, compostos pelas lagoas costeiras Garça (LG), Piri-piri (LP) e Catingosa (LC) (B) e suas poças adjacentes (C) (Modificado de Di Dario *et al.*, 2013).

As lagoas situam-se na linha da costa, enquanto as poças posicionadas lateralmente às lagoas são em geral rasas (< 50 cm), formadas por depressões do relevo, e aquelas posicionadas na porção do fundo das lagoas, opostas ao mar e no interior da restinga, são mais profundas (> 50 cm). A vegetação no entorno varia entre os ambientes estudados. Nas lagoas, a margem oposta ao mar apresenta o predomínio de gramíneas e a margem adjacente ao mar, areia grossa. A região do fundo da lagoa Catingosa possui dezenas de troncos de árvores de grande porte mortas. Nas poças, a vegetação do entorno é formada por gramíneas (P01, P03, G03, G04, C03 e C04), pequenos arbustos (P02, P05, G01, G02, G05 e C02) e vegetação arbórea que promove sombreamento (P04, G06 e C01) (ver Tabela 1 para identificar as poças pelas siglas).

Tabela 1. Relação dos ambientes contemplados no presente estudo, indicação de seus respectivos sistemas, localização geográfica, número de meses que permaneceram hidrologicamente conectados e indicação do ambiente ao qual estiveram conectados, além da frequência de reconexões hidrológicas estabelecidas entre maio de 2010 e maio de 2013. Não foi avaliada a conectividade para as lagoas.

Sistema	Ambiente	Sigla	Coordenada	Conectividade	Conec. ao Ambiente	Reconexão
Garça	Lagoa Garça	LG	22°12'48.6"S/41°29'27.0"W			
Garça	Poça Garça 01	G01	22°12'51.4"S/41°29'53.8"W	0		0
Garça	Poça Garça 02	G02	22°12'50.7"S/41°29'53.7"W	1	G03 e G04	0
Garça	Poça Garça 03	G03	22°12'50.7"S/41°29'52.6"W	1	G02 e G04	0
Garça	Poça Garça 04	G04	22°12'51.2"S/41°29'52.5"W	2	G02 e G03	0
Garça	Poça Garça 05	G05	22°12'05.35"S/41°29'56.7"W	0		0
Garça	Poça Garça 06	G06	22°12'27.8"S/41°29'11.9"W	17	LG	4
Piri-piri	Lagoa Piri-piri	LP	22°12'20.3"S/41°27'57.4"W			
Piri-piri	Poça Piri-piri 01	P01	22°12'10.9"S/41°27'27.1"W	14	LP	4
Piri-piri	Poça Piri-piri 02	P02	22°12'00.4"S/41°27'36.6"W	1	LP	0
Piri-piri	Poça Piri-piri 03	P03	22°12'02.6"S/41°27'34.3"W	0		0
Piri-piri	Poça Piri-piri 04	P04	22°11'54.3"S/41°27'51.0"W	26	P05 e LP	3
Piri-piri	Poça Piri-piri 05	P05	22°12'00.1"S/41°27'57.0"W	16	LP	3
Catingosa	Lagoa Catingosa	LC	22°12'51.0"S/41°29'34.0"W			
Catingosa	Poça Catingosa 01	C01	22°10'52.0"S/41°23'40.8"W	23	LC	5
Catingosa	Poça Catingosa 02	C02	22°11'06.6"S/41°24'00.3"W	0		0
Catingosa	Poça Catingosa 03	C03	22°11'03.6"S/41°24'01.8"W	17	LC	5
Catingosa	Poça Catingosa 04	C04	22°11'12.3"S/41°24'01.4"W	0		0

O PARNA Restinga de Jurubatiba está situado em uma planície costeira, sendo a topografia e a composição sedimentar da região bastante heterogêneas. Para este estudo, o conjunto formado por uma lagoa costeira e suas poças adjacentes foi considerado um sistema (Tabela 1). A distância linear entre os ambientes foi calculada a partir de imagens de satélite, obtidas através do aplicativo “Google Earth”. Neste aplicativo, foi medida a menor distância entre dois ambientes. Apesar da distância entre os ambientes

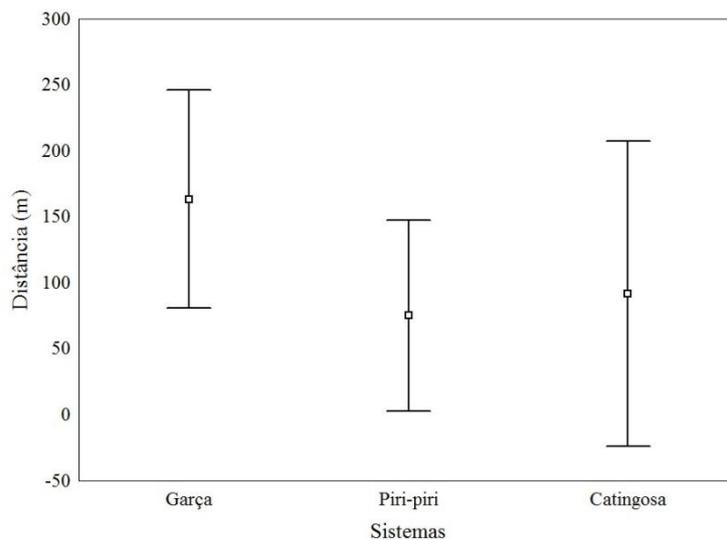


Figura 2. Distância mínima linear (média±desvio padrão) entre as poças e as lagoas do PARNA Restinga de Jurubatiba, Norte Fluminense, investigados entre maio de 2010 e maio de 2013.

Regime Pluviométrico

A região Norte Fluminense é caracterizada por um clima quente e úmido, com temperatura média anual de 26 °C (Macedo-Soares *et al.*, 2010). De acordo com os registros pluviométricos na região, as duas últimas décadas foram marcadas por uma diferença marcante na intensidade da precipitação (Figura 3). A década de 1990 foi caracterizada por um regime regular de chuvas, tendendo a fracos incrementos do acúmulo anual da pluviosidade, que culminaram com uma redução drástica dos índices de pluviosidade a partir de 1999. A década de 2000, por outro lado, foi marcada por um regime de chuvas unimodal intenso. No início e final dessa década o valor mínimo acumulado de chuva anual foi de 580 mm, enquanto em 2005 os valores foram 2,7 vezes maiores, alcançando os 1580 mm.

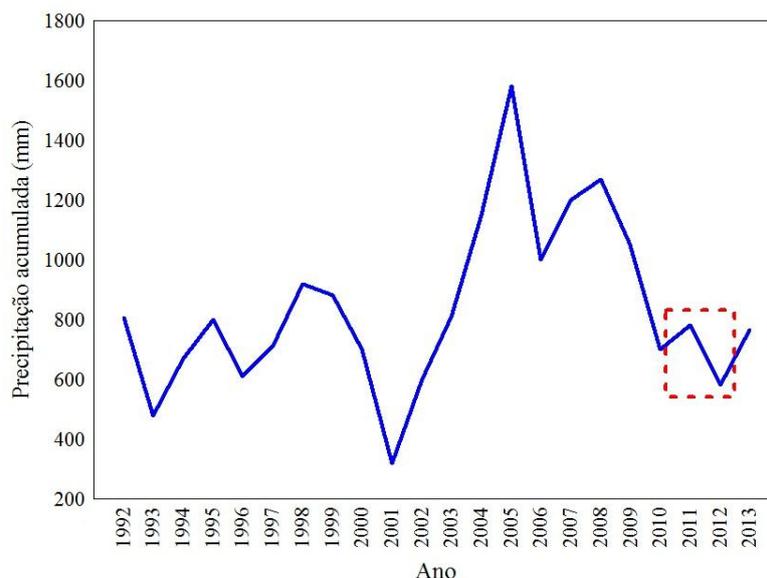


Figura 3. Variação da pluviosidade anual acumulada das últimas duas décadas na região Norte Fluminense. A área em vermelho representa o período em que foram realizadas as amostragens do presente estudo (maio de 2010 a maio de 2013). (Fonte: INMET estação de Campos dos Goytazes, RJ).

O presente estudo iniciou-se após uma relativa estabilização dos índices pluviométricos, que foram elevados entre 2003 e 2008. A variação do acumulado anual de precipitação a partir de 2010 se assemelhou àquela verificada na década de 1990. No primeiro ano de amostragem, o acumulado da precipitação foi superior a 650 mm, enquanto que a partir de março de 2011 uma redução drástica das chuvas foi verificada.

Amostragens

Uma caracterização descritiva da granulometria de cada ambiente foi efetuada a partir de uma única amostra de sedimento com 30 cm de profundidade realizada em novembro de 2012, com auxílio de um tubo de acrílico para amostrador Kajac, com dimensões de 80 x 72 mm. Esta amostra foi dividida em três frações (superfície, meio e fundo), cada uma de 10 cm. A granulometria do sedimento foi determinada com o uso de cinco peneiras de diferentes diâmetros (2; 1; 0,5; 0,125 e 0,063 mm), depois de cada fração ser submetida à centrifugação com rotação de 1000 rpm por quinze minutos. Quando a amostra do sedimento possuía material compactado, o sedimento era lavado em uma peneira de 0,063 mm e o material resultante foi seco e pesado, enquanto o

material retido na malha foi seco e levado para centrifugação. Após a agitação, o conteúdo de cada peneira foi pesado e a partir dos valores obtidos foi calculada frequência relativa de cada tipo de grão (areia grossa, areia média, areia fina, silte e argila) no sedimento de cada ambiente seguindo o método de Suguio (1973).

O monitoramento dos fatores físicos e químicos em cada ambiente ocorreu mensalmente. Em campo, foram registrados os valores de salinidade, temperatura da água ($^{\circ}\text{C}$) e oxigênio dissolvido (mg.L^{-1}), com a utilização do Termistor YSI Yellow Spring Modelo YSI85. Amostras de água de cada ambiente foram coletadas e conduzidas para o Laboratório Integrado de Ecologia Aquática do NUPEM-UFRJ, onde foram determinados os valores de pH, carbono orgânico dissolvido (COD) (mg.L^{-1}), e clorofila *a* ($\mu\text{g.L}^{-1}$) pelo método de Nusch & Palmer (1975). Trimestralmente as concentrações de nitrogênio ($\mu\text{g.L}^{-1}$) e fósforo total ($\mu\text{g.L}^{-1}$) foram determinadas para as amostras de água. O perfil de profundidade de cada poça foi determinado pelo registro de medidas equidistantes da profundidade da água ao longo do maior eixo do ambiente, a cada dois metros em média, com a utilização de um bastão graduado (cm). Esta metodologia não foi empregada nas lagoas, devido a a profundidade destas na porção central. Estimou-se que as lagoas apresentaram na primeira campanha 1,5 m de profundidade em média, e nas demais campanhas este valor foi corrigido de acordo com a variação da profundidade da poça mais próxima a elas. Assim, quando a profundidade da poça foi reduzida em 10 cm, a profundidade da lagoa foi estimada em 1,4 m. Apesar de questionável, a adoção deste critério é justificada pelo fato da profundidade da água poder assumir grande importância nas análises. A partir de maio de 2012 passou-se a realizar medições da profundidade do lençol freático. Esta medição foi realizada em canos de PVC inseridos a 1 m de profundidade no solo adjacente aos ambientes. Em alguns locais, um único cano serviu para determinar a profundidade do lençol freático de um conjunto próximo de ambientes. A medição foi realizada com uma vara graduada inserida mensalmente nos canos e teve como objetivo avaliar a variação temporal no nível do lençol freático em nível de sistema.

Os dados de pluviosidade diária empregados nas análises foram obtidos através do Instituto Nacional de Meteorologia para o município de Campos dos Goytacazes, RJ (INMET, 2008), na estação meteorológica geograficamente mais próxima da área de estudo.

Análise dos dados

As amostragens mensais referentes à caracterização limnológica das lagoas costeiras e poças associadas entre maio de 2010 e maio de 2013 resultaram num conjunto de dados de 37 coletas em 18 ambientes. Com a finalidade de caracterizar cada ambiente, a composição granulométrica do sedimento, a extensão do hidroperíodo (número de meses no trimestre nos quais o ambiente apresentava água, i.e. não estava dessecado) e a variação mensal das variáveis físicas e químicas foram apresentadas de forma descritiva. A partir do conjunto de dados originais das variáveis físicas e químicas, foram calculados seus valores médios para cada trimestre, exceto para a primeira coleta, em maio de 2010. Este procedimento foi adotado em função da elevada frequência de dessecações registrados em algumas poças, o que resultou em uma matriz com ausência de muitas observações. Dessa forma, todas as análises subsequentes foram realizadas considerando uma matriz formada pelos valores médios de cada variável em cada ambiente, nos trimestres denominados de Maio (coletas em março, abril e maio), Agosto (coletas em junho, julho e agosto), Novembro (coletas em setembro, outubro e novembro) e Fevereiro (coletas em dezembro, janeiro e fevereiro).

A partir da matriz geral que expressou o valor médio de cada variável física e química no trimestre, foram elaboradas matrizes dos ambientes para cada um dos três sistemas (Garça, Piri-piri e Catingosa), dos três biótopos (Lagoa; Poça perene, que foram aquelas que não secaram entre maio de 2010 e maio de 2013; e Poça temporária, que foram aquelas que secaram em pelo menos um mês entre maio de 2010 e maio de 2013), e para duas fases hidrológicas (Antes, entre maio de 2010 e fevereiro de 2011; e Depois, entre maio de 2011 e maio de 2013). Estas duas últimas categorizações das amostras tiveram por objetivo verificar um possível efeito do hidroperíodo sobre a dinâmica limnológica, considerando que a partir de março de 2011 iniciou-se um processo frequente de dessecação de parte das poças que foram reabastecidas em períodos de precipitação mais intensa, porém a grande maioria não restabeleceu mais a conectividade com os ambientes adjacentes.

Uma análise de componentes principais (ACP) foi aplicada sobre a matriz das variáveis físicas e químicas, exceto a profundidade, com o objetivo de identificar as variáveis ambientais responsáveis pela maior variabilidade das amostras e ordená-las em função de sua similaridade limnológica. Com exceção dos valores de pH, todas as

demais variáveis foram logaritmizadas [$\text{Log}_{10}(X+1)$]. Este procedimento foi realizado para a matriz geral (Total) e para cada um dos três sistemas (Garça, Piri-piri e Catingosa). Uma característica da ACP é capturar a heterogeneidade das variáveis físicas e químicas das amostras em seus eixos e expressá-la pelos valores dos seus escores. A amplitude dos escores das amostras no primeiro eixo da ACP (ACP 1) foi considerada uma medida de heterogeneidade entre as localidades no tempo. Assim, assumiu-se que uma elevada amplitude para as amostras de um dado trimestre indicaria que essas foram dissimilares em relação às características físicas e químicas nesse tempo. A matriz de amplitude trimestral dos escores de ACP 1 foi randomizada e uma análise de variância unifatorial (One way ANOVA) foi aplicada tanto na matriz dos dados originais quanto naquela gerada pelas randomizações, considerando a intensidade da pluviosidade acumulada como a variável independente (dois níveis; pluviosidade <250 mm e >250 mm). A significância da estatística F (teste de Fisher) gerada pela ANOVA foi determinada pelo método de Monte Carlo, a partir de 5000 randomizações. Assumiu-se que a pluviosidade exerce influência sobre o nível de heterogeneidade ambiental sempre que a probabilidade de se encontrar uma estatística F para os dados randomizados com valor igual ou superior que aquela calculada para os dados originais foi inferior a 5%.

Foram aplicados testes para verificar um possível efeito dos Sistemas (teste de Kruskal-Wallis), Biótopos (teste de Kruskal-Wallis) e Fases (teste de Mann-Whitney) sobre os escores dos dois primeiros eixos da ACP, que sumarizaram as variáveis físicas e químicas nos 13 trimestres nos 18 ambientes. Este procedimento foi repetido para as ACPs aplicadas a cada sistema sendo que nessas apenas o efeito dos Biótopos e Fases foi testado. Sempre que esses testes detectaram um efeito significativo dos fatores, foram realizados testes Pós-hoc com o objetivo de identificar quais dos pares de grupos diferiam dentro do seu respectivo agrupamento. Os testes não paramétricos foram empregados após a constatação de ausência de normalidade nos dados e homogeneidade de variâncias, mesmo após a realização de transformações [$\text{Log}_{10}(X+1)$].

A ACP foi calculada no programa PC-Ord versão 4.1 (McCune & Mefford, 1999) e as ANOVAs e o teste de Monte Carlo foi realizados com o aplicativo *Poptools*[®] (Hood, 2011) instalado na planilha eletrônica Excel. Os testes e comparação dos escores dos eixos da ACP foram realizados com o auxílio do programa Statistica (Statsoft, 2007). O nível de significância adotado em todos os testes foi $p \leq 0,05$.

RESULTADOS

Em geral, as poças rasas (profundidade abaixo de 50 cm na maior parte do tempo) apresentaram uma grande heterogeneidade nos sedimentos superficiais. A quantidade da fração de silte e argila variou entre as poças, algumas com maior (G04, P02, C02 e C03) e outras com menor proporção deste tipo de sedimento (G03, P01, P05 e C01). Uma maior proporção de areia grossa foi observada em todas essas poças em relação às outras frações. As poças mais profundas apresentaram sedimentos superficiais variados, como poças com maiores concentrações de silte e argila (G01 e C04) e poças que não tiveram valores expressivos de silte e argila (G06, P04 e C01) (Figura 4A). Para as frações média e do fundo, as proporções da granulometria também diferiram entre as poças, com uma redução nas proporções de silte e argila (G01, G03, G04, P01, P02, P03, C03 e C04), enquanto que para outras poças (G06, P04, C01 e C02) não houve variação entre as frações (Figura 4B, C).

As lagoas, mais profundas que as poças, variaram em relação à composição do sedimento entre as regiões. Em relação ao conteúdo de silte e argila, a lagoa Catingosa apresentou um predomínio desses componentes no fundo em comparação à barra, enquanto as lagoas Garça e Piri-piri apresentaram maior proporção desses na barra. Entretanto, os 30 cm superficiais do sedimento de todas as lagoas apresentaram maior proporção de areia grossa e média do que silte e argila, independentemente da região (Figura 2). Quando avaliado o valor total de cada fração do sedimento para todas as lagoas e suas respectivas poças, o Sistema Catingosa apresentou maiores proporções de silte e argila (47 %) em comparação às outras lagoas e suas poças. Para areia média e fina, a lagoa Garça e suas poças foram os ambientes que obtiveram as maiores proporções (36 %), seguido da lagoa Piri-piri e suas poças (35 %). Para as proporções de areia grossa, lagoas e poças apresentaram valores relativamente similares (≈ 32 %). Desta forma, o conjunto formado pelas lagoas Garça e Piri-piri e suas poças são caracterizados por uma maior proporção de grãos minerais com maior tamanho em relação àqueles verificados na lagoa Catingosa e suas poças adjacentes.

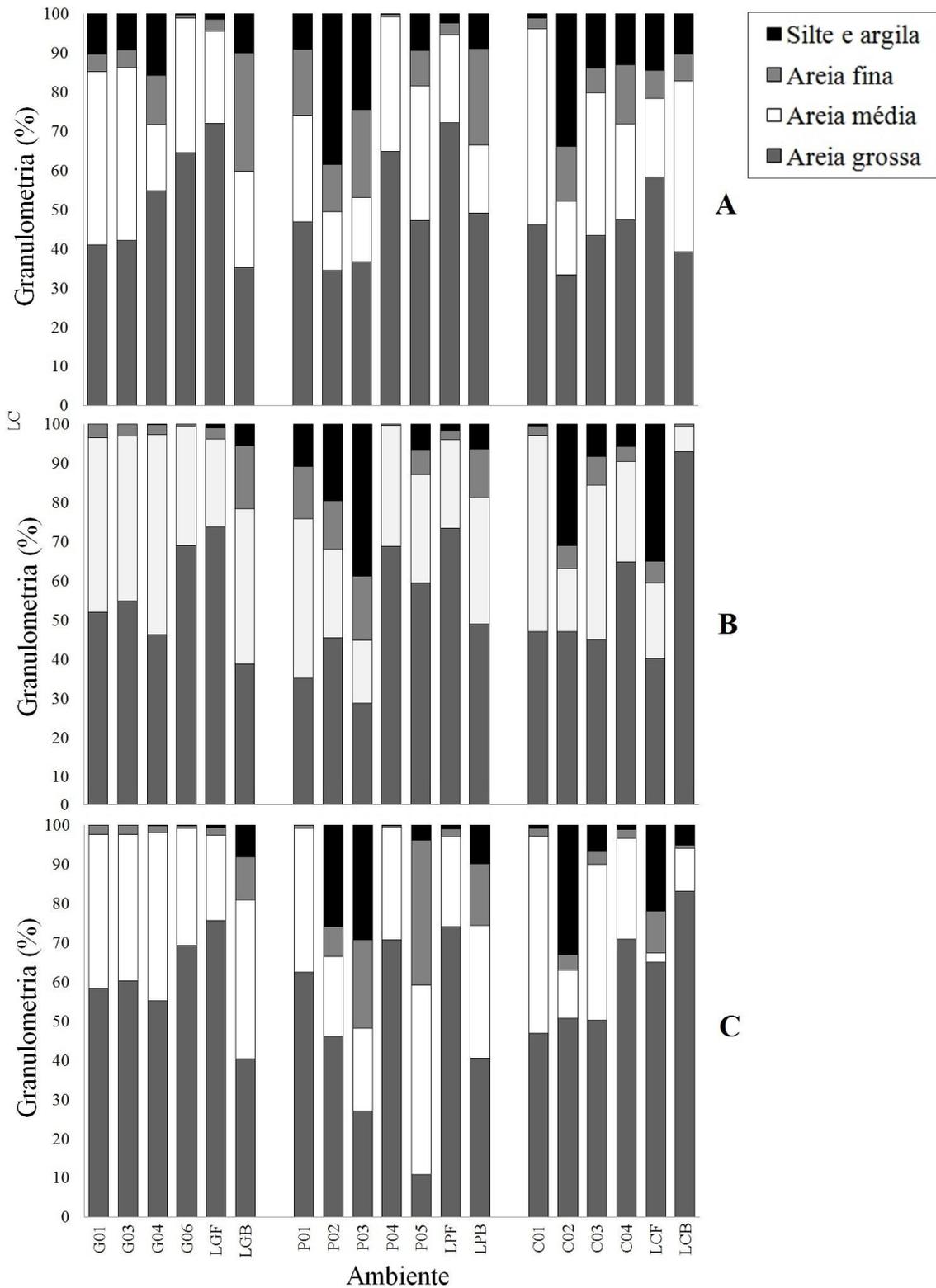


Figura 4. Composição granulométrica do sedimento na porção superficial (0 a 10 cm) (A), média (10 a 20 cm) (B) e inferior (20 a 30 cm) (C) nos ambientes estudados no PARNA Restinga de Jurubatiba, Forte Fluminense, entre maio de 2010 e maio de 2013. As letras F e B indicam, respectivamente as regiões do fundo e da barra arenosa das lagoas. Verificar a Tabela 1 e Figura 1 para identificar os ambientes.

Durante o período do estudo, o acumulado mensal médio da pluviosidade na região de Campos dos Goytacazes/RJ, foi $68,39 \pm 68,74$ mm. Os valores similares entre a medida de tendência central e de dispersão evidenciam a intensa variação na pluviosidade, de 301,00 mm em março de 2011 a 0,4 mm em março de 2013. A partir da pluviosidade mensal máxima em março de 2011, foi verificada uma queda gradual da intensidade máxima da pluviosidade acumulada mensalmente (Figura 5).

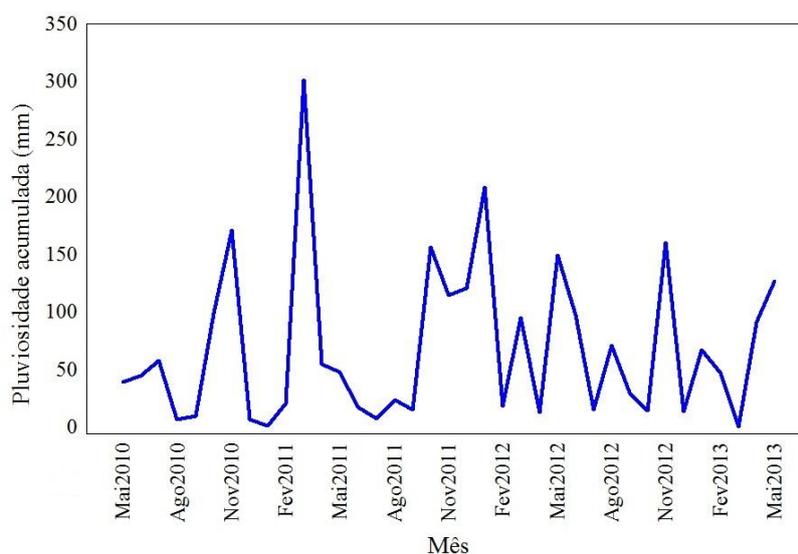


Figura 5. Variação da pluviosidade mensal acumulada na planície costeira do Norte Fluminense no período do estudo (Fonte: INMET estação de Campos dos Goytazes, RJ).

Uma tendência temporal de queda dos índices pluviométricos determinou uma redução geral da área das lagoas costeiras e poças associadas sendo que, para algumas dessas últimas, o dessecamento foi registrado em pelo menos uma amostragem (P01, P02, P03, P05, G02, G03, G04, G05, C02 e C03), enquanto outras foram perenes (G01, G06, P04 e C01) (Figura 6). Dessa forma, as poças variaram na extensão do hidroperíodo, aqui definido como uma medida relativa do tempo em que cada ambiente permaneceu com água. Dos 37 meses investigados, P02 permaneceu apenas por dois meses consecutivos dessecada, enquanto G05 permaneceu por até 14 meses consecutivos dessecada (Figura 7).

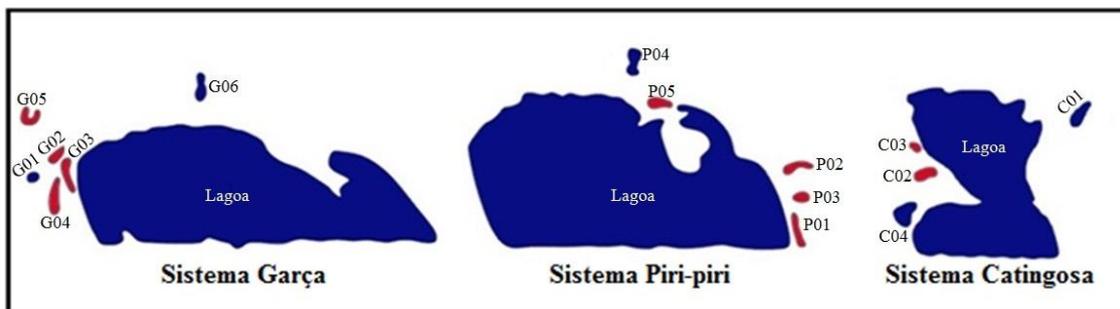


Figura 6. Classificação dos 18 ambientes investigados nos sistemas Garça, Piri-piri e Catingosa em relação à duração do hidroperíodo. Cores azul e vermelha identificam respectivamente os ambientes que não dessecaram e aqueles que dessecaram pelo menos um mês entre maio de 2010 e maio de 2013.

Uma alteração marcante no hidroperíodo ocorreu a partir do quarto trimestre, quando 60 % das poças secaram em pelo menos um mês (Figura 7). Somente com o pico de chuvas, em março de 2011, houve o restabelecimento do hidroperíodo para todas as poças, exceto a G05, tendo sido rara a ocorrência de reestabelecimento da conectividade com os ambientes adjacentes (Tabela 1). A partir março de 2011, a frequência de dessecaamentos se tornou mais acentuada. Assim, a quarta coleta marcou o final de uma fase influenciada pela pluviosidade que foi elevada por mais de cinco anos. A partir de março de 2011 o hidroperíodo das poças passou a responder à forte variação na pluviosidade, sendo frequentes os dessecaamentos e restabelecimentos do ambiente aquático.

Dessa forma, o período contemplado pelo presente estudo foi dividido em duas fases: a primeira, entre maio de 2010 e fevereiro de 2011, denominada de *Antes*, que se assumiu responder à intensa pluviosidade da década de 2000; e a segunda, entre março de 2011 e maio de 2013, denominada de *Depois*, iniciada com o primeiro forte dessecaamento, na qual a dinâmica hidrológica das poças passou a responder à pluviosidade irregular (Figura 7).

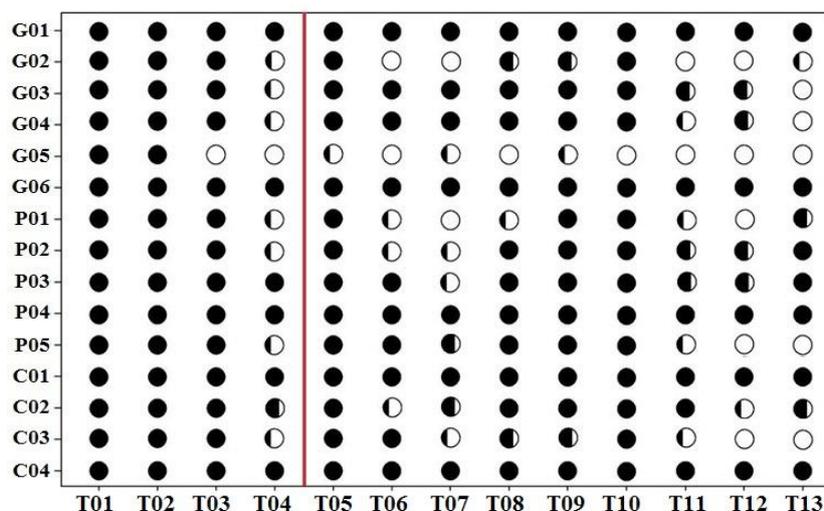


Figura 7. Variação do hidroperíodo nas 15 poças contempladas pelo presente estudo, entre maio de 2010 e maio de 2013. Os círculos representam o hidroperíodo do trimestre: aqueles completamente preenchidos indicam ausência de dessecamento, círculos com 2/3 preenchidos indicam dessecamento em um dos meses, círculos com 1/3 preenchido indicam dessecamento em dois meses e círculos vazios indicam dessecamento em todo o trimestre. Linha vermelha separa as amostragens em duas fases, Antes (entre T01 e T04) e Depois (entre T05 e T13), que caracterizam respectivamente o período antes e após o primeiro forte dessecamento de poças ocorrido em fevereiro de 2011.

De maneira geral, as características físicas e químicas variaram no tempo. A salinidade foi uma das características que apresentou as maiores diferenças entre os ambientes, sendo que em alguns deles, como todas as lagoas e algumas poças próximas (C02 e C04), foi verificado um incremento no tempo. Nas lagoas, a salinidade média variou de 8,61 no primeiro trimestre a 30,10 décimo terceiro trimestre. Poças mais distantes das lagoas, como P04, G01, G02, G05, G06 e C01 apresentaram salinidade praticamente nula (Figura 8).

A temperatura da água, por outro lado, apresentou um padrão similar entre os ambientes, que responderam à sazonalidade climática independente da profundidade (Figura 9). Em relação ao oxigênio dissolvido, os ambientes em geral apresentaram elevada oxigenação, com destaque para a poça temporária P01, que no décimo primeiro trimestre apresentou o valor de 19,32 mg.L⁻¹. A variação mais marcante nos teores de oxigênio dissolvido foi de poças perenes e distantes das lagoas (G06, P04 e C01), com valores relativamente constantes e indicadores de hipóxia (Figura 10). Essas poças foram aquelas que apresentaram os valores mais baixos do pH (<5), contrastando com as três lagoas, que apresentaram valores acima de 7,5 e de P01 com valor de 10,1 na décima primeira coleta (Figura 11).

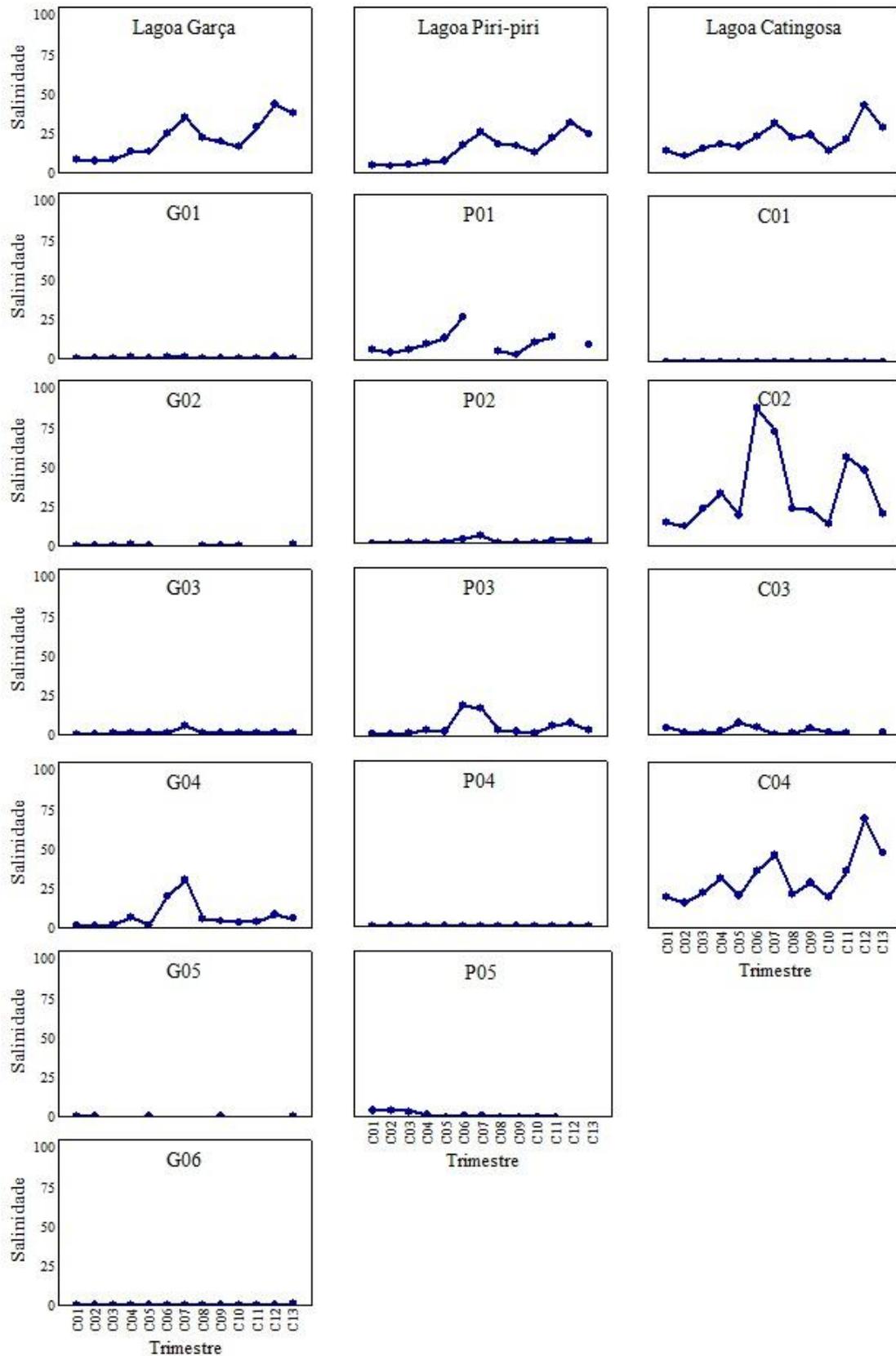


Figura 8. Variação média temporal da salinidade nos ambientes dos três sistemas do PARNA Restinga de Jurubatiba, Norte Fluminense, avaliados entre maio de 2010 a maio de 2013. A ausência de pontos significa que o ambiente estava seco nos três meses correspondentes ao trimestre.

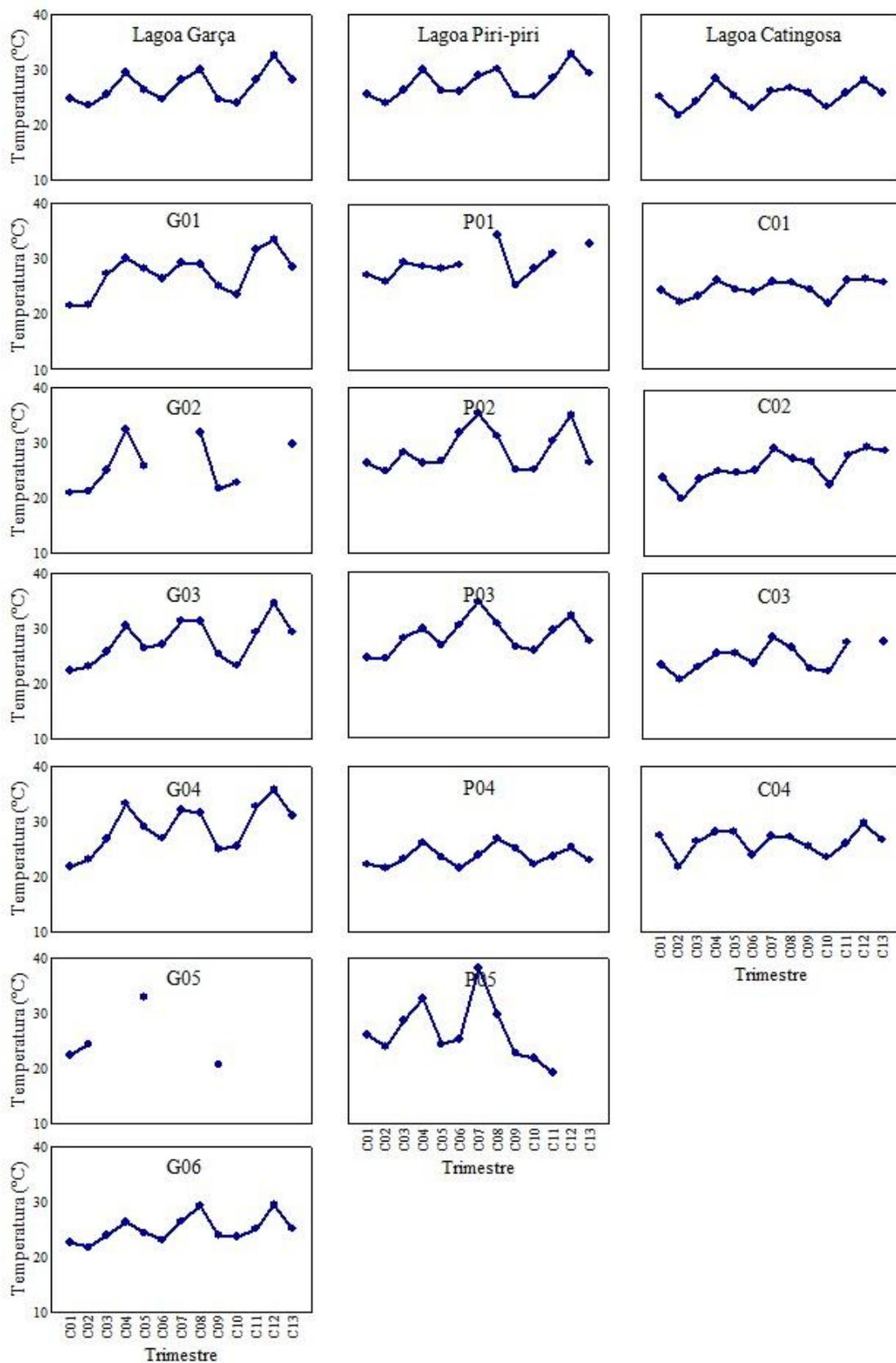


Figura 9. Variação média temporal da temperatura da água nos ambientes dos três sistemas do PARNA Restinga de Jurubatiba, Norte Fluminense, avaliados entre os meses de maio de 2010 a maio de 2013. A ausência de pontos significa que o ambiente estava seco nos três meses correspondentes ao trimestre.

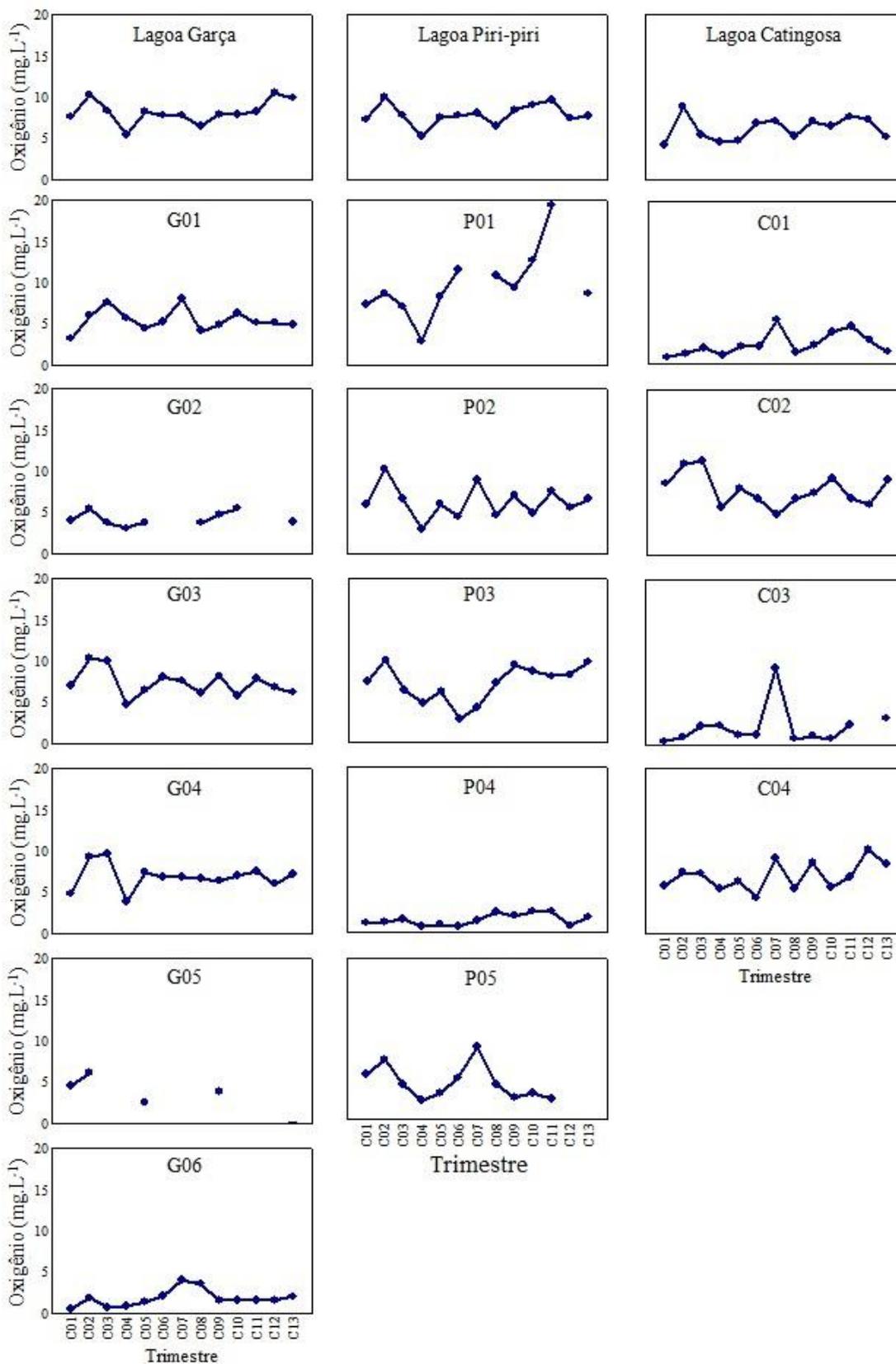


Figura 10. Variação média temporal do oxigênio dissolvido nos ambientes dos três sistemas do PARNA Restinga de Jurubatiba, Norte Fluminense, avaliados entre os meses de maio de 2010 a maio de 2013. A ausência de pontos significa que o ambiente estava seco nos três meses correspondentes ao trimestre.

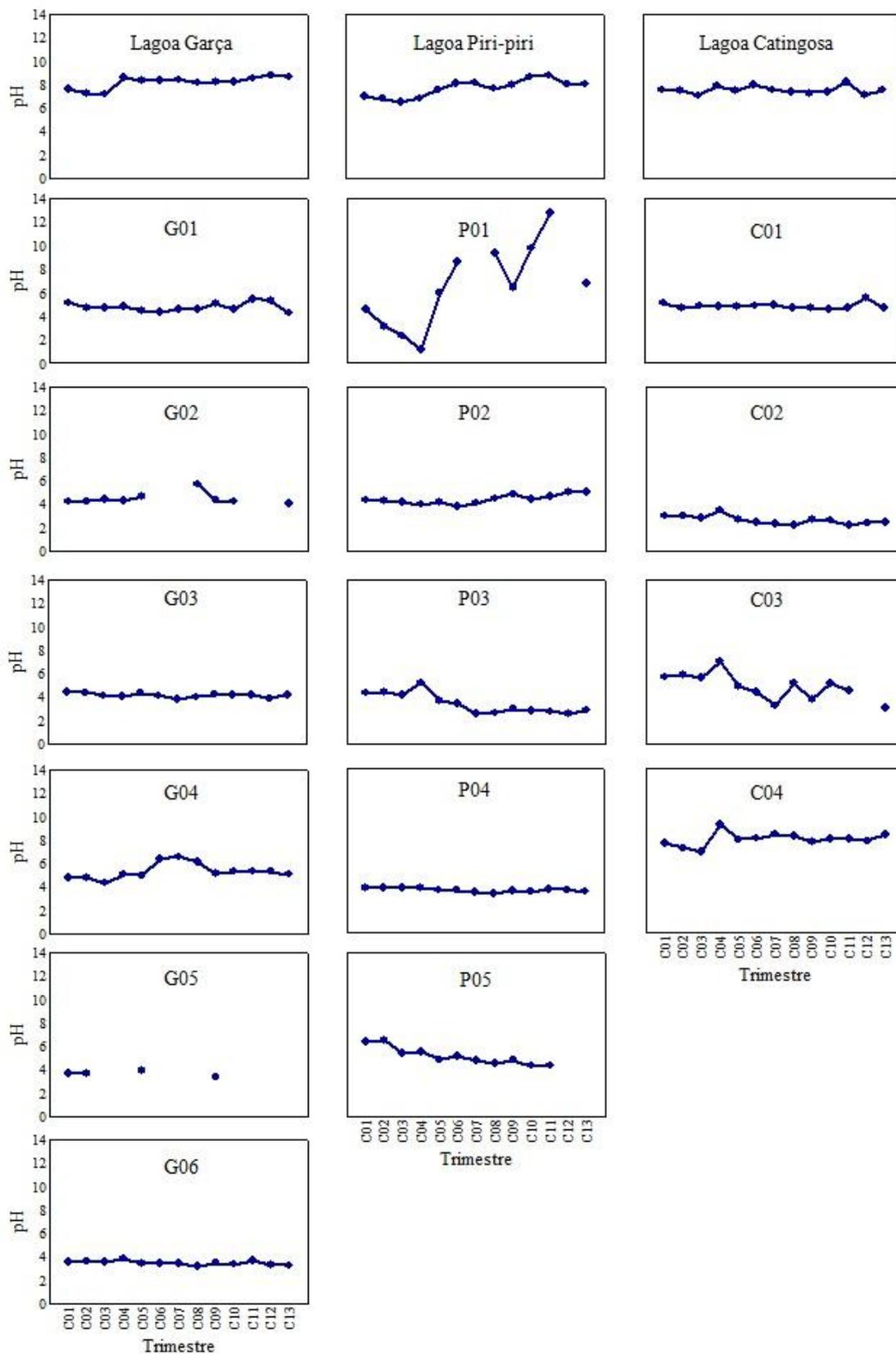


Figura 11. Variação média temporal do pH nos ambientes dos três sistemas do PARNA Restinga de Jurubatiba, Norte Fluminense, avaliados entre os meses de maio de 2010 a maio de 2013. A ausência de pontos significa que o ambiente estava seco nos três meses correspondentes ao trimestre.

As concentrações de carbono orgânico dissolvido variaram de forma intensa entre os ambientes, sendo que fracos incrementos temporais ocorreram nas lagoas. Dentre essas, a lagoa Catingosa foi a que apresentou os maiores valores e incrementos no COD. Poças foram os ambientes que apresentaram tanto as menores quanto as maiores concentrações de COD, como os 2,42 mg.L⁻¹ na poça P03 no primeiro trimestre e os 402,9 mg.L⁻¹ na poça C03 no quarto trimestre (Figura 12). A poça C02, próxima a C03, foi a única a apresentar valores expressivos de nitrogênio total com uma concentração de 99,02 µg.L⁻¹ no sexto trimestre, sendo esse valor oito vezes superior ao segundo maior valor, no trimestre seguinte. Em poças temporárias associadas à lagoa Piri-piri (P02 e P03), as concentrações de nitrogênio total estiveram abaixo dos níveis detectáveis (Figura 13). Da mesma forma que o COD, as concentrações de fósforo total apresentaram os valores relativamente mais elevados se comparados às lagoas Garça e Piri-piri. As poças foram muito heterogêneas em relação à concentração deste nutriente. Em geral, as poças temporárias foram aquelas nas quais as concentrações de fósforo total mais oscilaram temporalmente enquanto as poças permanentes, com exceção de C04, foram as mais estáveis e com baixos valores. A maior concentração deste nutriente, 1041,2 µg.L⁻¹, foi detectada na poça C02 da lagoa Catingosa, que apresentou as maiores concentrações de nitrogênio total. Assim como foi registrado para o nitrogênio total, em diversas localidades as concentrações de fósforo total estiveram abaixo dos níveis detectáveis (LG, G05, G06, P02, P03, C01, C02 e C03) (Figura 14).

As concentrações de clorofila *a* variaram diferentemente nos ambientes, em especial com baixos valores nas poças permanentes e distantes das lagoas (< 51 µg.L⁻¹ G01, G06, P04 e C01) diferindo de um pico verificado em P02 de 583,2 µg.L⁻¹. Apesar dos baixos valores nas lagoas, essas apresentaram uma variação temporal similar com aumentos restritos ao sexto trimestre. Na Catingosa, as concentrações de clorofila *a* foram até 4,4 vezes maiores que aquelas encontradas nas outras duas lagoas (Figura 15). Em relação à profundidade, as lagoas foram os ambientes mais profundos (>130 cm), seguidas por poças perenes (G01, G06, P04 e C04) com valores mínimos similares e superiores a 45 cm. Excetuando esses ambientes, a profundidade da água em média foi de 31,2 cm. As poças dos sistemas Garça e Piri-piri foram aquelas que experimentaram reduções graduais na profundidade (Figura 16).

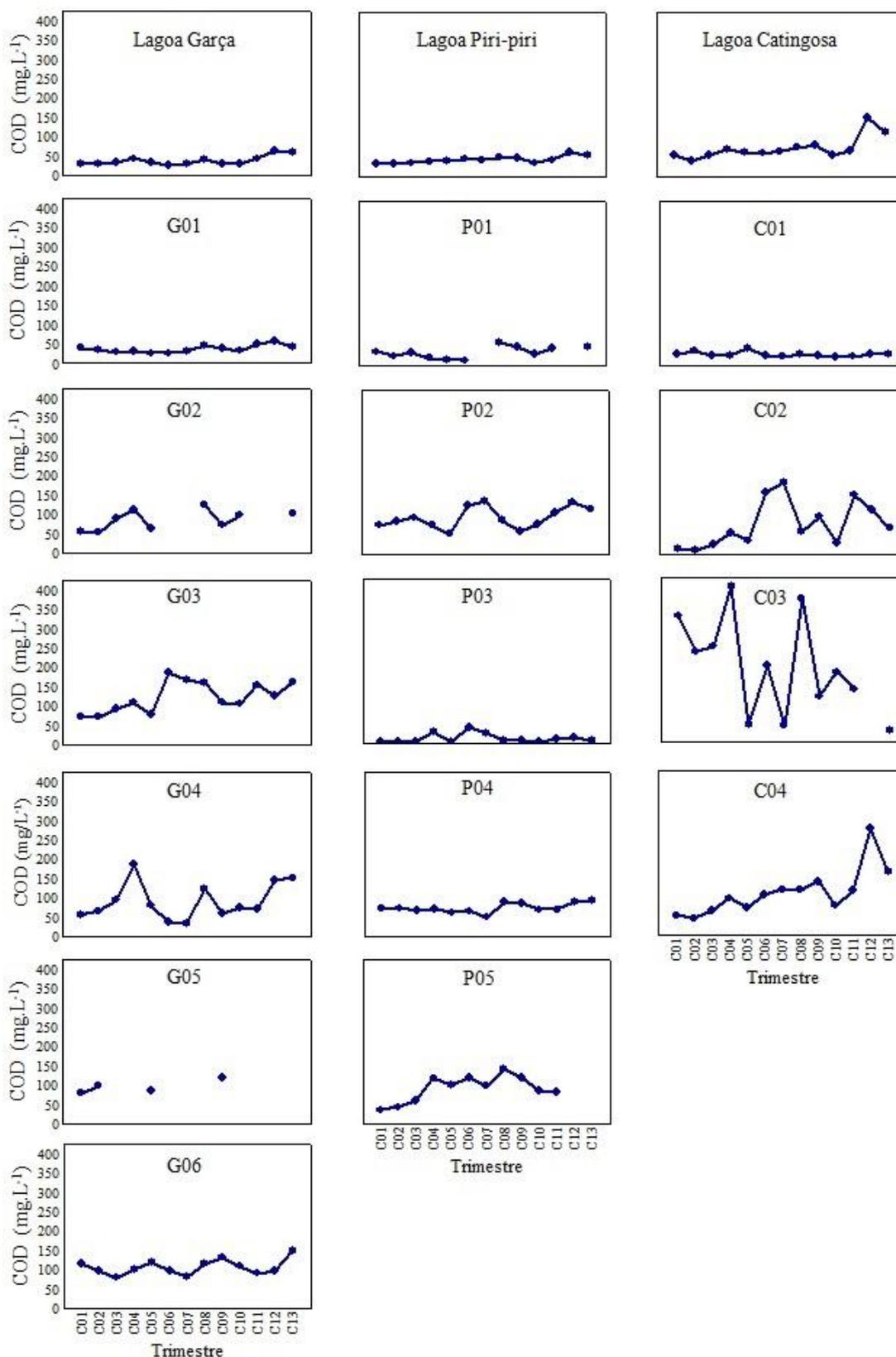


Figura 12. Variação média temporal do carbono orgânico dissolvido (COD) nos ambientes dos três sistemas do PARNA Restinga de Jurubatiba, Norte Fluminense, avaliados entre os meses de maio de 2010 a maio de 2013. A ausência de pontos significa que o ambiente estava seco nos três meses correspondentes ao trimestre.

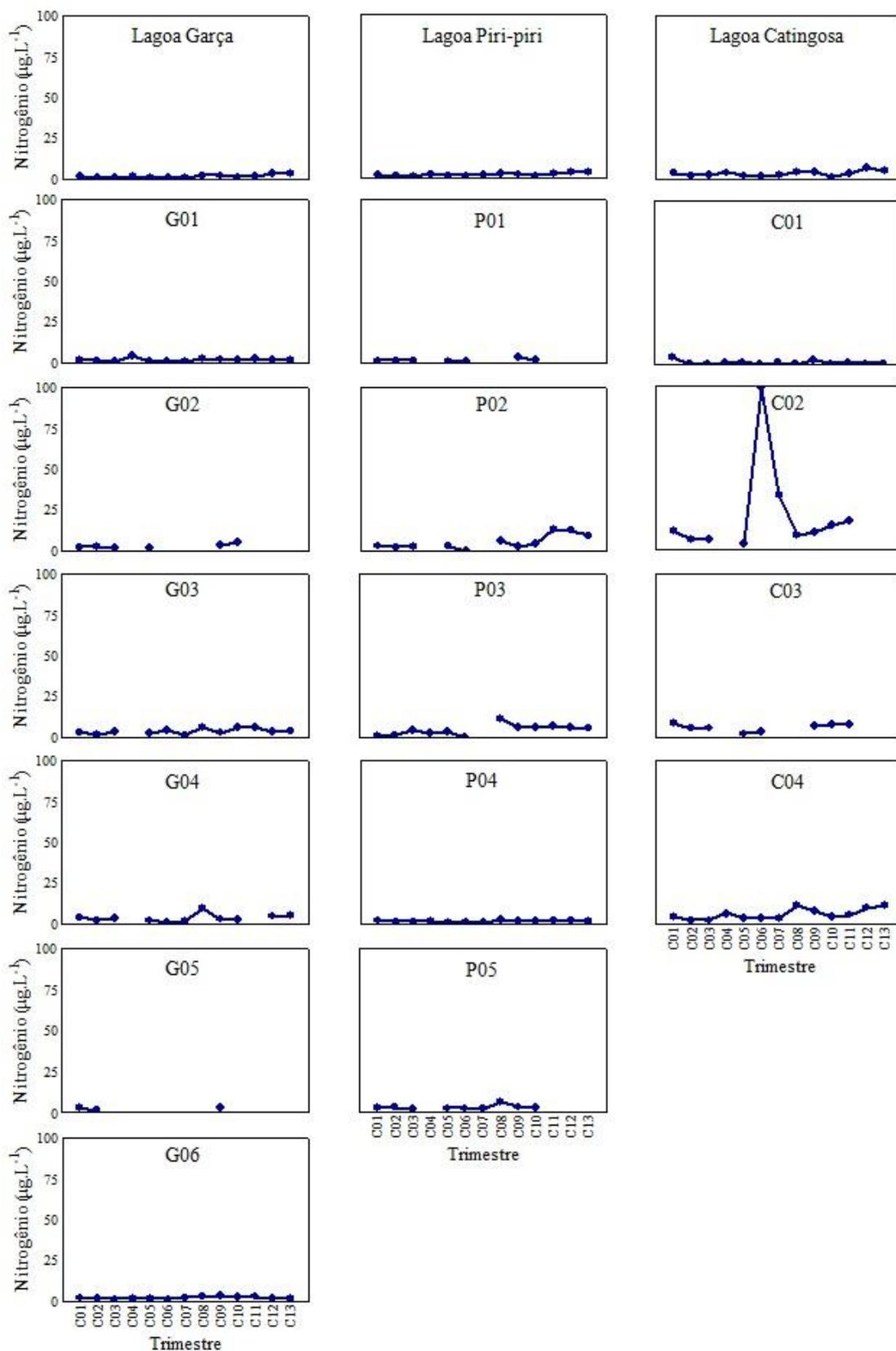


Figura 13. Variação temporal do nitrogênio total nos ambientes dos três sistemas do PARNA Restinga de Jurubatiba, Norte Fluminense, avaliados entre os meses de maio de 2010 a maio de 2013. A ausência de pontos significa que o ambiente estava seco no trimestre.

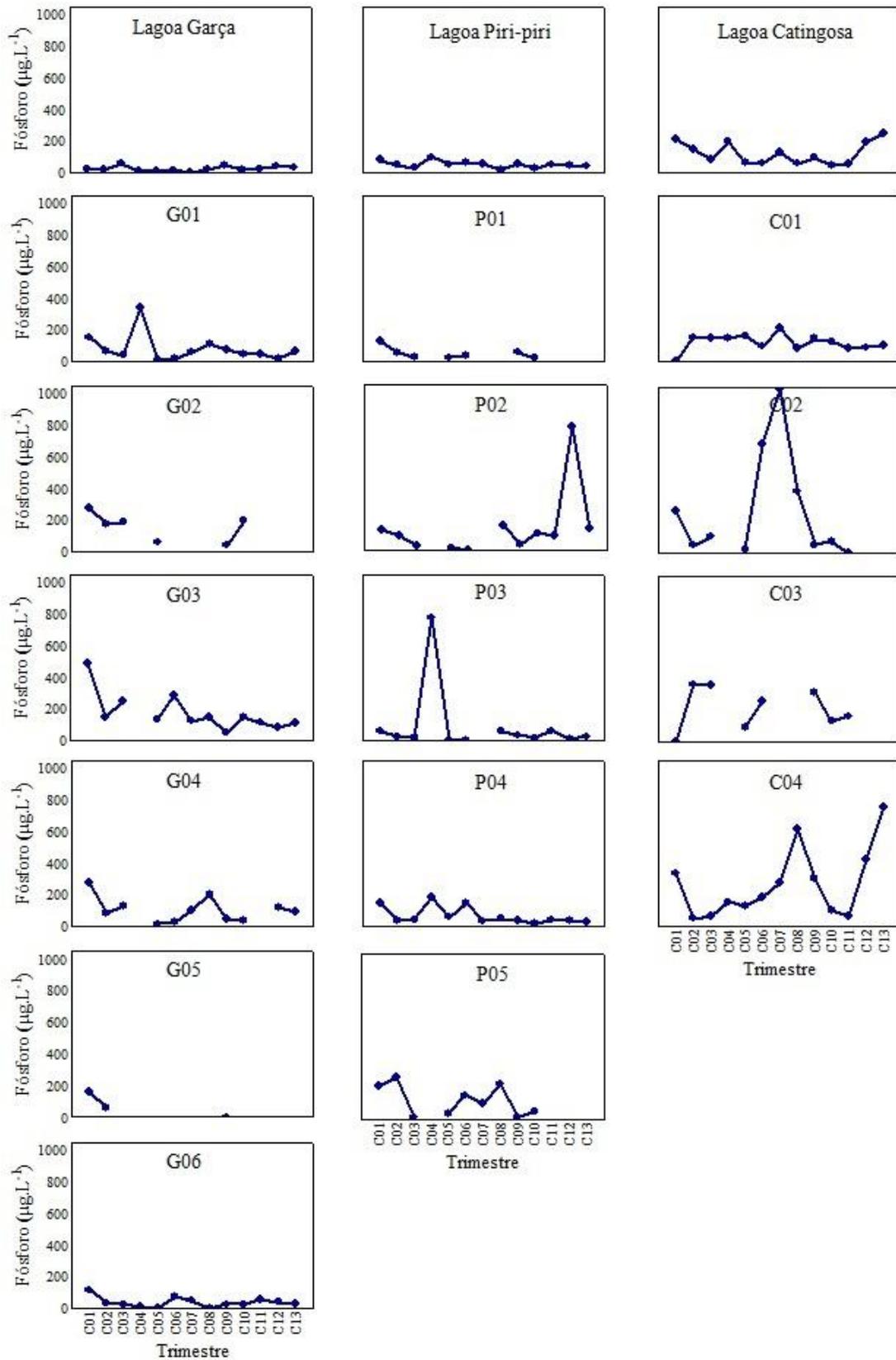


Figura 14. Variação temporal do fósforo total nos ambientes dos três sistemas do PARNA Restinga de Jurubatiba, Norte Fluminense, avaliados entre os meses de maio de 2010 a maio de 2013. A ausência de pontos significa que o ambiente estava seco no trimestre.

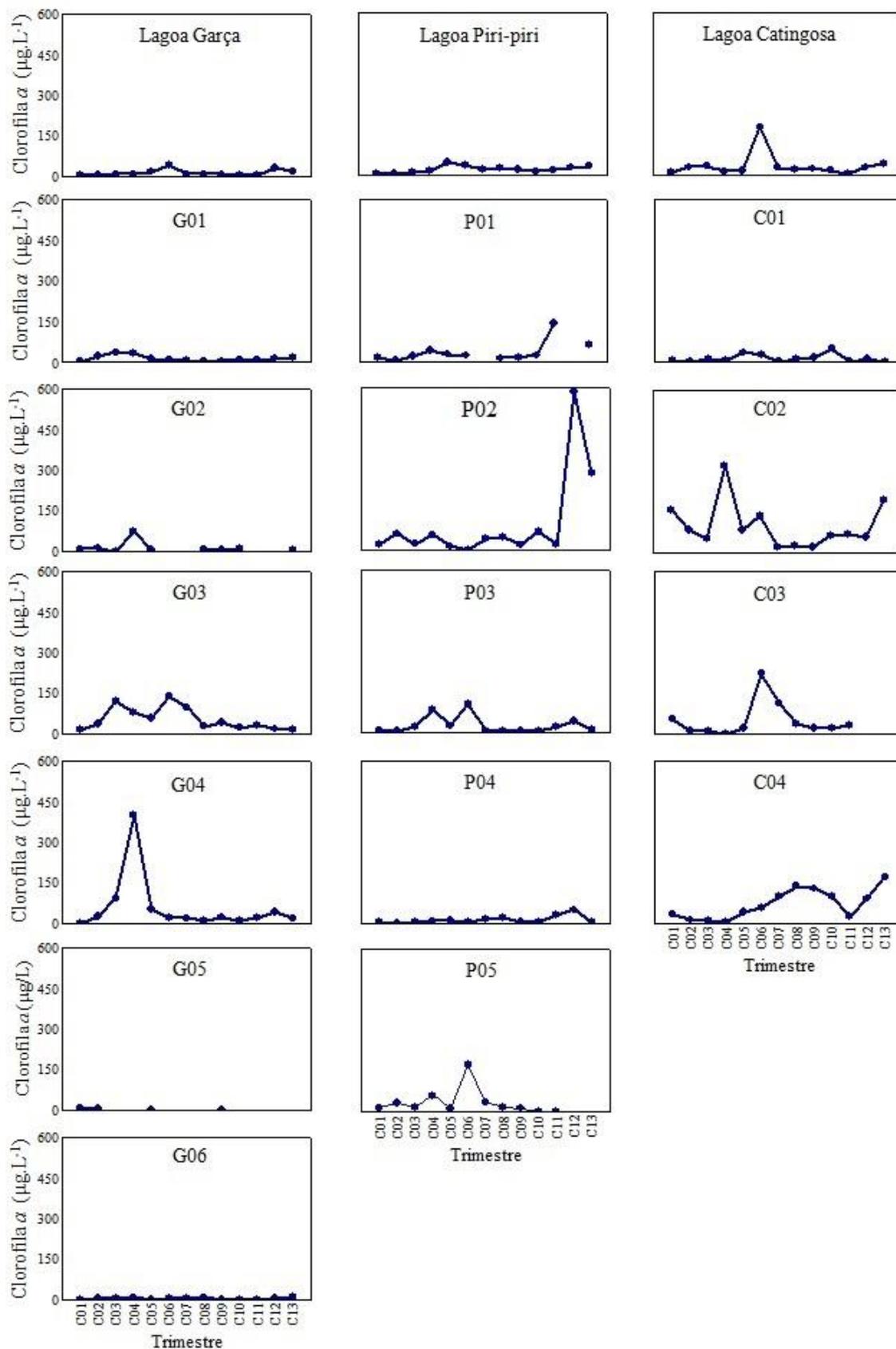


Figura 15. Variação média temporal da clorofila *a* nos ambientes dos três sistemas do PARNA Restinga de Jurubatiba, Norte Fluminense, avaliados entre os meses de maio de 2010 a maio de 2013. A ausência de pontos significa que o ambiente estava seco nos três meses correspondentes ao trimestre.

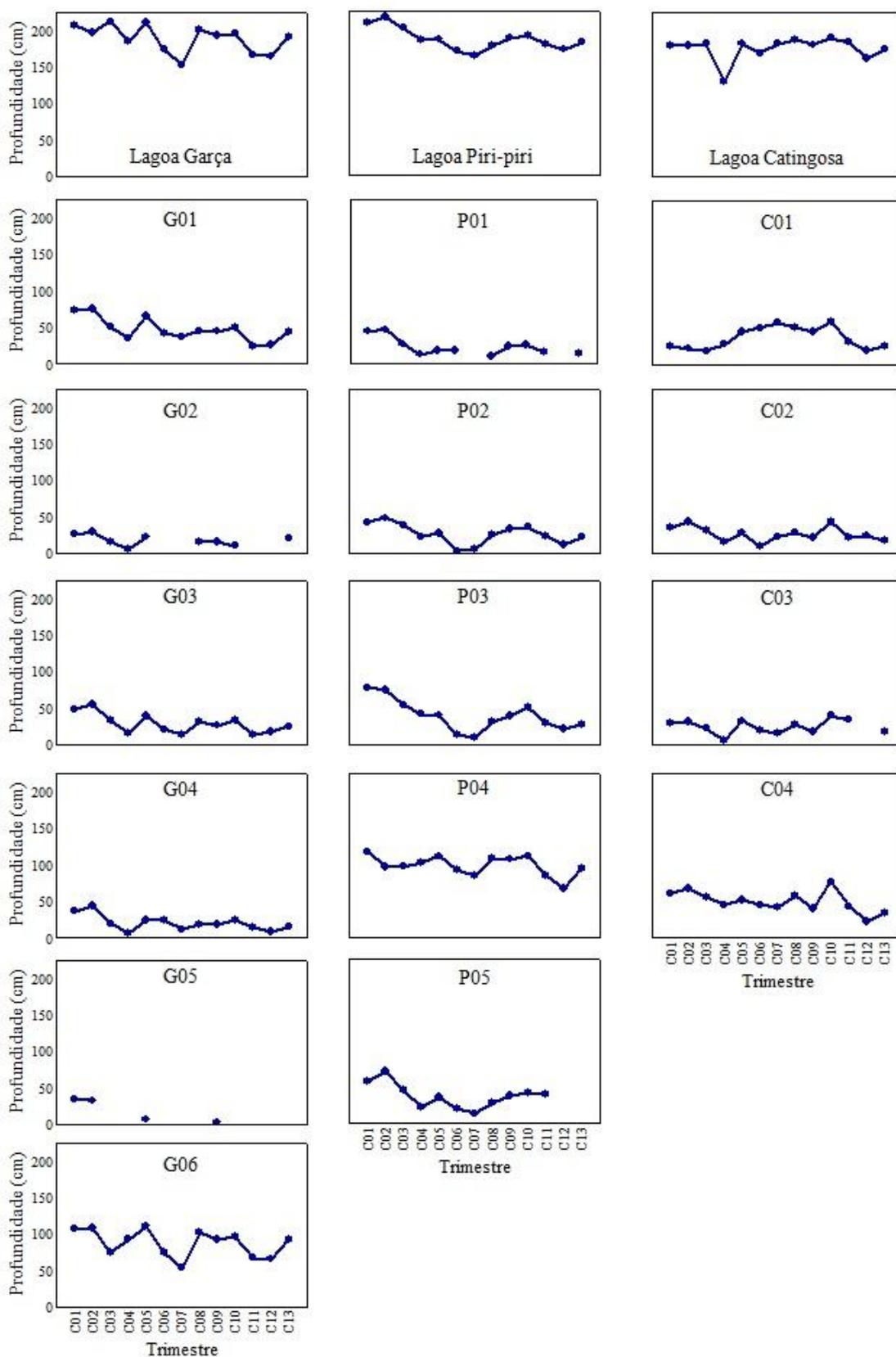


Figura 16. Variação média temporal da profundidade máxima nos ambientes dos três sistemas do PARNA Restinga de Jurubatiba, Norte Fluminense, avaliados entre os meses de maio de 2010 a maio de 2013. A ausência de pontos significa que o ambiente estava seco nos três meses correspondentes ao trimestre.

De forma geral, uma tendência similar de redução na profundidade do lençol freático foi observada nos três sistemas entre maio de 2012 e janeiro de 2013, com um aumento após esse período (Figura 17). Quando esta dinâmica é comparada ao acumulado mensal da pluviosidade, percebe-se que o nível do lençol freático nos sistemas respondeu à precipitação nos últimos 30 dias.

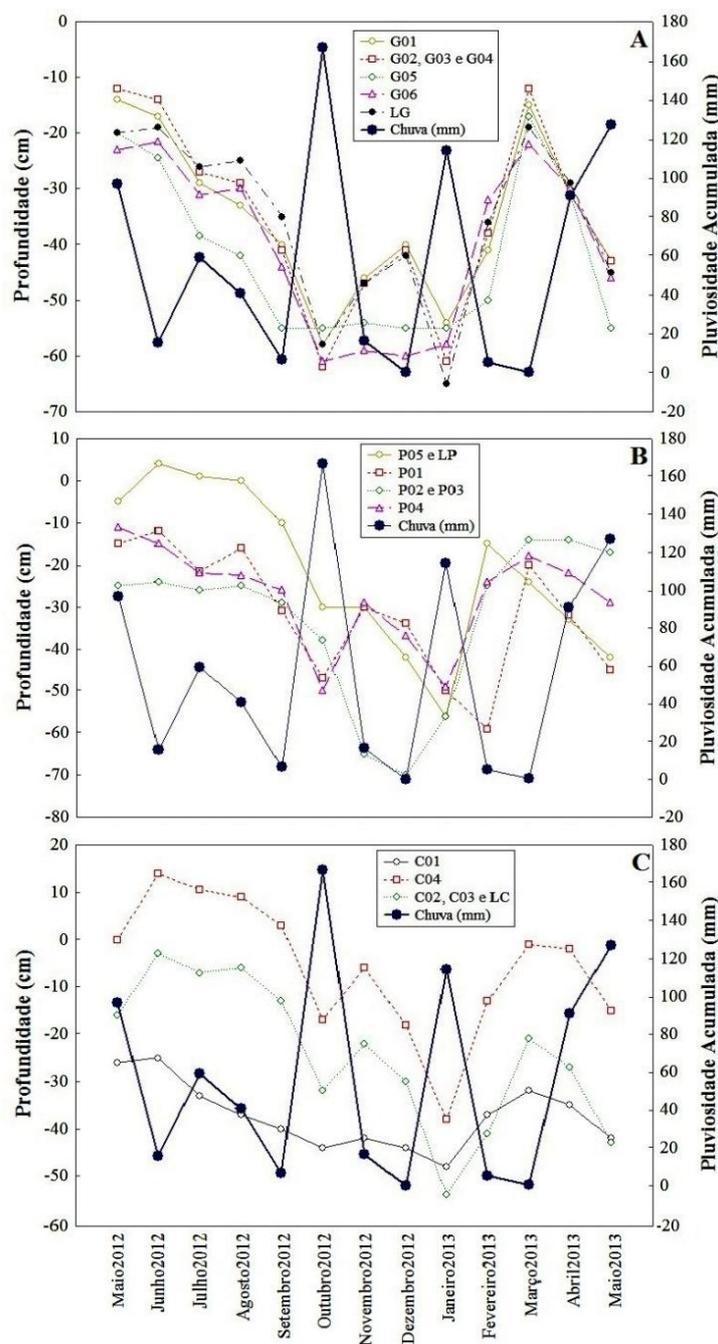


Figura 17. Variação mensal da profundidade do lençol freático nos Sistemas Garça (A), Piri-piri (B) e Catingosa (C) (eixo principal, à esquerda) do PARNA Restinga de Jurubatiba, Norte Fluminense, e variação da Pluviosidade acumulada (eixo secundário, à direita) entre maio de 2012 até maio de 2013.

A variabilidade espacial e temporal das características físicas e químicas foi resumida na ACP Total, sendo que 45 % da variância da matriz de dados foi explicada pelos dois primeiros eixos desta análise. Foram o hidroperíodo, as concentrações de clorofila *a* e sais dissolvidos que mais contribuíram para a formação de ACP 1 (25 % da variância explicada). Este eixo evidenciou que a maior variabilidade das amostras esteve associada ao biótopo e a posição do ambiente em relação à lagoa (Figura 18). De maneira geral, poças perenes e algumas poças temporárias que apresentaram os maiores escores em ACP 1 (G02, G05, G03, P02, P03), foram aquelas com menor produção primária e água predominantemente doce, diferenciadas das lagoas e da maior parte das poças temporárias que apresentaram os menores escores (Anexo I).

Uma exceção foi a poça C04, uma poça perene localizada próxima da barra da lagoa Catingosa e que apresentou características físicas e químicas similares a lagoas e poças temporárias, como picos na concentração de clorofila *a* e água salobra. As amostras das poças temporárias foram muito heterogêneas, como é evidenciado pela grande dispersão no eixo um da ACP. Aquelas geograficamente mais próximas das lagoas (G04, P01 e P05) foram ordenadas junto a lagoa, aquelas mais distantes das lagoas foram ordenadas junto das poças perenes (G02, G03 e P03).

O oxigênio dissolvido e o pH, e as concentrações de fósforo total e COD foram as variáveis que mais contribuíram para a formação do eixo dois da ACP (20 % da variância explicada). Este eixo também evidenciou uma separação de biótopos, poças perenes e a maior parte das poças temporárias caracterizadas por águas escuras, tendendo a hipóxia, de pH variando de levemente ácido e com os menores escores foram ordenadas separadamente das lagoas, com água mais oxigenada e alcalina, com os maiores escores (Figura 18) (Anexo II).

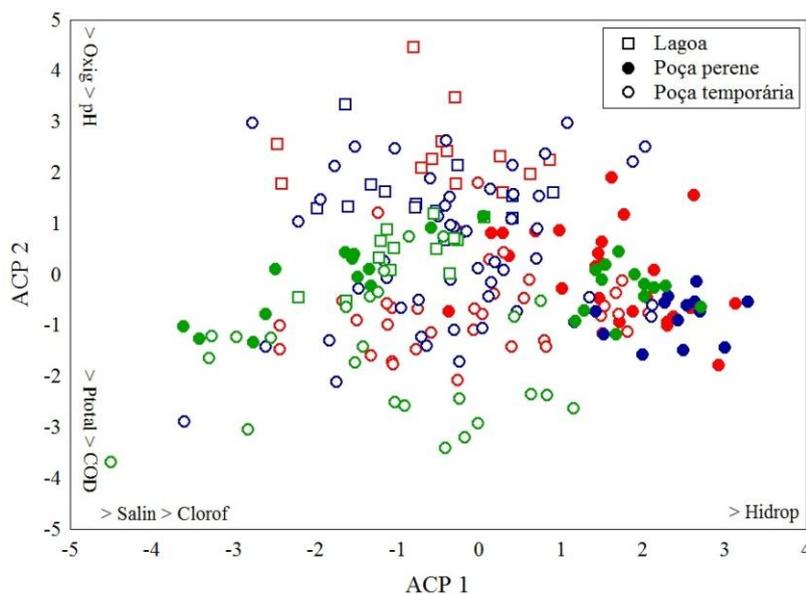


Figura 18. Ordenação das amostras ao longo dos dois primeiros eixos da ACP em função dos valores médios das variáveis ambientais registradas nos sistemas formados pelas lagoas Garça (vermelho), Piri-piri (azul) e Catingosa (verde) e suas poças adjacentes do PARNA Restinga de Jurubatiba, Norte Fluminense, entre maio de 2010 e maio de 2013.

A comparação das medianas dos escores dos 18 ambientes do eixo 1 da ACP Total revela que os sistemas, biótopos e fases se diferenciam ambientalmente. Diferenças significativas foram encontradas entre as amostras do Sistema Catingosa e aquelas dos Sistemas Garça e Piri-piri. Em relação aos biótopos, poças perenes foram significativamente diferentes de poças temporárias e lagoas. Amostras dos ambientes nos quatro primeiros trimestres foram significativamente diferentes daqueles dos nove trimestres posteriores. Em relação ao eixo 2, diferenças foram detectadas entre sistemas, onde também apenas os sistemas Piri-piri e Catingosa diferiram significativamente. Em relação aos biótopos, poças independentemente do hidroperíodo foram significativamente diferentes das lagoas (Tabela 5; Anexo II).

A variação temporal na amplitude dos escores dos 18 ambientes reflete a ocorrência de dois padrões. Nos três primeiros trimestres a homogeneidade das amostras é evidenciada pelos menores valores de amplitude dos escores. É somente a partir da quarta coleta, em fevereiro de 2011, que se verifica um acoplamento entre a amplitude dos escores e a pluviosidade acumulada no respectivo trimestre. Desta forma, quando a pluviosidade foi baixa (<55 mm) os ambientes foram mais heterogêneos

(maiores valores de amplitude) e especialmente quando a pluviosidade superou 250 mm no trimestre, os ambientes foram mais homogêneos em relação às variáveis físicas e químicas (Figura 19A). Tanto a média quanto o desvio-padrão da amplitude dos escores dos ambientes nos períodos com maior pluviosidade foram superiores àqueles dos períodos de menor pluviosidade (Figura 19B). Dessa forma, diferenças significativas não foram detectadas entre os dois grupos ($F_{1,12}=1,12$; $p=0,31$).

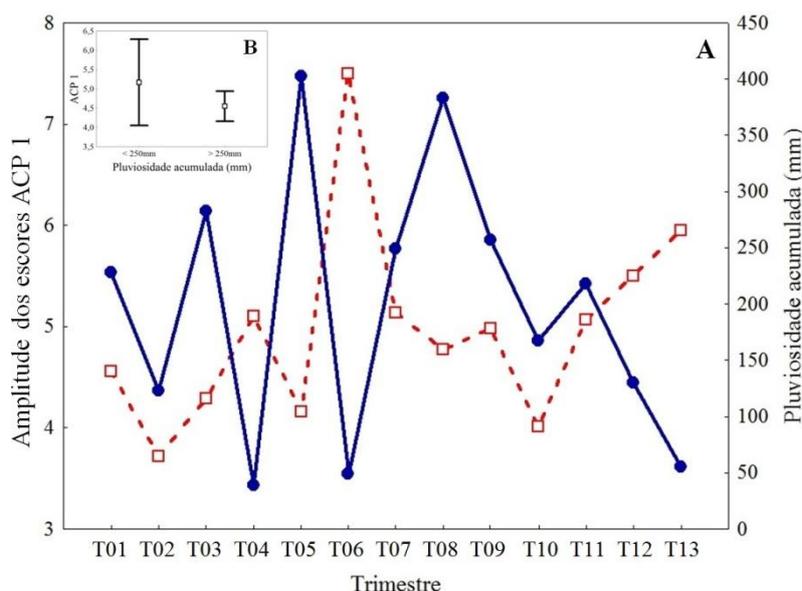


Figura 19. Variação temporal da pluviosidade (azul) e da amplitude dos escores do primeiro eixo da ACP (vermelho) aplicada sobre a matriz das variáveis físicas e químicas que caracterizaram os 18 ambientes do PARNA Restinga de Jurubatiba, Norte Fluminense, amostrados entre maio 2010 e maio de 2013 (A) e valores médios \pm desvio-padrão da amplitude entre os períodos de menor (< 250mm) e maior (> 250mm) precipitação (B).

No sistema Garça, os dois primeiros eixos da ACP explicaram 55% da variância da matriz de dados. Foram a salinidade, o pH e o COD que mais contribuíram para a formação de ACP 1 (31 % da variância explicada). Este primeiro eixo evidenciou um padrão similar a ACP Total, mais evidente pelo fato da maior variabilidade das amostras estar associada ao biótopo (Figura 20) (Anexo I). As poças perenes diferiram das poças temporárias e da lagoa Garça porque apresentaram água doce, pH ácido e foram ricas em COD. Durante o período do estudo, a salinidade na lagoa Garça passou de 7,8 para 37,6. A temperatura e o hidroperíodo foram as variáveis que mais contribuíram para a formação de ACP 2 (24 % da variância explicada). Este eixo

também evidenciou uma evidente separação das amostras nos biótopos poças e lagoa. Diferentemente da ACP Total, poças não apresentaram escores elevados em ACP 2, evidenciando que as variáveis físicas e químicas das poças do Sistema Garça foram muito diferentes da lagoa (Figura 20) (Anexo II).

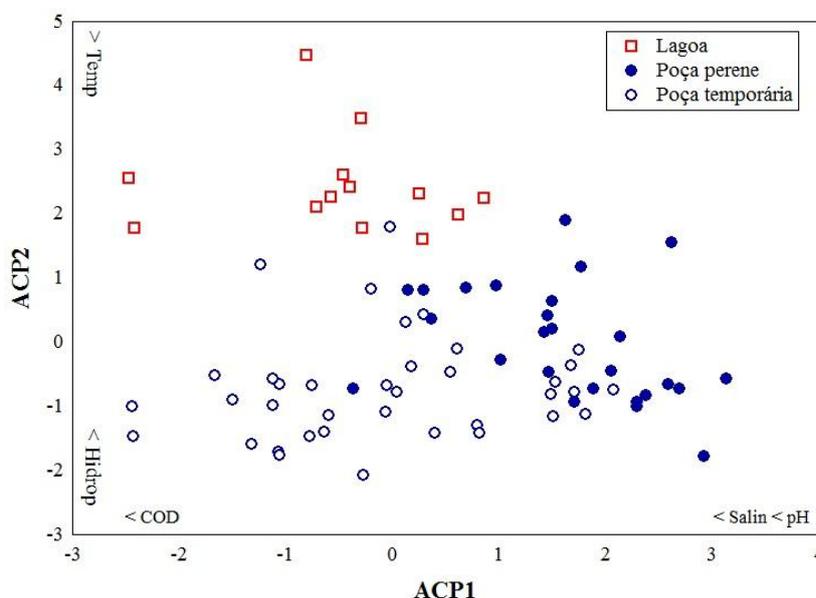


Figura 20. Ordenação das amostras ao longo dos dois primeiros eixos da ACP em função dos valores médios das variáveis ambientais registradas no Sistema Garça que é formado pela lagoa e suas poças adjacentes do PARNA Restinga de Jurubatiba, Norte Fluminense, entre maio de 2010 e maio de 2013.

A comparação das medianas dos escores dos sete ambientes do Sistema Garça no eixo 1 da ACP demonstrou que biótopos e fases se diferenciam ambientalmente. Poças perenes foram significativamente diferentes de poças temporárias e lagoas e amostras nos quatro primeiros trimestres também diferiram significativamente dos demais. No eixo 2 da ACP desse sistema, apenas um efeito dos biótopos foi detectado com diferenças significativas entre os três: lagoa, poças permanentes e temporárias (Tabela 5).

A variação temporal na amplitude dos escores dos sete ambientes do Sistema Garça evidencia a baixa frequência na qual os ambientes estiveram mais homogêneos considerando as variáveis ambientais analisadas. Uma maior heterogeneidade no sistema foi alcançada apenas a partir da queda mais drástica na pluviosidade, que ocorreu entre maio e agosto de 2011 (Figura 21A). Apesar das coletas em trimestres de

menor precipitação apresentarem escores com valores superiores, as diferenças não foram significativas ($F_{1,12}=2,72$; $p=0,13$) (Figura 21B).

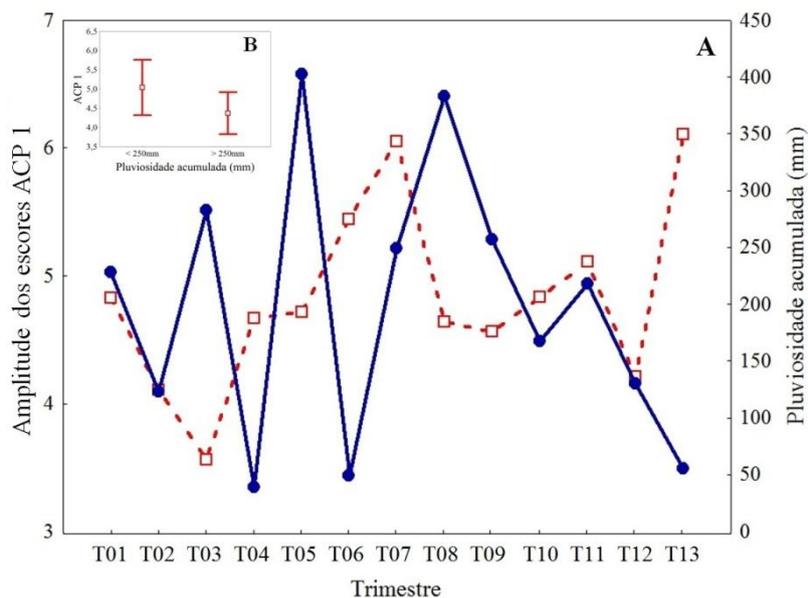


Figura 21. Variação temporal da pluviosidade (azul) e da amplitude dos escores do primeiro eixo da ACP (vermelho) aplicada sobre a matriz das variáveis físicas e químicas que caracterizaram os sete ambientes do Sistema Garça do PARNA Restinga de Jurubatiba, Norte Fluminense, amostrados entre maio 2010 e maio de 2013 (A) e valores médios \pm desvio-padrão da amplitude entre os períodos de menor (< 250mm) e maior (> 250mm) precipitação (B).

No Sistema Piri-piri, os dois primeiros eixos da ACP explicaram 45 % da variância da matriz de dados. Foram o hidroperíodo e a salinidade que mais contribuíram para a formação de ACP 1 (27 % da variância explicada) (Anexo I). Este primeiro eixo evidenciou um forte padrão de segregação das amostras formadas pela única poça perene desse sistema, mais similar no tempo (menor amplitude de variação) em relação às amostras das poças temporárias e da lagoa, essas últimas caracterizadas por maiores valores de salinidade (Figura 22). Durante o período do estudo, a salinidade na lagoa Piri-piri passou de 4,5 para 24,2. Foram as razões entre nitrogênio e fósforo total, pH e fósforo total que mais contribuíram para a formação de ACP 2 (18 % da variância explicada) (Anexo II). Neste eixo, poças perenes de águas claras geograficamente próximas da lagoa Piri-piri apresentaram escores similares a esta (P01 e P03), enquanto poças temporárias e a perene, com águas mais escuras e ácidas formaram um agrupamento com escores negativos neste eixo (P02, P04 e P05). Na ACP

aplicada ao Sistema Piri-piri (Figura 22) é evidenciada a heterogeneidade em relação às características físicas e químicas entre as poças temporárias.

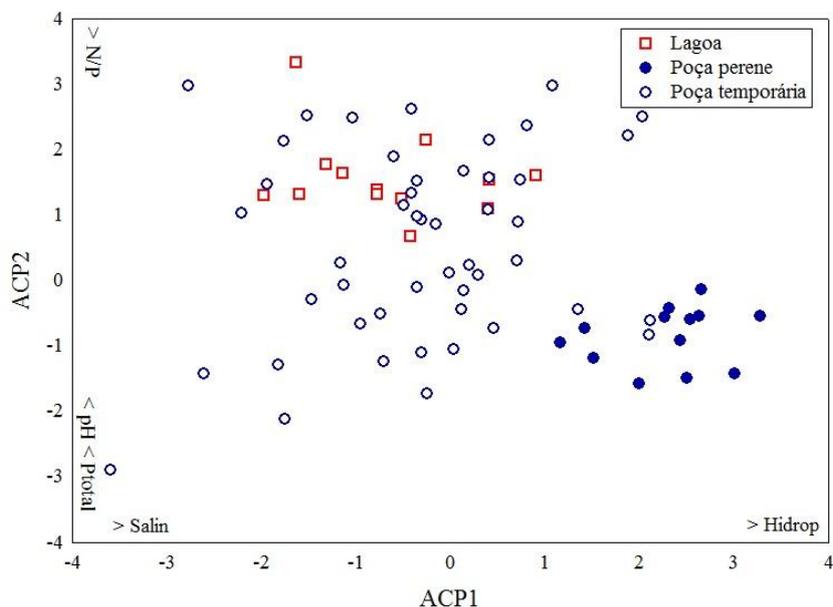


Figura 22. Ordenação das amostras ao longo dos dois primeiros eixos da ACP em função dos valores médios das variáveis ambientais registradas no Sistema Piri-piri que é formado pela lagoa e suas poças adjacentes do PARNA Restinga de Jurubatiba, Norte Fluminense, entre maio de 2010 e maio de 2013.

Quando as medianas dos escores dos seis ambientes do Sistema Piri-piri são comparadas, os biótopos exercem uma maior influência sobre a heterogeneidade ambiental do que as fases, pois os primeiros foram importantes em ambos eixos. Assim como para o eixo 1 do Sistema Garça, poças perenes foram significativamente diferentes de poças temporárias e lagoas em ambos os eixos da ACP no Sistema Piri-piri. O efeito da fase, porém, foi detectado apenas no eixo 1 da ACP (Tabela 5).

Diferentemente do Sistema Garça, a variação temporal na amplitude dos escores dos seis ambientes do Sistema Piri-piri evidenciou a baixa frequência na qual os ambientes estiveram mais heterogêneos nos parâmetros físicos e químicos (Figura 23A). As amostras referentes aos quatro primeiros trimestres foram caracterizadas por uma elevada homogeneidade. A variação da amplitude dos escores de ACP 1 foi elevada nas coletas de trimestres de menor precipitação, o que é expresso pelo maior desvio-padrão.

Apesar das maiores médias verificadas nos trimestres de menor precipitação, essas diferenças não foram significativas ($F_{1,12}=1,72$; $p=0,21$) (Figura 23B).

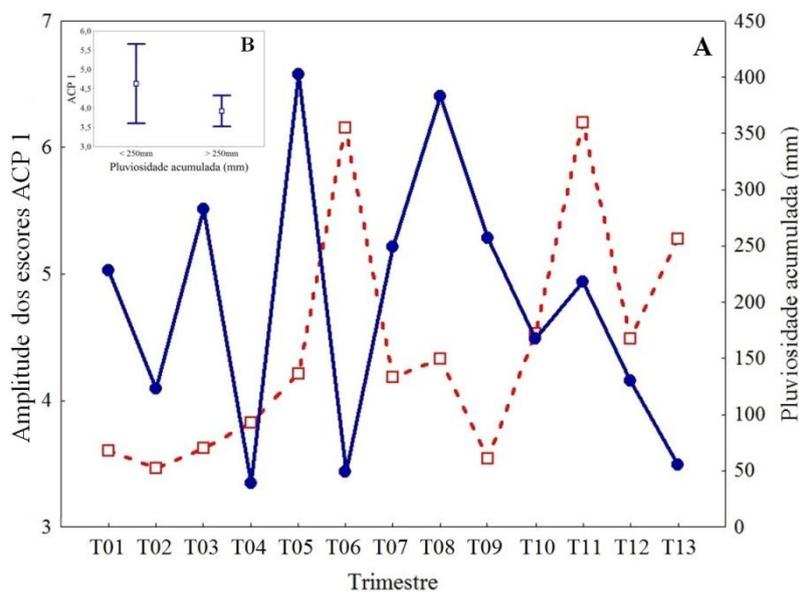


Figura 23. Variação temporal da pluviosidade (azul) e da amplitude dos escores do primeiro eixo da ACP (vermelho) aplicada sobre a matriz das variáveis físicas e químicas que caracterizaram os sete ambientes do Sistema Piri-piri do PARNA Restinga de Jurubatiba, Norte Fluminense, amostrados entre maio 2010 e maio de 2013 (A) e valores médios \pm desvio-padrão da amplitude entre os períodos de menor (< 250mm) e maior (> 250mm) precipitação (B).

No Sistema Catingosa, os dois primeiros eixos da ACP explicaram 53 % da variância da matriz de dados. O hidroperíodo, a salinidade e o nitrogênio total foram as variáveis que mais contribuíram para a formação de ACP 1, com 33 % da variância explicada (Anexo I). Este primeiro eixo evidenciou um forte padrão de segregação das amostras independentemente do biótopo. Dois agrupamentos principais foram evidenciados em ACP 1, um fortemente influenciado por elevados níveis de salinidade da água e de nitrogênio total de amostras da lagoa Catingosa e de poças perene e temporária (C02 e C04) (Anexo II). O outro agrupamento foi formado por amostras de duas poças, uma perene e outra temporária, situadas distante e próxima da lagoa Catingosa, respectivamente (Figura 24). Durante o período do estudo, a salinidade na lagoa Catingosa passou de 13,6 para 28,6. Assim como no Sistema Piri-piri, foram a razão entre os nutrientes nitrogênio e fósforo, e fósforo total que mais contribuíram para

a formação de ACP 2 (20 % da variância explicada). A lagoa Catingosa foi o ambiente menos instável temporalmente em relação às variáveis físicas e químicas, uma vez que suas amostras apresentaram escores com baixa amplitude (Figura 24).

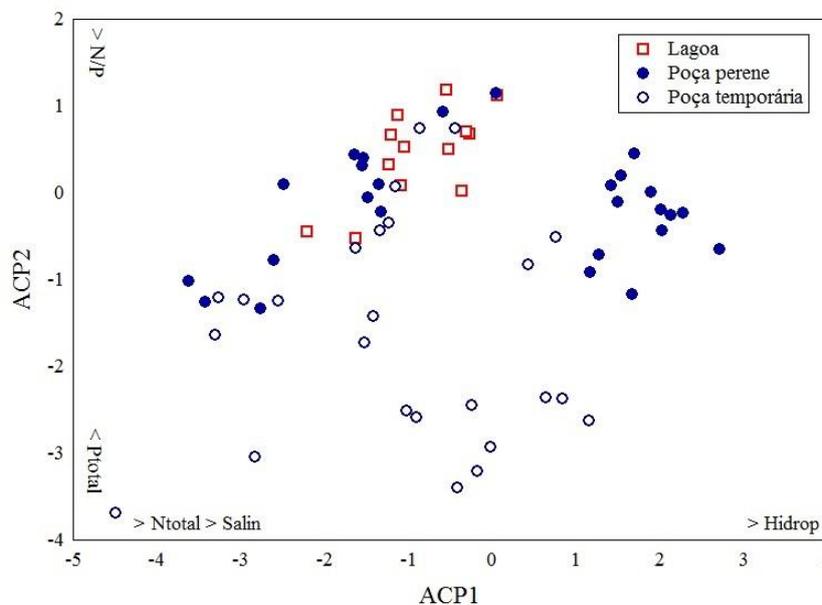


Figura 24. Ordenação das amostras ao longo dos dois primeiros eixos da ACP em função dos valores médios das variáveis ambientais registradas no Sistema Catingosa do PARNA Restinga de Jurubatiba, Norte Fluminense, que é formado pela lagoa e suas poças adjacentes, entre maio de 2010 e maio de 2013.

Os escores do primeiro eixo da ACP no Sistema Catingosa não foram fortemente influenciados pelo biótopo nem pela fase. Um efeito significativo do biótopo foi verificado no segundo eixo da ACP, no qual as amostras das poças temporárias foram significativamente diferentes das poças permanentes e lagoas (Tabela 5; Anexo I).

A variação temporal na amplitude dos escores dos cinco ambientes do Sistema Catingosa evidenciou a baixa frequência na qual os ambientes estiveram mais heterogêneos limnologicamente (Figura 25A). As amostras referentes aos três primeiros trimestres foram caracterizadas por uma elevada homogeneidade que se repetiu em trimestres posteriores, sempre que a precipitação trimestral acumulada ultrapassou 250 mm. A variação da amplitude dos escores de ACP 1 foi heterogênea nas coletas de trimestres de menor precipitação, refletindo-se em um maior desvio-padrão. As

amplitudes dos escores nas coletas em menor precipitação foram significativamente maiores que aquelas em maior precipitação ($F_{1,12}=4,57$; $p=0,05$) (Figura 23B).

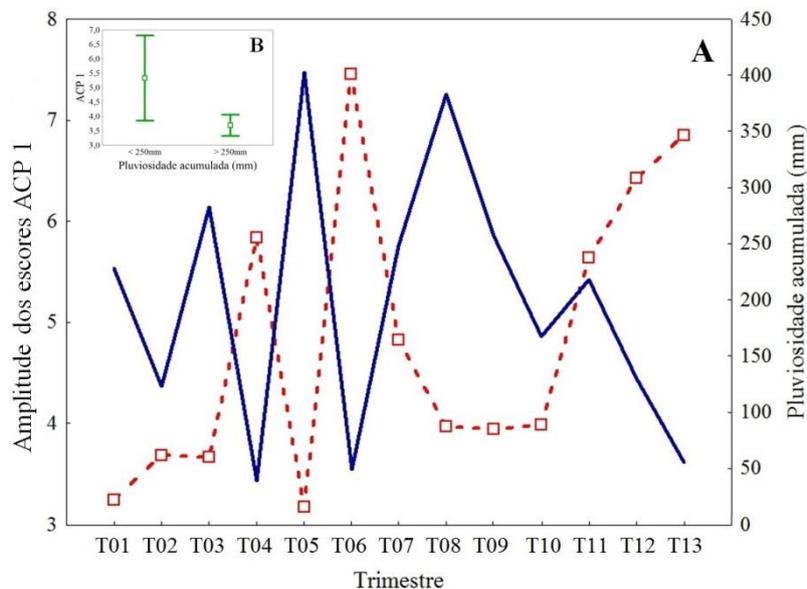


Figura 25. Variação temporal da pluviosidade (azul) e da amplitude dos escores do primeiro eixo da ACP (vermelho) aplicada sobre a matriz das variáveis físicas e químicas que caracterizaram os sete ambientes Sistema Catingosa do PARNA Restinga de Jurubatiba, Norte Fluminense, amostrados entre maio 2010 e maio de 2013 (A) e valores médios \pm desvio-padrão da amplitude entre os períodos de menor (< 250mm) e maior (> 250mm) precipitação (B).

Tabela 3. Resultado dos testes de Kruskal-Wallis (H), Mann-Whitney (U) e Pós-Hoc aplicados aos eixos das ACPs (Total, Sistemas Garça, Piri-piri e Catingosa) considerando sistemas, ambientes e fases como os efeitos principais. Resultados significativos são mostrados em vermelho.

Sistema	Eixo	Fator	H/U	p	Pós-hoc Sistema			Pós-hoc Ambiente		
					G	P	C	L	PP	PT
Total	ACP1	Sistema	15,64	<0,01	X	X	Y			
		Ambiente	46,78	<0,01				X	Y	X
		Fase	3674	<0,01						
	ACP2	Sistema	13,97	<0,01	XY	X	Y			
		Ambiente	51,22	<0,01				X	Y	Y
		Fase	4806	0,58						
Garça	ACP1	Ambiente	30,21	<0,01				X	Y	X
		Fase	468	0,04						
	ACP2	Ambiente	37,69	<0,01				X	Y	Z
		Fase	504	0,11						
Piri-piri	ACP1	Ambiente	30,35	<0,01				X	Y	X
		Fase	406	0,02						
	ACP2	Ambiente	20,37	<0,01				X	Y	X
		Fase	596	0,96						
Catingosa	ACP1	Ambiente	3,337	0,18						
		Fase	329	0,11						
	ACP2	Ambiente	27,56	<0,01				X	X	Y
		Fase	400	0,57						

DISCUSSÃO

A pluviosidade representa um importante preditor do estado de heterogeneidade em ambientes aquáticos, e de acordo com os resultados do presente estudo, esta ideia pode ser estendida para ambientes lênticos de planícies costeiras destituídas de rios. O arranjo espacial dos ambientes (distância da lagoa) e a escala temporal (antes e depois do forte dessecação nos sistemas) foram características importantes que influenciaram os parâmetros limnológicos avaliados neste estudo. A variação da pluviosidade na ausência de definidos períodos secos chuvosos e a diferenciação dos ambientes pela proximidade com a lagoa e hidroperíodo foram determinantes da heterogeneidade limnológica detectada. Algumas generalidades foram verificadas e sugerem que o hidroperíodo é determinante na caracterização física e química de um ambiente. As lagoas foram as mais estáveis, com baixas concentrações de nutrientes e de COD, pH variando de neutro a básico em geral mais salgadas e com concentrações de clorofila *a* elevadas por curtos períodos. As poças perenes foram em geral de água doce, profundas, com temperatura e concentrações de oxigênio dissolvido baixas, pH

ácido, COD em concentrações de moderadas a baixas, e concentrações de nutrientes e clorofila *a* baixas. As hidrologicamente instáveis poças temporárias, quando apresentavam água, foram limnologicamente muito similares às lagoas, porém com baixa profundidade, pH entre neutro a levemente ácido. Essencialmente, foi a salinidade da água a variável mais importante na diferenciação dos ambientes.

Mudanças na frequência e intensidade da pluviosidade alteram fortemente características de ambientes aquáticos, interferindo diretamente nas concentrações de sais dissolvidos na água (Nielsen & Bronk, 2009). No presente estudo, uma forte influência da pluviosidade de certa forma já era esperada, uma vez que este padrão é amplamente relatado na literatura (*e.g.*, Esteves, 1998; Carvalho *et al.*, 2000; Rocha & Thomaz, 2004), não só para a salinidade, mas também para outras variáveis físicas e químicas. O presente estudo foi conduzido em um período estendido de baixos níveis pluviométricos por quatro anos. Esta relativa estocasticidade ambiental possibilitou a utilização da pluviosidade como um preditor da heterogeneidade dos ambientes aquáticos lênticos, em especial daqueles com maior proporção de granulometria fina.

Uma maior heterogeneidade ambiental foi registrada dentro dos sistemas nos períodos de menor pluviosidade. Os ambientes temporários foram os mais influenciados pela baixa pluviosidade, possivelmente devido a uma maior interferência de fatores locais como a proximidade com o mar, a ausência de cobertura arbustiva marginal e a baixa profundidade. Poças mais próximas ao mar do que da vegetação de restinga apresentaram aumentos pronunciados na salinidade nos períodos de menor pluviosidade (Figura 26). Este tipo de influência de fatores locais em lagoas costeiras foi previamente reportado por Caliman *et al.* (2010), mas é inédito para ambientes temporários como poças, que possuem baixa capacidade de regulação devido à baixa profundidade e volume.

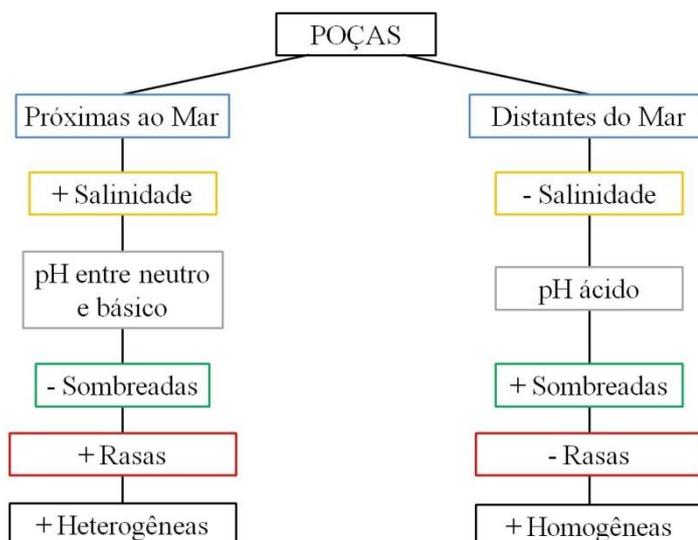


Figura 26. Esquema conceitual para a caracterização ambiental do biótopo poças em relação a sua posição no gradiente transversal da costa, considerando os resultados do presente estudo, realizado entre maio de 2010 e maio de 2013 no PARNA Restinga de Jurubatiba, Norte Fluminense.

A influência da pluviosidade não se limitou às poças temporárias. Lagoas e poças que permaneceram com água nos 37 meses foram mais estáveis nesse tempo e formaram dois importantes compartimentos na planície costeira. No caso das lagoas, além de serem mais profundas, possuíram um maior volume hídrico capaz de reduzir a intensidade dos efeitos locais. No caso das poças perenes, a resistência aos fatores determinantes locais deveu-se a sua maior capacidade de retenção de água, por representarem um tipo de ambiente mais profundo no terreno, que permitiu o abastecimento de água pelo lençol freático por estar mais próximo a ele. Outras características importantes para a resistência aos fatores locais foram a maior distância em relação ao mar (com exceção da C04), que reduziu influência de intrusão de água marinha tanto em eventos de ressaca, quanto pela percolação ou por *spray* marinho, e a presença de uma cobertura arbustiva do entorno, que minimizou a força dos ventos e a entrada de luz (com exceção da C04), reduzindo assim a evaporação. O aporte de água da restinga que as poças perenes receberam nos períodos de precipitação, com a exceção de G01 e C04, incrementaram os níveis de COD e reduziram os de pH. Este fato evidencia que além do lençol freático, apesar de baixa, a declividade do terreno e a vegetação de restinga contribuem no aporte hídrico de poças situadas no fundo das lagoas costeiras.

Além da influência da pluviosidade, que de forma direta dilui os compostos químicos, tornando os ambientes mais similares, eventos de conectividade hidrológica entre os ambientes em períodos de maior pluviosidade também foram importantes na redução da heterogeneidade. Este padrão de redução da heterogeneidade tem sido descrito em trabalhos realizados em sistemas de planícies de inundação (Heiler *et al.*, 1995; Thomaz *et al.*, 2007), sendo que os resultados do presente estudo estendem as generalizações para planícies costeiras, destituídas de rios principais. Entretanto, existe uma importante diferença entre esses ambientes com relação à pluviosidade. Em sistemas destituídos de rios principais como a planície costeira investigada, os efeitos da pluviosidade dependem da incidência direta da chuva sobre ou muito próxima aos ambientes. Em ambientes lênticos associados a grandes rios, por outro lado, os reflexos da pluviosidade se disseminam no gradiente hidrológico longitudinal, uma vez que rios podem transportar por uma maior distância a água da chuva que incide sobre regiões diferentes da bacia hidrográfica, por vezes muito distantes da área com menos declividade onde se concentram os ambientes lênticos.

A conectividade estabelecida entre alguns dos ambientes possibilitou que poças temporárias próximas às lagoas (G03, P01, P02, P05 e C03) se tornassem temporariamente limnologicamente similares. De fato, os padrões dos biótopos mais heterogêneos (poças temporárias em maior grau, lagoas em menor grau) e homogêneos (poças perenes) foram evidenciados em todas as ordenações, tanto considerando a totalidade das amostras, quanto na abordagem por sistemas, onde a segregação dos biótopos foi ainda mais evidente (Figura 27). Apesar do presente estudo contemplar ambientes aquáticos continentais, o efeito do ambiente marinho foi marcante, sendo que a salinidade exerceu um papel preponderante na segregação ambiental dos biótopos. De todas as variáveis físicas e químicas avaliadas, a salinidade da água foi a única a ser importante no tempo e no espaço, independentemente do sistema.

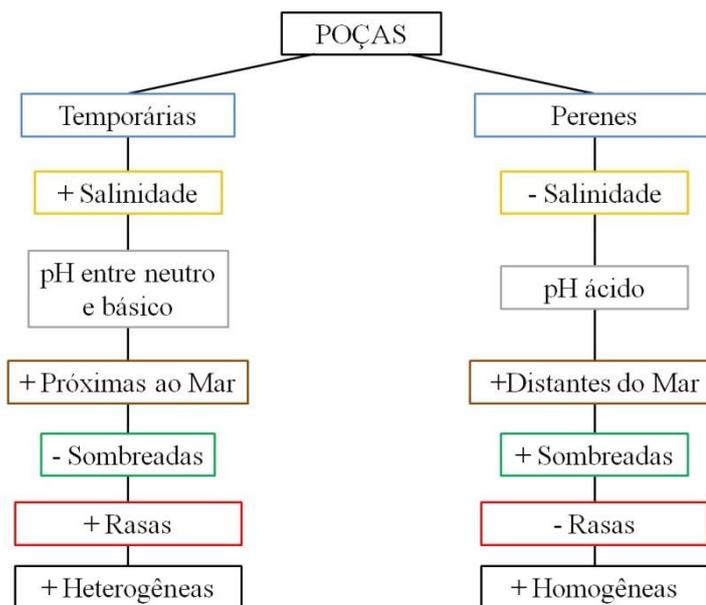


Figura 27. Esquema conceitual para a caracterização ambiental do biótopo poças em relação ao hidroperíodo, considerando os resultados do presente estudo, realizado entre maio de 2010 e maio de 2013 no PARNA Restinga de Jurubatiba, Norte Fluminense.

A influência exercida pela salinidade tem sido confirmada em outros estudos realizados em ambientes lênticos próximos à costa (Johannes & Hearn 1985; Caliman *et al.*, 2010). É possível que devido à pluviosidade intensa na década de 2000 não houvesse poças temporárias na área investigada nesse período, pois ou estavam permanentemente conectadas às lagoas ou a área de inundação da lagoa envolvia completamente a área das poças. Entretanto, a forte redução na pluviosidade, a baixa frequência de conexão hidrológica e conseqüentemente a maior influência de fatores locais contribuiriam para que os ambientes próximos do mar, como as lagoas e algumas poças apresentassem incrementos temporais na salinidade e pH, como reportado também em outros sistemas (Cantrell, 1988; Farjalla *et al.*, 2002).

Além da salinidade, o período em que os corpos aquáticos permaneceram com água também foi importante nas ordenações. Segundo Torgersen *et al.* (1986), o hidroperíodo é influenciado pela composição do substrato de forma muito complexa, variando entre os corpos aquáticos e determinando que nem todos os ambientes sejam afetados pelo dessecação da mesma maneira. Esta influência foi evidente entre os sistemas, pois os ambientes constituídos por substrato majoritariamente arenoso foram os hidrológicamente mais instáveis (nos sistemas Garça e Piri-piri), enquanto que aqueles com maiores proporções de sedimento fino como silte e argila foram mais

estáveis e experimentaram os menores períodos de dessecação (Sistema Catingosa). É possível que esta seja uma das principais razões para a o Sistema Catingosa diferenciar-se dos outros dois em grande parte das análises, pois seu tempo de resposta na redução da heterogeneidade ambiental após um aumento da pluviosidade foi mais rápido (Figura 28).

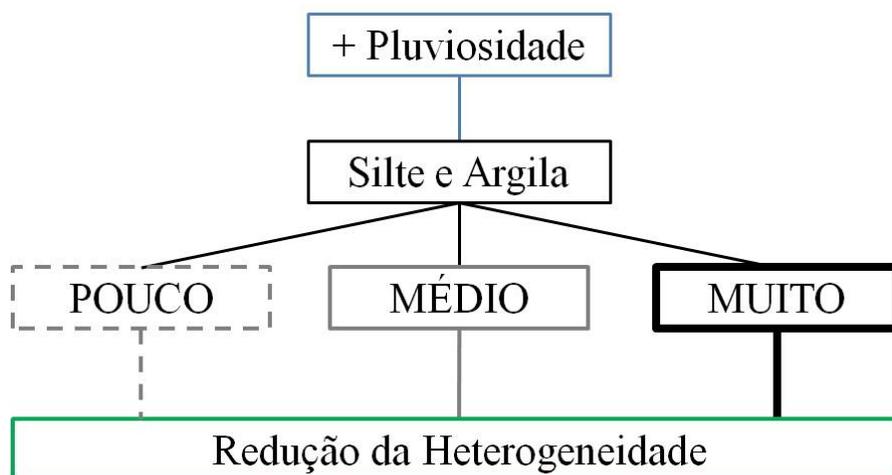


Figura 28. Esquema conceitual evidenciando o efeito diferenciado da pluviosidade nos sistemas que diferem na composição e granulometria do sedimento, considerando os resultados do presente estudo, realizado entre maio de 2010 e maio de 2013 no PARNA Restinga de Jurubatiba, Norte Fluminense. A espessura das linhas é inversamente proporcional à granulometria do sedimento dos ambientes de cada sistema e os números nas linhas verticais são inversamente proporcionais ao tempo de resposta dos sistemas à pluviosidade, onde [1] significa resposta lenta (Sistema Garça), [2] resposta intermediária (Sistema Piri-piri) e [3] resposta rápida (Sistema Catingosa) na redução da heterogeneidade ambiental.

O presente estudo falhou em avaliar a capacidade de um pulso de inundação da lagoa em direção às áreas mais baixas do relevo reduzir a heterogeneidade de variáveis físicas e químicas em nível sistema em função da baixa pluviosidade registrada entre os anos de 2010 e 2013. Entretanto, o início do presente estudo capturou a influência de um pulso de inundação originado nas porções relativamente mais elevadas e distantes da restinga e que se estendeu pelas falhas nos cordões arenosos até as lagoas costeiras. Parece razoável supor que a relativa homogeneidade das amostras nos quatro primeiros trimestres, evidenciada pelos baixos valores de amplitude de variação de ACP 1 refletisse o efeito redutor da heterogeneidade do pulso de inundação provocado pela intensa precipitação da década de 2000. Mesmo sob a baixa pluviosidade nos quatro

primeiros trimestres, os sistemas investigados experimentaram uma baixa heterogeneidade ambiental que não se repetiu, mesmo em trimestres mais chuvosos.

Essa herança dos anos chuvosos da década de 2000 deixou de ser detectada quando 60 % dos ambientes aquáticos mensalmente monitorados secaram. Na sequência, mais especificamente a partir do quinto trimestre, a influência da pluviosidade irregular passou a ser evidenciada e refletida nas variações da heterogeneidade ambiental. Essas diferenças foram mais marcantes em dois dos três sistemas investigados, para os quais a relativa homogeneidade das quatro primeiras coletas foi determinante para a ausência de um efeito pronunciado da pluviosidade sobre a heterogeneidade ambiental. Foi justamente no sistema hidrologicamente mais desconectado (Sistema Catingosa), menos permeável e que parece não ter herdado o aporte hídrico da década de 2000, que as respostas mais previsíveis às variações na intensidade da chuva dentro do período investigado foram detectadas.

Esses resultados sugerem que mesmo em curtas distâncias os efeitos da pluviosidade na heterogeneidade ambiental dos sistemas dependem de fatores como a ocorrência de vias de conexão e da composição sedimentológica local. Dessa forma, o pulso de inundação decadal verificado na sequência de períodos de maior pluviosidade concentrada seguida de anos com déficit hídrico pode vir a se repetir e substituir o padrão climatológico vigente para região, considerado do tipo Aw. De acordo com a classificação climatológica de Köppen para o Brasil corresponde a um clima do tipo Tropical, com secas concentradas no inverno (Alvares *et al.*, 2013). Apesar de intensa, a pluviosidade registrada na região entre 2003 e 2008 (acima de 1600 mm em 2005) encontrou-se dentro dos limites estabelecidos para essa classificação climatológica. Entretanto, o presente estudo contemplou um acumulado anual na pluviosidade que no ano de 2012 alcançou menos de 600 mm. Esses valores de pluviosidade na fase intermediária do presente estudo readequariam a região costeira do Norte Fluminense como de clima do tipo BSh (Clima Seco, semiárido e com baixa latitude e altitude), típico das porções mais áridas do região nordeste do país. Desta forma, dois cenários poderiam ser preditos para os sistemas aquáticos costeiros a partir de ciclos de instabilidade e estabilidade representados por anos com pluviosidade irregular e regular, respectivamente.

No primeiro cenário, o período de baixa pluviosidade estendido determinaria a maior heterogeneidade das variáveis físicas e químicas dentro dos sistemas, com o desaparecimento de alguns ambientes, uma vez que a conectividade hidrológica entre eles seria reduzida e mesmo ambientes de maior volume hídrico como as lagoas costeiras sofreriam redução de área. Já no segundo cenário, caso as previsões se mostrem equivocadas, após os períodos regulares e anuais de elevada pluviosidade os ambientes que compõem os sistemas se tornariam menos heterogêneos em relação às variáveis físicas e químicas, e a conectividade hidrológica seria mantida pelo maior volume de água que também preveniria a redução de área (Figura 29).

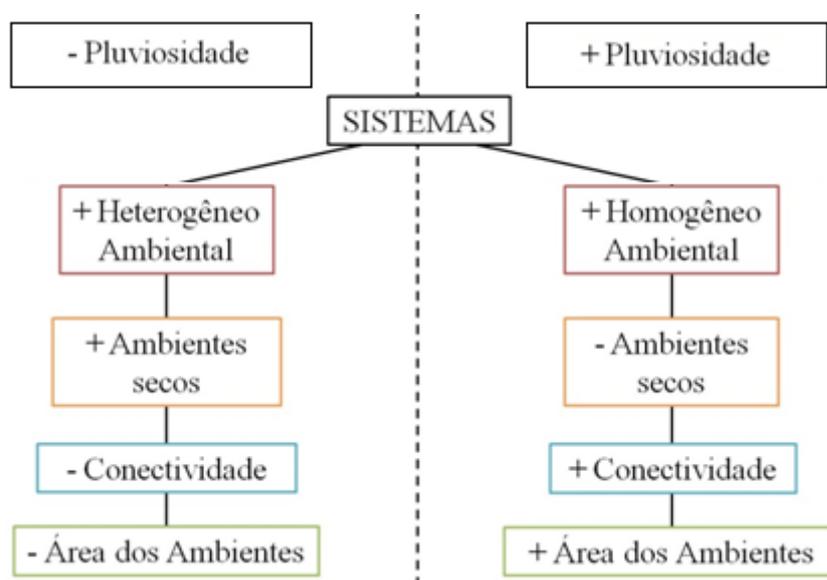


Figura 29. Esquema conceitual evidenciando as tendências decorrentes de dois possíveis cenários climáticos (Instabilidade e Estabilidade) e suas implicações em ecossistemas aquáticos costeiros destituídos de rios principais, considerando os resultados do presente estudo, realizado entre maio de 2010 e maio de 2013 no PARNA Restinga de Jurubatiba, Norte Fluminense.

CONCLUSÃO

O presente estudo forneceu evidências de que a pluviosidade está diretamente associada ao grau de heterogeneidade em planícies costeiras, da mesma maneira que o nível do rio está associado à heterogeneidade de planícies de inundação. Dessa forma, a pluviosidade e a granulometria do sedimento podem ser incorporadas como um preditor da heterogeneidade de ambientes aquáticos costeiros lênticos. Índices pluviométricos de acumulado trimestral inferiores a 250 mm parecem suficientes para que lagoas e poças associadas passassem a ser influenciadas majoritariamente pela salinidade e hidroperíodo. Entretanto, a intensidade das respostas e a importância relativa das demais variáveis não pode ser generalizada, o que demonstra a singularidade do funcionamento de cada um dos três sistemas investigados no PARNA Restinga de Jurubatiba. Considerando o período investigado, a recorrência de fenômenos que submetem os ambientes aquáticos da planície costeira do Norte Fluminense a um padrão climático que se assemelha à região mais árida do país, com o aumento na heterogeneidade ambiental e a frequência de dessecaamentos, pode comprometer diversos processos ecossistêmicos e também a manutenção de espécies que os habitam.

CAPÍTULO 2

A DISTÂNCIA GEOGRÁFICA E AS VARIÁVEIS FÍSICAS E QUÍMICAS COMO FILTROS DA COMPOSIÇÃO DE ESPÉCIES: AVALIANDO A TEORIA DE METACOMUNIDADES

INTRODUÇÃO

Metacomunidade é definida como um conjunto de comunidades locais que são conectadas pela dispersão de múltiplas espécies, que potencialmente interagem (Wilson, 1992). Portanto, mosaicos de ambientes conectados permitem a ocorrência de metacomunidades, em escalas temporais variadas (Wilson 1992; Leibold *et al.*, 2004; Olden, 2007). Os estudos acerca de metacomunidades são relativamente recentes, têm sido motivados pelo incremento do processo de fragmentação espacial e envolvem modelos conceituais que tem como base a influência exercida por processos locais e regionais na configuração da metacomunidade (Forbes & Chase, 2002; Macedo-Soares *et al.*, 2010). Modelos conceituais que procuram explicar os mecanismos subjacentes às configurações das metacomunidades são chamados de *modelo neutro* (neutral model), *dinâmica de manchas* (patch dynamics), *seleção de espécies* (species sorting) e *efeito de massa* (mass effect) (Leibold *et al.*, 2004; Holyoak *et al.*, 2005).

Esses modelos consideram fundamentalmente a intensidade da dispersão e o grau de heterogeneidade dos habitats em suas formulações (Leibold *et al.*, 2004; Holyoak & Mata, 2008). Exemplificando, quando os ambientes podem ser considerados homogêneos em relação às características bióticas ou ambientais, uma metacomunidade pode ser entendida a partir de dois desses modelos: o *neutro* e o de *dinâmica de manchas*. Por outro lado, quando os ambientes podem ser considerados heterogêneos em relação às características bióticas ou ambientais, dois outros modelos podem ser empregados para explicar a dinâmica da metacomunidade: o de *seleção de espécies* e o de *efeito de massa* (Holyoak & Mata, 2008).

Resumidamente, o *modelo neutro* pressupõe que indivíduos de todas as espécies apresentam a mesma aptidão para se estabelecer em uma mancha, assumindo que não haja variação entre localidades em relação às condições ambientais que influenciam a natalidade e a mortalidade, e que a dispersão ocorra de forma ilimitada. Da mesma forma, o modelo de *dinâmica de manchas* implicitamente também assume que não há variação espacial nas condições ambientais entre as manchas, mas as extinções são compensadas pelo papel desempenhado pela dispersão, que fornece colonizadores em manchas vazias. Quando não existem diferenças nas características ou atributos das espécies, o modelo de *dinâmica de manchas* converge para o *modelo neutro*, pressupondo porém que as espécies não possam coexistir indefinidamente. Dessa forma, os efeitos da dispersão na diversidade local de espécies são diferentes entre essas

perspectivas. No *modelo neutro*, o efeito da dispersão leva a um aumento linear da diversidade local, enquanto no de *dinâmica de manchas* prevê-se uma relação quadrática entre o efeito da dispersão e a diversidade local. Em ambos os modelos, a diversidade regional diminui com o efeito da dispersão (Chase *et al.*, 2005).

Por outro lado, quando os ambientes são heterogêneos em relação às características ambientais ou bióticas, uma metacomunidade pode ser investigada sob outras duas perspectivas: o modelo de *seleção de espécies* ou o de *efeito de massa* (Holyoak & Mata, 2008). No primeiro, as espécies persistem apenas em habitats nos quais suas características e interações com outras espécies lhes permitem manter suas populações. Na abordagem do modelo de *seleção de espécies* o papel da dispersão é geralmente ignorado como um processo explícito que pode influenciar a diversidade local e regional. Já no modelo de *efeito de massa*, além de depender das interações entre as espécies como no anterior, o número de espécies também depende do equilíbrio entre as taxas de extinção e colonização (Chase *et al.*, 2005).

Estas perspectivas que consideram o papel da dispersão e da heterogeneidade ambiental têm descrito a estrutura e o funcionamento de diversas metacomunidades, como, por exemplo, a composição das espécies de acordo com o modelo de *seleção de espécies* (Van der Gucht *et al.*, 2007) e a dinâmica de fonte-dreno (*source-sink*) no modelo de *efeito de massa* (Holt, 1993; Mouquet & Loreau, 2002). Entretanto, as predições realizadas pelos modelos muitas vezes não são exclusivas, mas podem ser encontradas em mais de um modelo, por efeito de mecanismos diferentes. A predição de que a diversidade regional diminui com o efeito da dispersão, por exemplo, é encontrada no *modelo neutro*, no *dinâmica de manchas* e o no *efeito de massa* (Chase *et al.*, 2005), mas não no modelo de *seleção de espécies*, onde o efeito da dispersão não influencia fortemente a diversidade regional.

Estudos em ecossistemas aquáticos continentais têm demonstrado que a estrutura de metacomunidades é dependente da ocorrência de conectividade hidrológica (Pazin *et al.*, 2006; Macedo-Soares *et al.*, 2010). A conectividade hidrológica entre os biótopos aquáticos é gerada pelo extravasamento de um ambiente aquático e incrementada em períodos estendidos e/ou de intensa pluviosidade (Agostinho *et al.*, 2004; Rocha, 2004; Macedo-Soares *et al.*, 2010). Em um extremo do gradiente de conectividade, o extravasamento de rios e lagos provocado pela inundação periódica provoca uma

similaridade entre biótopos anteriormente isolados, promovendo uma homogeneização ambiental do sistema a partir dos fatores físicos e químicos da água (Pazin *et al.*, 2006; Thomaz *et al.*, 2007; Fernandes *et al.*, 2009; Macedo-Soares *et al.*, 2010; Capítulo 1 desta dissertação). Além de reduzir a heterogeneidade das características físicas e químicas, a conectividade hidrológica permite a movimentação dos organismos entre os diversos biótopos através das conexões estabelecidas durante o extravasamento. Dessa forma, o extravasamento de um corpo d'água principal e o estabelecimento de conexões hidrológicas com outros ambientes forma e mantém diversos biótopos aquáticos que podem funcionar como reservatórios da diversidade regional (Macedo-Soares *et al.*, 2010).

No outro extremo do gradiente de conectividade, com a ausência de conexão hidrológica entre ambientes e o dessecamento, fatores locais passam a influenciar com maior intensidade nas variáveis físicas e químicas da água, promovendo uma maior heterogeneidade ambiental do sistema. Em sistemas costeiros, por exemplo, a salinidade tende a apresentar uma relação negativa com a pluviosidade. O valor absoluto da salinidade e sobretudo sua variação temporal são de fundamental importância na seleção dos organismos que habitam os sistemas aquáticos, pois a salinidade do meio atua sobre os processos vitais de seu metabolismo, como por exemplo, a regulação osmótica (Esteves *et al.*, 2011; Laurance *et al.*, 2012). Espécies de peixes que podem tolerar apenas mudanças pouco pronunciadas na concentração de sais dissolvidos do meio externo são conhecidas como estenohalinas, enquanto aquelas com habilidade para tolerar uma ampla variação de salinidade do ambiente são conhecidas como eurihalinas (Helfman *et al.*, 2008). Peixes que habitam lagoas costeiras podem ser basicamente categorizados em dulcícolas, estuarinos e marinhos, sendo que sua ocorrência e proporção relativa nas comunidades varia com a distância das populações-fonte e com as condições prevalecentes, em especial quanto a salinidade da água (Mouillot, *et al.*, 2007; Garcia *et al.*, 2001; Guimarães, 2013). Dessa forma, é esperado que também em sistemas costeiros a redução da conectividade hidrológica e níveis diferenciados de dessecamento dos corpos d'água determinem alterações ambientais que influenciam na composição local dos organismos, nas suas movimentações pelo sistema e, conseqüentemente, nos processos de colonização e extinção local de espécies em conjuntos de comunidades locais estruturadas em metacomunidades.

O presente estudo parte do pressuposto de que, na ausência de conectividade hidrológica promovida pelo extravasamento do corpo hídrico principal representado pelas lagoas, a maior influência de fatores locais determina uma maior heterogeneidade ambiental entre ambientes aquáticos formados por lagoas e poças associadas. Se essa heterogeneidade fosse expressa pela intensidade do gradiente de salinidade da água, na ocorrência de metacomunidades seria esperado que a persistência local das espécies dependesse de sua capacidade em tolerar variações e amplitude da salinidade da água. Assim, espécies estenohalinas seriam extintas localmente em ambientes que experimentam variações intensas na salinidade da água e a dispersão das espécies seria limitada em períodos de desconexão hidrológica. Dessa forma, o objetivo principal deste estudo foi avaliar se comunidades de peixes em sistemas formados por lagoas costeiras e poças associadas apresentam uma estrutura de metacomunidades, e em caso afirmativo, se a dinâmica ambiental é capaz de alterar sua estrutura em função da capacidade diferencial das espécies em tolerar a salinidade.

MATERIAISE MÉTODOS

Área de Estudo

O estudo foi conduzido no período compreendido entre maio de 2010 a maio de 2013 em dezoito ambientes, sendo estes compostos por três lagoas costeiras (Garça, Piri-piri e Catingosa) e 15 poças adjacentes, localizados no Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba (PARNA Restinga de Jurubatiba) (Figura 1 do Capítulo 1). Esta unidade de conservação é a única em nível federal a proteger o ecossistema de restinga. Em uma faixa de 40 km de extensão do PARNA Restinga de Jurubatiba são encontradas cerca de 20 lagoas, cujas características físicas e químicas são determinadas por diversos fatores como a influência marinha, a vegetação da restinga e a ocorrência de canais de drenagem (Farjalla *et al.*, 2002; Caliman *et al.*, 2010).

Para este estudo, o conjunto formado por cada lagoa e suas poças associadas foi considerado um sistema (Tabela 1 do Capítulo 1). Detalhes sobre a distância entre os ambientes e a caracterização da granulometria do sedimento dos mesmos podem ser consultados no Capítulo 1 desta dissertação. Os sistemas selecionados para o estudo se localizam no município de Quissamã, sendo que as lagoas apresentam um tamanho intermediário em relação às demais lagoas do PARNA Restinga de Jurubatiba (de 0,09 a 0,21 km²) (Caliman *et al.*, 2010).

A região Norte Fluminense onde se encontra o PARNA Jurubatiba pode ser caracterizada por um clima quente e úmido, com temperatura média anual de 26 °C (Macedo-Soares *et al.*, 2010). De acordo com os registros pluviométricos do Instituto Nacional de Meteorologia para o município de Campos dos Goytacazes, RJ, as duas últimas décadas foram marcadas por uma diferença marcante na intensidade da precipitação (Figura 3 do Capítulo 1). No período correspondente ao estudo, a pluviosidade foi caracterizada por uma queda gradual da intensidade máxima mensal (Figura 5 do Capítulo 1). Assim o hidroperíodo, ou seja, o tempo medido em meses que cada ambiente apresentou água, teve alterações marcantes a partir do quarto trimestre de coletas, quando 60 % das poças secaram em pelo menos um mês (Figura 7 do Capítulo 1). A maior parte dessas poças voltou a ser preenchida com água nas chuvas subsequentes, porém foram poucas as que estabeleceram conexão hidrológica com outras poças ou com a lagoa. A partir dessa constatação, o período compreendido neste estudo foi dividido em duas fases, uma denominada de Antes (que compreendeu as

coletas realizadas entre maio de 2010 e fevereiro de 2011) e outra denominada de Depois (que compreendeu as coletas realizadas entre março de 2011 e maio de 2013). Mais detalhes sobre a adoção deste método podem ser consultados no Capítulo 1 desta dissertação.

Amostragens

A amostragem dos peixes ocorreu trimestralmente, enquanto o monitoramento dos fatores físicos e químicos ocorreu a cada mês. A adoção de intervalos mensais para a limnologia se justifica pelo fato de que possíveis mudanças na composição e abundância das espécies poderiam ser decorrentes de variações intensas na pluviosidade ou estiagem em uma escala inferior a três meses, ou estabelecimento temporário de conexão hidrológica entre ambientes. O método de obtenção das variáveis físicas e químicas está detalhado no Capítulo 1.

O esforço amostral variou de acordo com o tamanho, profundidade e com o grau de estruturação do habitat de cada ambiente (ocorrência de vegetação aquática, troncos e galhos). Foram utilizadas sete redes de espera de diferentes malhagens (1,5 a 4,5 cm de entrenós) que permaneceram expostas por quatro horas, arrastos marginais e puçás (0,5 cm de entrenós), além de peneiras e picarés (0,3 cm de malha). Todos estes apetrechos de pesca foram utilizados em dois pontos amostrais nas lagoas, junto da barra arenosa, e no fundo, porções respectivamente mais próxima e mais distante do mar. Os peixes amostrados nesses dois pontos foram considerados como pertencentes a uma única amostra, a respectiva lagoa. Nas poças, as redes de espera não foram utilizadas, e em poças muito pequenas ($< 25 \text{ m}^2$) o arrasto marginal também não foi utilizado. Em todos os ambientes foram realizadas três baterias de coleta (exceto para as redes de espera), que variaram em tempo proporcionalmente com o tamanho do local. Se ao final da terceira bateria a curva do coletor se estabilizou, ou seja, nenhuma espécie nova havia sido capturada, a coleta neste ambiente era dada por encerrada. Após coletados, os peixes foram fixados ainda em campo em formalina 4 % e posteriormente transferidos para álcool 70 % g.l. e identificados no Laboratório Integrado de Zoologia do NUPEM/UFRJ. Exemplares de todas as espécies serão depositados na coleção de peixes do NUPEM, Universidade Federal do Rio de Janeiro (NPM).

Análise dos dados

Os dados utilizados para as análises se referem aos 37 meses de amostragem da limnologia e 13 trimestres de amostragem da ictiofauna, compreendendo o período entre maio de 2010 e maio de 2013. Foi calculada a média de cada variável física e química e este valor médio foi utilizado para as análises. As variáveis utilizadas nas análises foram a salinidade, a temperatura da água, o pH, a profundidade máxima e as concentrações de oxigênio dissolvido, carbono orgânico dissolvido, clorofila *a*, nitrogênio total e fósforo total, além da razão entre nitrogênio e fósforo totais.

Os valores de abundância de cada espécie considerando todos os aparatos de pesca empregados em cada ocasião de coleta foram somados para cada ambiente e divididos pelo somatório da área das redes de espera ($403,6 \text{ m}^2$), da distância percorrida com o arrasto marginal (distância 60 m, área de 300 m^2) e da área varrida com as peneiras, picarés e puçás (variável, dependendo do ambiente). Dessa forma, a abundância dos peixes foi expressa em densidade (indivíduos. 10 m^2), considerando os indivíduos capturados em todos os aparatos de pesca empregados em cada ocasião de coleta e ambiente.

Considerando que ambientes aquáticos costeiros continentais se caracterizam pela ocorrência de espécies com diferentes afinidades e tolerâncias à salinidade da água, as espécies registradas no presente estudo foram classificadas de acordo com as divisões propostas por Nichols (1928) e Myers (1938) que distinguem as espécies de água doce basicamente por sua filogenia, origem e tolerância à salinidade. Espécies dulcícolas no geral intolerantes à salinidade formam a Divisão Primária, espécies dulcícolas de origem marinha tolerantes a águas salobras constituem-se na Divisão Secundária, e as espécies de origem marinha com afinidade pelas águas salobras são reconhecidas na Divisão Periférica. A partir de uma matriz geral contendo todas as espécies nas colunas e as amostras nas linhas (cada uma das 18 localidades em cada uma das 13 coletas), foi possível calcular os descritores das comunidades de peixes, como a riqueza de espécies, a abundância de indivíduos, o índice de diversidade de Shannon-Wiener e de equidade. Este procedimento foi repetido para três outras matrizes, cada uma contemplando as espécies de peixes de cada uma das três divisões. Levantamentos da coleção de peixes do Museu Nacional do Rio de Janeiro (MNRJ) foram utilizados para comparar a

composição de espécies nos ambientes investigados com os registros do complexo formado pela lagoa Feia, canais que conectam essa à lagoa da Ribeira e lagoa Preta. Estas informações foram fornecidas pelo curador da seção de peixes do MNRJ (Dr. Marcelo Ribeiro de Britto), os números dos lotes avaliados são apresentados no Anexo III.

O efeito do tempo e da precipitação regional na estrutura das comunidades

Com o objetivo de verificar a relação de dependência das variações da riqueza de espécies com o tempo decorrido e com a pluviosidade, foram calculadas regressões lineares múltiplas (RLM). Nas RLMs, a riqueza de espécies foi considerada a variável dependente e o tempo e a pluviosidade as variáveis independentes preditoras. Um total de quatro RLMs foram calculadas: uma considerando a matriz geral das espécies (denominada de Total) e as outras considerando as espécies de cada uma das divisões (Primária, Secundária e Periférica). O coeficiente de determinação da regressão linear múltipla (R^2) foi utilizado como um indicador do percentual de explicação do modelo completo, considerando as duas variáveis preditoras simultaneamente. Uma avaliação de cada uma das variáveis preditoras foi efetuada considerando os valores da estatística t e o valor de seu respectivo coeficiente angular (beta). O pressuposto de normalidade dos resíduos das regressões foi testado com o teste de Shapiro-Wilk.

Os padrões de similaridade na composição e abundância das espécies nas comunidades foram avaliados pela aplicação da técnica de escalonamento multidimensional não métrico (NMDS; *Non-metric Multidimensional Scaling*). Para isto, uma matriz de dissimilaridade entre as amostras foi construída a partir da matriz de densidade das espécies (colunas) em cada ambiente e trimestre (linhas). O índice de dissimilaridade de Bray-Curtis foi selecionado como uma medida da dissimilaridade entre as amostras. A ordenação das amostras pela NMDS utilizou uma configuração bidimensional, priorizando os dois eixos com menor *stress* (Legendre & Legendre, 1998). Este procedimento foi aplicado para o conjunto de dados de todo o período e também para as fases Antes e Depois, e permitiu evidenciar as amostras mais e menos similares em relação à composição de suas espécies.

O filtro ambiental nas comunidades: variáveis ambientais e distância geográfica

A possível influência das variáveis físicas e químicas na composição e abundância das espécies nas comunidades foi explorada através de análises de redundância (ARDs) aplicadas às matrizes de presença-ausência (PA) e abundância das espécies. Conceitualmente, uma ARD se assemelha a uma regressão linear múltipla, seguida por uma análise de componentes principais, onde as variáveis resposta representadas pelas espécies compõem uma matriz chamada de matriz Y, que é explicada por uma matriz de variáveis físicas e químicas preditoras chamada de matriz X (Borcard *et al.*, 2011). A ARD é uma análise linear, por este motivo é necessário que os dados de abundância (densidade no caso desse estudo) das comunidades sejam submetidos a transformações de Hellinger (Peres-Neto *et al.*, 2006). Na ARD, o resultado é expresso como a proporção da matriz resposta Y que é explicada pela matriz preditora X, além de gerar um coeficiente de determinação equivalente ao R^2 da regressão múltipla. Porém, de acordo com Peres-Neto *et al.* (2006), no caso da ARD o R^2 é um valor tendencioso e o emprego de diversas variáveis preditoras para um número reduzido de observações ($> 1:10$) infla o valor da variância na análise. Este problema é solucionado pelo método *forward selection* (Dray *et al.*, 2011), que na linguagem R (R Development Core Team, 2013) pode ser aplicado com a função “*forward.sel()*”.

Ainda na ARD, uma possível influência exclusiva da distância sobre a composição e abundância das espécies, bem como uma influência compartilhada da distância com as variáveis físicas e químicas, foi explorada em uma extensão da técnica conhecida como análise de redundância parcial (ARD parcial). Na ARD parcial, a matriz espacial W foi representada pela matriz de distância geográfica entre as localidades, expressa em metros (ver Capítulo 1 para detalhes do método de obtenção das distâncias e seus valores na Tabela 2). Assim, além da matriz X, a ARD parcial também utiliza a matriz W como preditora da matriz Y. No final da análise, é computado o R^2 ajustado das quatro ARDs parciais, que particionam a variância total observada na matriz Y das variáveis resposta. O primeiro componente corresponde exclusivamente ao percentual de explicação devido às variáveis físicas e químicas (VarAmb). O segundo corresponde à interação devida às variáveis físicas e químicas e a distância geográfica (VarAmb+Dist). O terceiro corresponde exclusivamente ao percentual de explicação devido à distância (Dist). Ou seja, assim como em qualquer regressão, o resíduo representa a fração da variância que não pode ser atribuída

exclusivamente ao efeito das variáveis físicas e químicas, nem à distância, tampouco à interação entre estes dois componentes. A significância das frações de explicação da variância na ARD foi avaliada através de teste de permutação, utilizando 9999 randomizações. Os valores do acumulado trimestral da precipitação para a região (INMET, 2008) foram plotados juntamente com os R^2 ajustados das ARDs com a finalidade de avaliar descritivamente se a pluviosidade influencia na proporção da variância das comunidades explicada pelas variáveis físicas e químicas.

Os descritores da estrutura das comunidades foram calculados no PC-Ord 4.0 (McCune & Mefford, 1999), as regressões lineares múltiplas foram calculadas pela rotina de modelos lineares gerais de Statistica 7.0 (Statsoft, 2007), o escalonamento multidimensional não métrico foi calculado no Primer 5.0 (Clarke, 1993) e as análises de redundância e redundância parcial foram calculadas na linguagem de programação R, fazendo uso dos pacotes (ade4, AEM, PCNM e Vegan). Em todas as análises estatísticas, o nível de significância assumido foi $\alpha = 0,05$. Dessa forma, sempre que a estatística de um determinado teste esteve associado a uma probabilidade $P \leq 0,05$, o resultado foi considerado significativo.

RESULTADOS

As treze coletas trimestrais realizadas em três lagoas costeiras e 15 poças associadas entre maio de 2010 a maio de 2013 resultaram no registro de 27 espécies de peixes, pertencentes a 10 ordens e 19 famílias de Teleostei, sendo que a classificação nominal e das famílias seguiu Nelson (2006). Destas, oito espécies pertencem à Divisão Primária (*Acentronichthys* sp., *Callichthys callichthys*, *Sternopygus* aff. *carapo*, *Astyanax* aff. *bimaculatus*, *Hoplias* aff. *malabaricus*, *Hyphessobrycon bifasciatus*, *Hoplerythrinus unitaeniatus* e *Hyphessobrycon reticulatus*) e oito pertencentes à Divisão Secundária (*Synbranchus marmoratus*, *Tilapia rendalli*, *Atlantirivulus jurubatibensis*, *Geophagus brasiliensis*, *Jenynsia multidentata*, *Phalloceros harpagos*, *Phalloptychus januario* e *Poecilia vivipara*). As outras 11 espécies são marinhas, que se distribuem pela costa ou que são estuarinas com afinidade pelas águas salobras. Neste estudo, estas espécies foram coletivamente consideradas como Periféricas de água doce (*Awaous tajasica*, *Trinectes paulistanus*, *Mugil liza*, *Sciades* sp., *Micropogonias furnieri*, Lutjanidae sp., *Gobionellus oceanicus*, *Lycengraulis grossidens*, *Platanichthys platana*, *Anchovia clupeioides* e *Atherinella brasiliensis*) (Tabela 1).

Apenas oito das 27 espécies registradas foram recuperadas na coleção ictiológica do MNRJ para o maior sistema de água doce da região, a lagoa Feia, composta pelas localidades do canal que conecta a lagoa Feia à Ribeira, a lagoa Preta e a própria lagoa Feia. São elas *Astyanax* aff. *bimaculatus*, *Hoplias* aff. *malabaricus*, *Hyphessobrycon bifasciatus*, *Hoplerythrinus unitaeniatus*, *Hyphessobrycon reticulatus*, *Geophagus brasiliensis*, *Lycengraulis grossidens* e *Atherinella brasiliensis* (Tabela 1).

A frequência de ocorrência das espécies variou temporalmente. Somente 33,3 % das espécies foram registradas nos 13 trimestres, em pelo menos um dos 18 ambientes. Essas espécies persistentes foram *Hoplerythrinus unitaeniatus*, *Hyphessobrycon reticulatus*, *Atlantirivulus jurubatibensis*, *Atherinella brasiliensis*, *Geophagus brasiliensis*, *Jenynsia multidentata*, *Phalloceros harpagos*, *Phalloptychus januario* e *Poecilia vivipara*. Em sua maioria, as espécies mais constantes nas amostragens foram as secundárias, como *Atlantirivulus jurubatibensis*, uma espécie endêmica do PARNA Jurubatiba, com ocorrência registrada nesse estudo em uma única poça perene (C01).

Tabela 1. Peixes registrados nos 18 ambientes compostos por lagoas costeiras e poças associadas no PARNA Restinga de Jurubatiba, RJ. Os valores no corpo da tabela indicam a média e o desvio padrão da abundância da espécie em cada ambiente e nas três linhas inferiores os demais descritores da estrutura das comunidades. X indica a ocorrência da espécie no complexo da lagoa Feia, formado pela lagoa, pelo canal que a conecta à lagoa da Ribeira e a lagoa Preta. Consultar a Tabela 1 do Capítulo 1 desta dissertação para identificar o ambiente e Material & Métodos para os critérios da classificação das espécies nas divisões Primária, Secundária e Periférica.

Espécies	Divisão	Locais																	Complexo Lagoa Feia			
		Lagoa Garça	G01	G02	G03	G04	G05	G06	Lagoa Piri-piri	P01	P02	P03	P04	P05	Lagoa Catingosa	C01	C02	C03		C04		
Ordem Clupeiformes																						
Engraulidae																						
<i>Anchovia clupeoides</i> (Swainson, 1839)	Periférica																			0,42 ±0,62		
<i>Lycengraulis grossidens</i> (Spix & Agassiz, 1829)	Periférica	0,45 ±1,06																		0,01 ±0,03	X	
Clupeidae																						
<i>Platanichthys platana</i> (Regan, 1917)	Periférica																			0,30 ± 0,41		
Ordem Characiformes																						
Characidae																						
<i>Astyanax</i> aff <i>bimaculatus</i> (Linnaeus, 1758)	Primária									0,04 ±0,12	0,10 ±0,24											
<i>Hyphessobrycon bifasciatus</i> Ellis, 1911	Primária	0,10 ±0,23						0,01 ±0,05	0,51 ±1,05	1,70 ±2,25	3,52 ±1,00	12,27 ±18,78		1,05 ±2,24	0,02 ±0,04							
<i>Hyphessobrycon reticulatus</i> Ellis, 1911	Primária						0,17 ±0,23	2,75 ±2,31	0,01 ±0,03	0,10 ±0,22	0,02 ±0,03		15,60 ±22,53	3,17 ±7,82				0,02 ±0,06				
Erythrinidae																						
<i>Hoplerythrinus unitaeniatus</i> (Spix & Agassiz, 1829)	Primária			0,25 ±0,35		1,40 ±1,10	4,70 ±7,18	0,67 ±2,41		0,08 ±0,14		20,00 ±49,61	0,54 ±1,54									
<i>Hoplias</i> aff <i>malabaricus</i> (Bloch, 1795)	Primária	0,03 ±0,12						0,64 ±1,05	4,40 ±7,64	0,73 ±1,18	2,70 ±4,56		0,02 ±0,03									
Ordem Siluriformes																						
Callichthyidae																						
<i>Callichthys callichthys</i> (Linnaeus, 1758)	Primária																			0,23 ±0,81		
Ariidae																						
<i>Sciades</i> sp.	Primária	0,11 ±0,41																				
Heptapteridae																						
<i>Acentronichthys</i> sp.	Primária											0,01 ±4E-3										
Ordem Gymnotiformes																						
Gymnotidae																						
<i>Sternopygus</i> aff <i>carapo</i> Linnaeus, 1758	Primária																			0,40 ±0,86		
Ordem Mugiliformes																						
Mugilidae																						
<i>Mugiliza</i> Valenciennes, 1836	Periférica																			2,64 ±9,54		
Ordem Atheriniformes																						
Atherinopsidae																						
<i>Atherinella brasiliensis</i> (Quoy & Gaimard, 1825)	Periférica	1,58 ±2,11								1,06 ±1,23	0,11 ±0,12									0,91 ±0,89	2E-3 ±8E-3	X

Tabela 1. Continuação...

Espécies	Divisão	Locais																	Complexo Lagoa Feia	
		Lagoa Garça	G01	G02	G03	G04	G05	G06	Lagoa Piri-piri	P01	P02	P03	P04	P05	Lagoa Catingosa	C01	C02	C03		C04
Ordem Cyprinodontiformes																				
Rivulidae																				
<i>Atlantirivulus jurubatibensis</i> (Costa, 2008)	Secundária																	0,34 ±0,27		
Anablepidae																				
<i>Jenynsia multidentata</i> (Jenyns, 1842)	Secundária	0,32 ±0,47							0,20 ±0,45	0,47 ±1,00					0,10 ±0,30	1,95 ±1,94	2E-4 ±6E-4		8,00 ±10,10	
Poeciliidae																				
<i>Phalloceros harpagos</i> Lucinda, 2008	Secundária																	1,17 ±0,84		
<i>Phalloptychus januaris</i> (Hensel, 1868)	Secundária	0,45 ±1,00							0,25 ±0,46	1,30 ±1,00					0,95 ±2,48	0,71 ±0,88		5E-4 ±1E-3	22,31 ±34,07	
<i>Poecilia vivipara</i> Bloch & Schneider, 1801	Secundária	0,49 ±0,91	0,036			0,40 ± 0,56			1,25 ±1,95	7,33 ±5,00				2,00 ±4,30	0,29 ± 0,41	3E-3 ±0,01	1,38 ±1,23	3,80 ±3,45		
Ordem Synbranchiformes																				
Synbranchidae																				
<i>Synbranchus marmoratus</i> Bloch, 1795	Secundária					0,49 ± 1,00											0,20 ±0,55			
Ordem Perciformes																				
Lutjanidae																				
<i>Lutjanidae</i> sp.	Periférica	1E-4 ±1E-4												1E-4 ±3E4						
Sciaenidae																				
<i>Micropogonias furnieri</i> (Desmarest, 1823)	Periférica	0,49 ±1,78																		
Ordem Pleuronectiformes																				
Achiridae																				
<i>Trinectes paulistanus</i> (Miranda Ribeiro, 1915)	Periférica	0,08 ±0,31																		
Cichlidae																				
<i>Geophagus brasiliensis</i> (Quoy & Gaimard, 1824)	Secundária	2,47 ±2,47				0,03 ±0,06			4,30 ±5,80	3,10 ±5,51	0,86 ± 0,90	1,90 ±2,00		0,30 ±0,75	1,85 ±2,48				0,32 ±0,70	
<i>Tilapia rendalli</i> (Boulenger, 1897)	Secundária	1,01 ±3,66							0,04 ±0,12	0,03 ±0,07		3,76 ±4,41			3,72 ±10,35				0,05 ±0,11	
Gobiidae																				
<i>Awaous tajasca</i> (Lichtenstein, 1822)	Periférica																0,03 ±0,11			
<i>Gobionellus oceanicus</i> (Pallas, 1770)	Periférica	0,10 ±0,39															0,06 ±0,16			
Riqueza (média±DesvPad)		5,46 ± 1,76	1 ± 0	1 ± 0	1 ± 0	2 ± 0	1,45 ± 0,52	5,53 ± 1,66	5,0 ± 2,28	3,0 ± 1,73	3,0 ± 0,70	1,25 ± 0,45	3,25 ± 2,25	6,69 ± 1,79	3,07 ± 0,86	1,28 ± 0,48	3,54 ± 0,82			
Equidade (média±DesvPad)		0,63 ± 0,25	0	0	0	0,34 ± 0,32	0,20 ± 0,29	0,62 ± 0,19	0,56 ± 0,17	0,44 ± 0,40	0,78 ± 0,14	0,09 ± 0,27	0,38 ± 0,37	0,66 ± 0,16	0,60 ± 0,22	0,09 ± 0,23	0,68 ± 0,15			
Índice de Shannon (média±DesvPad)		1,09 ± 0,41	0	0	0	0,23 ± 0,22	0,14 ± 0,20	1,05 ± 0,37	0,90 ± 0,46	0,61 ± 0,56	0,84 ± 0,26	0,06 ± 0,19	0,57 ± 0,61	1,25 ± 0,37	0,70 ± 0,35	0,06 ± 0,16	0,85 ± 0,25			

As espécies primárias e periféricas foram, geralmente, aquelas que deixaram de ser registradas com o tempo nas capturas. É interessante notar que a maior parte das espécies periféricas foi registrada esporadicamente e apenas nas lagoas (exceto *A. brasiliensis*), geralmente nas amostragens do primeiro semestre de cada ano (fevereiro e maio) (Figura 1).

Espécies	Divisão	T01	T02	T03	T04	T05	T06	T07	T08	T09	T10	T11	T12	T13
<i>Awaous tajasca</i> (Lichtenstein, 1822)	Periférica				■									
<i>Trinectes paulistanus</i> (Miranda Ribeiro, 1915)	Periférica												■	■
<i>Mugil liza</i> Valenciennes, 1836	Periférica													■
<i>Sciades</i> sp.	Periférica													■
<i>Micropogonias furnieri</i> (Desmarest, 1823)	Periférica				■									
<i>Acentronichthys</i> sp.	Primária								■					
<i>Lutjanidae</i> sp.	Periférica	■												
<i>Callichthys callichthys</i> (Linnaeus, 1758)	Primária			■	■				■					
<i>Gobionellus oceanicus</i> (Pallas, 1770)	Periférica				■					■				
<i>Sternopygus</i> aff. <i>carapo</i> Linnaeus, 1758	Primária								■	■			■	
<i>Astyanax</i> aff. <i>bimaculatus</i> (Linnaeus, 1758)	Primária				■	■	■	■						
<i>Synbranchus marmoratus</i> Bloch, 1795	Secundária	■	■	■	■	■	■		■		■			
<i>Hoplias</i> aff. <i>malabaricus</i> (Bloch, 1795)	Primária	■	■	■	■	■	■							
<i>Lycengraulis grossidens</i> (Spix & Agassiz, 1829)	Periférica					■	■	■						
<i>Platanichthys platana</i> (Regan, 1917)	Periférica					■	■	■						
<i>Hyphessobrycon bifasciatus</i> Ellis, 1911	Primária								■	■				
<i>Anchovia clupeioides</i> (Swainson, 1839)	Periférica								■	■	■			
<i>Tilapia rendalli</i> (Boulenger, 1897)	Secundária								■	■	■			
<i>Hoplerethrinus unitaeniatus</i> (Spix & Agassiz, 1829)	Primária								■	■	■			■
<i>Hyphessobrycon reticulatus</i> Ellis, 1911	Primária								■	■	■			■
<i>Atlantirivulus jurubatibensis</i> (Costa, 2008)	Secundária								■	■	■			■
<i>Atherinella brasiliensis</i> (Quoy & Gaimard, 1825)	Periférica								■	■	■			■
<i>Geophagus brasiliensis</i> (Quoy & Gaimard, 1824)	Secundária								■	■	■			■
<i>Jenynsia multidentata</i> (Jenyns, 1842)	Secundária								■	■	■			■
<i>Phalloceros harpagos</i> Lucinda, 2008	Secundária								■	■	■			■
<i>Phalloptychus januarius</i> (Hensel, 1868)	Secundária								■	■	■			■
<i>Poecilia vivipara</i> Bloch & Schneider, 1801	Secundária								■	■	■			■

Figura 1. Persistência das espécies durante os treze trimestres contemplados no presente estudo, realizado no PARNA Restinga de Jurubatiba, Norte Fluminense, entre maio de 2010 e maio de 2013. Consultar Material & Métodos para os critérios da classificação das espécies nas divisões Primária, Secundária e Periférica.

Dois dos 18 ambientes investigados nunca apresentaram peixes, sendo essas poças temporárias com hidroperíodo reduzido (G02 e C02) (Figura 7 do Capítulo 1). Dentre os demais ambientes, seis apresentaram ao menos uma espécie em pelo menos 11 dos 13 trimestres, sendo estes ambientes as poças permanentes G06, P04 e C01 e as três lagoas. Além disso, peixes foram coletados nas poças temporárias G1, G5, G3 e P2 apenas nos primeiros trimestres do estudo, antes do primeiro evento de dessecação em fevereiro de 2011 (Figura 2).

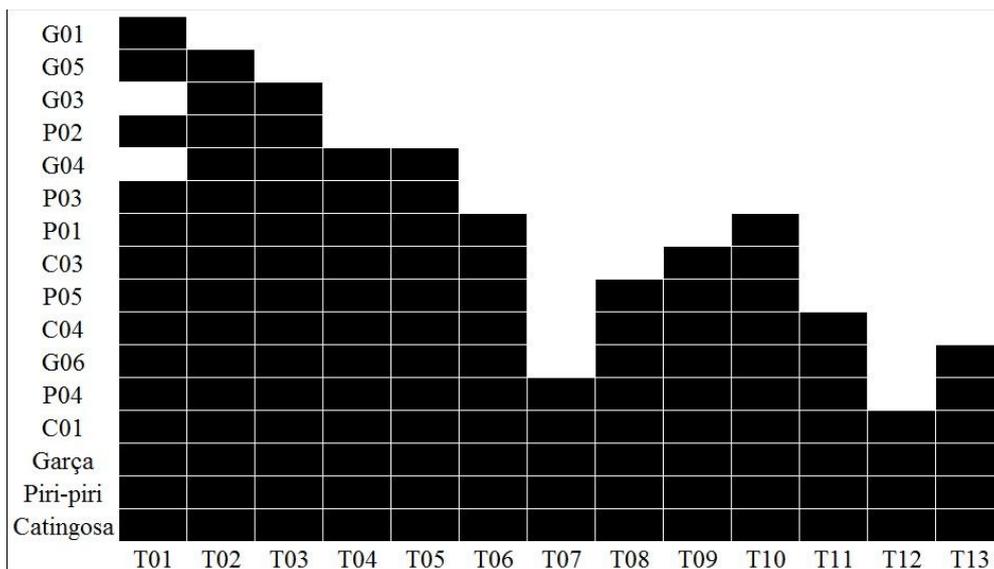


Figura 2. Ocorrência de espécies de peixes durante os treze trimestres contemplados no presente estudo, realizado no PARNA Restinga de Jurubatiba, Norte Fluminense, entre maio de 2010 e maio de 2013.

O efeito do tempo e da precipitação regional na estrutura das comunidades

A riqueza de espécies diminuiu ao longo do tempo. No primeiro trimestre foram registradas 16 espécies, apesar desta não ser a riqueza máxima registrada em uma única coleta. O maior número de espécies registrado nos 18 ambientes em uma única ocasião foi 19, no quarto trimestre. A partir de então, a riqueza de espécies passou a diminuir sucessivamente, até o décimo terceiro, quando a frequência de espécies representou apenas 58 % do número máximo de espécies registrado até fevereiro de 2011 (Figura 3).

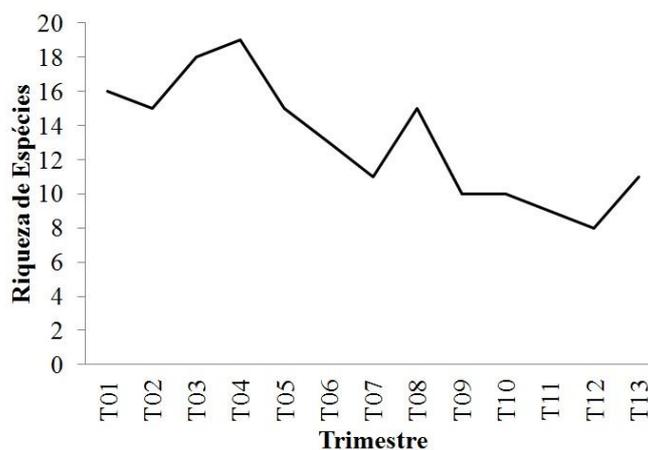


Figura 3. Variação da riqueza total de espécies durante as treze coletas trimestrais realizadas no PARNA Restinga de Jurubatiba, Norte Fluminense, entre maio de 2010 e maio de 2013.

Quando a análise da variação temporal da riqueza foi aplicada às divisões de espécies, verificou-se tendências diferenciadas (Figura 4). A redução na riqueza das espécies foi mais acentuada para as primárias e as periféricas em relação às secundárias, para as quais a riqueza passou de 8 para 6 espécies (Figura 5).

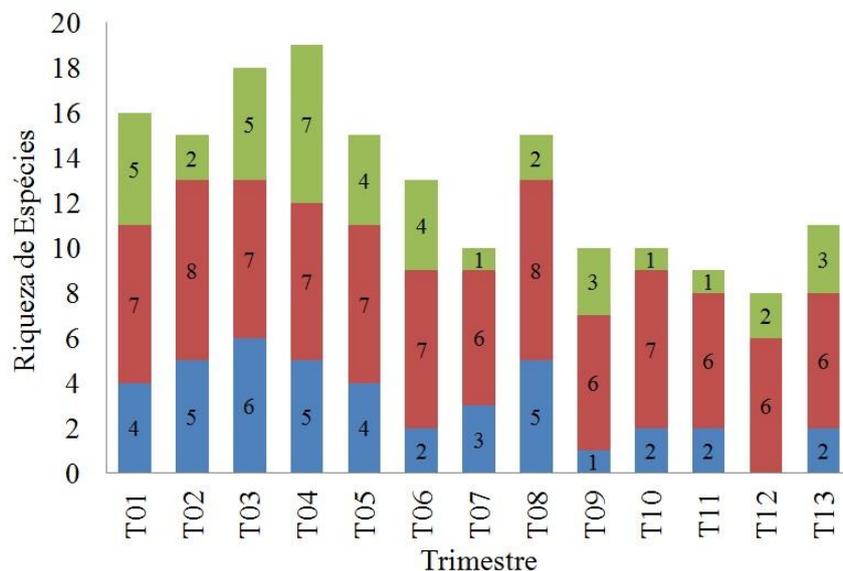


Figura 4. Variação da riqueza de espécies durante as treze coletas trimestrais realizadas no PARNA Restinga de Jurubatiba, Norte Fluminense, entre maio de 2010 e maio de 2013. As cores na barra indicam a frequência relativa das espécies das divisões Primária (azul), Secundária (vermelho) e Periférica (verde).

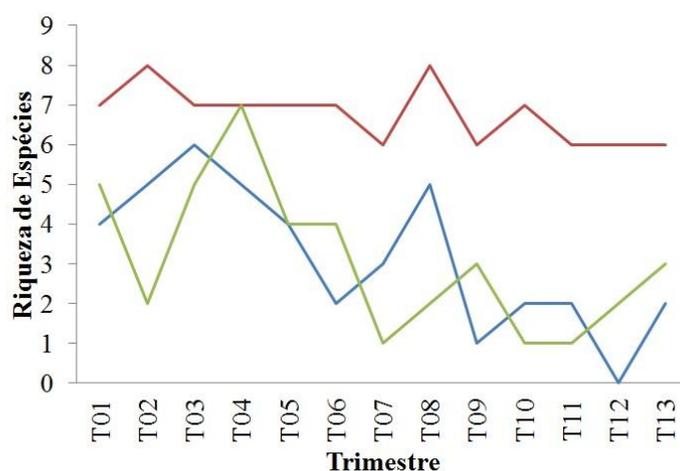


Figura 5. Variação da riqueza de espécies durante as treze coletas trimestrais realizadas no PARNA Restinga de Jurubatiba, Norte Fluminense, entre maio de 2010 e maio de 2013. As cores das linhas indicam a frequência absoluta das espécies das divisões Primária (azul), Secundária (vermelha) e Periférica (verde).

A abundância média de peixes nas comunidades aumentou até o sexto trimestre, quando passou a diminuir, com pequenos aumentos esporádicos (Figura 6A). Isto foi característico para as espécies primárias (Figura 6B), enquanto para as secundárias inicialmente houve um leve aumento da abundância média nas comunidades (Figura 6C). As espécies periféricas foram as que tiveram os menores valores de abundância média nas comunidades (Figura 6D).

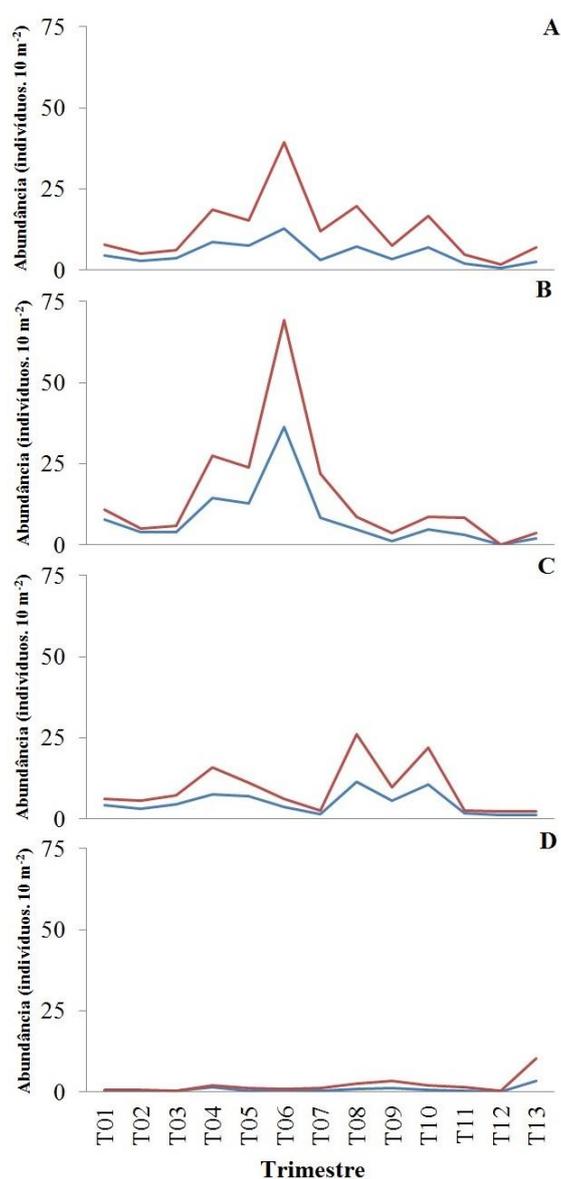


Figura 6. Variação da abundância média Total (A), divisão dulcícola Primária (B), divisão dulcícola secundária (C) e divisão periférica (D) durante as treze coletas trimestrais realizadas no PARNA Restinga de Jurubatiba, Norte Fluminense, entre maio de 2010 e maio de 2013. As cores das linhas indicam a média (azul) e o desvio-padrão (vermelha).

A equidade das espécies foi influenciada negativamente pelo aumento da abundância das espécies primárias no sexto trimestre, porém de forma geral, seus valores entre o início e o final do período do estudo foram similares (Figura 7A). A equidade para as divisões primária e periférica variou de forma pronunciada, com tendência temporal geral de decréscimo (Figura 7B e D). Para as espécies da divisão secundária, a equidade foi relativamente estável e elevada, variando em uma faixa de 0,5 até 0,9 (Figura 7C), demonstrando que para essas, além da redução pouco pronunciada da riqueza, a frequência relativa na abundância não sofreu fortes alterações.

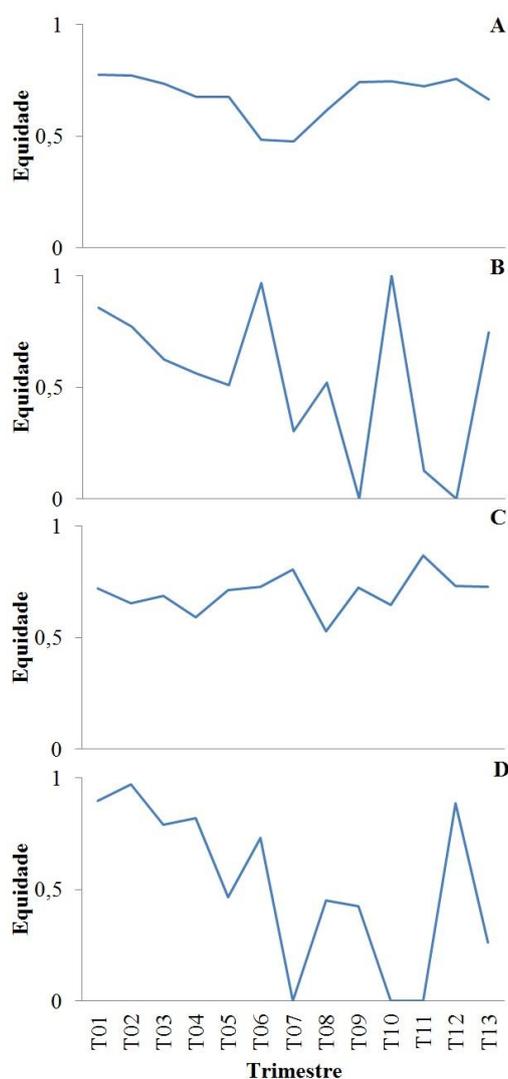


Figura 7. Variação da equidade Total (A), divisão dulcícola Primária (B), divisão dulcícola secundária (C) e divisão periférica (D) durante as treze coletas trimestrais realizadas no PARNA Restinga de Jurubatiba, Norte Fluminense, entre maio de 2010 e maio de 2013.

O índice de diversidade apresentou uma queda temporal para a totalidade das espécies e de forma mais pronunciada para as espécies primárias e periféricas (Figura 8A, B e D). Em trimestres nos quais a única espécie primária capturada foi *Hyphessobrycon reticulatus*, a diversidade atingiu zero. Para as espécies da divisão secundária, o índice de diversidade foi relativamente estável no tempo, refletindo a abundância relativa similar das espécies (Figura 8C).

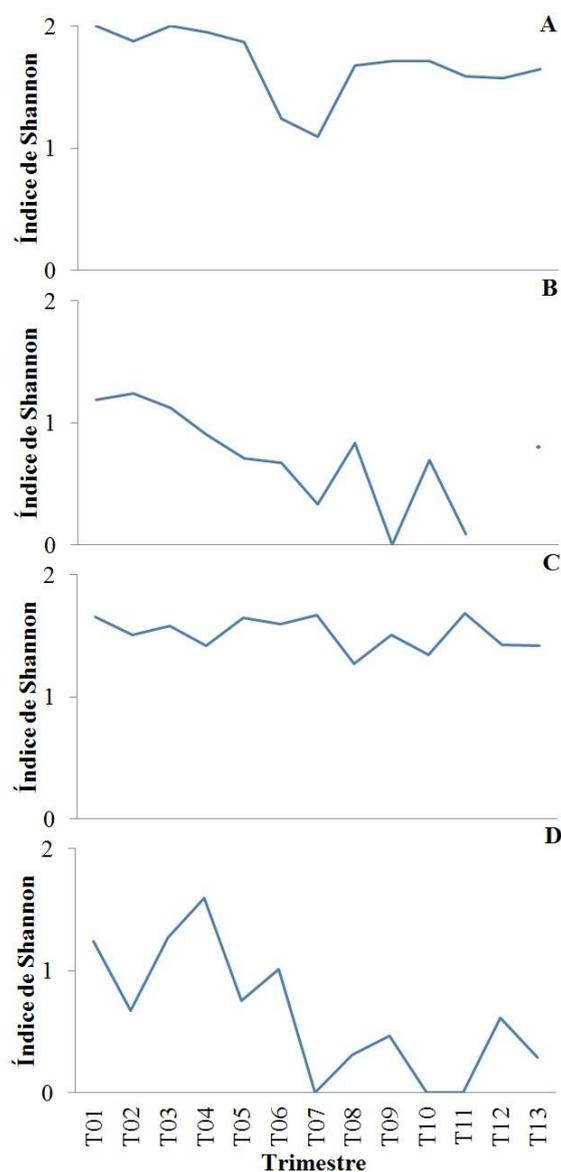


Figura 8. Variação do índice diversidade de Shannon-Wiener Total (A), divisão dulcícola Primária (B), divisão dulcícola secundária (C) e divisão periférica (D) durante as treze coletas trimestrais realizadas no PARNA Restinga de Jurubatiba, Norte Fluminense, entre maio de 2010 e maio de 2013.

A variação temporal no índice de diversidade das espécies periféricas foi pronunciada especialmente a partir do quarto trimestre, como um reflexo da queda na abundância de espécies relativamente numerosas como *Platanichthys platana* e *Anchovia clupeioides* na lagoa Catingosa (Figura 8D).

Os resultados das regressões múltiplas revelaram que, conjuntamente, as variáveis pluviosidade e tempo explicam mais da metade da variação na riqueza de todas as espécies e da parcela das espécies primárias. Este modelo não foi capaz de prever as variações na riqueza das espécies secundárias e periféricas, apesar de ser marginalmente significativo. Quando as variáveis independentes são avaliadas separadamente, somente o tempo decorrido passa a ser importante na predição da riqueza de espécies tanto total quanto das três divisões (Tabela 2).

Tabela 2. Regressão linear múltipla para riqueza de espécies Total e das divisões Primária, Secundária e Periférica registradas no PARNA Restinga de Jurubatiba, Norte Fluminense, entre maio de 2010 e maio de 2013. Resultados significativos são mostrados em vermelho.

	Coeficiente β	Erro-Padão β	t	p	F	R	R ²	Ajust. R ²
Total	(Costante)			0,003	10,755	0,826	0,683	0,619
	Intercepto		10,365	0,000				
	Pluviosidade	-0,015	0,180	-0,084	0,934			
	Trimestre	-0,828	0,180	-4,598	0,001			
Primária	(Costante)			0,008	8,160	0,787	0,620	0,544
	Intercepto		4,967	0,001				
	Pluviosidade	0,190	0,197	0,962	0,359			
	Trimestre	-0,736	0,197	-3,736	0,004			
Secundária	(Costante)			0,082	3,241	0,627	0,393	0,272
	Intercepto		14,720	0,000				
	Pluviosidade	0,097	0,249	0,388	0,706			
	Trimestre	-0,605	0,249	-2,430	0,035			
Periférica	(Costante)			0,072	3,455	0,639	0,409	0,290
	Intercepto		4,705	0,001				
	Pluviosidade	-0,273	0,246	-1,111	0,293			
	Trimestre	-0,620	0,246	-2,522	0,030			

Considerando a importância do tempo decorrido na predição da riqueza de espécies e a maior homogeneidade ambiental entre as localidades nos primeiros

trimestres (Capítulo 1), a riqueza de espécies local foi avaliada no período antes e após o primeiro grande evento de dessecação (Antes: de maio de 2010 até fevereiro de 2011 e Depois: de maio de 2011 a maio de 2013). Nos primeiros trimestres, fase em que o sistema esteve sob influência do período chuvoso dos últimos cinco anos, os ambientes estiveram em geral menos dissimilares, a riqueza local de espécies (diversidade alfa) alcançou até 12 espécies nas lagoas, mas houve ambientes nos quais nenhuma espécie foi registrada (G02 e C02). Nessa fase denominada de Antes, foram sete os ambientes nos quais representantes das três divisões de peixes foram registrados, sendo três lagoas e duas poças temporárias próximas (P01 e P05). Por outro lado, a maior parte das demais poças (G01, G03, G04, G05, G06, P04, C03 e C04) apresentaram espécies ou da divisão primária ou da secundária (Figura 9A).

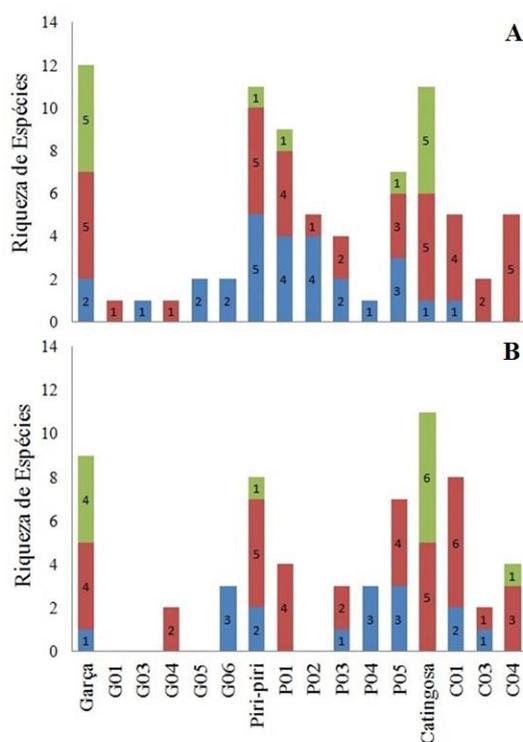


Figura 9. Variação da riqueza de espécies por ambientes nas fases Antes (A) e Depois (B) registrada no PARNA Restinga de Jurubatiba, Norte Fluminense, entre maio de 2010 e maio de 2013. As cores diferentes nas barras indicam os grupos das divisões Primária (azul), Secundária (vermelha) e Periférica (verde).

Durante a fase na qual os ambientes estiveram limnologicamente mais dissimilares, as espécies não foram detectadas em muitas poças que experimentaram repetidos eventos de dessecação e enchimento com água da chuva (G01, G03 G05 e

P02). Com o tempo, a não detecção de peixes se manteve nas poças onde peixes não foram registrados ainda na fase Antes (Figura 9B).

Após o grande dessecamento ocorrido a partir de março de 2011, o número de ambientes que eram ocupados por peixes das três divisões não se alterou de forma pronunciada (Lagoa Garça, Lagoa Piri-piri, Lagoa catिंगosa e C04), enquanto o número de ambientes com espécies de apenas uma divisão reduziu de oito para quatro (G04, G06, P01 e P04), especialmente pela não detecção de peixes a partir do quarto trimestre (Figura 9B).

A ordenação das amostras evidenciou a formação de três agrupamentos em função da dissimilaridade na composição e abundância das espécies (Figura 10), influenciada principalmente pelos biótopos. Um dos agrupamentos menores, mais à esquerda do gráfico, com os menores escores em NMDS 1 ($<-0,5$), representa as amostras de duas poças permanentes e duas poças temporárias distantes das lagoas (G06, P04, G03 e G05), caracterizadas por uma baixa riqueza e completa similaridade na co-ocorrência de *Hoplerythrinus unitaeniatus* e *Hyphessobrycon reticulatus*.

O outro agrupamento menor, mais à direita do gráfico, com os maiores escores em NMDS 1 (>1), foi composto pelas amostras de uma poça perene do sistema Catingosa (C01), que apresentou a composição mais particular de espécies, incluindo a endêmica *Atlantirivulus jurubatibensis*. O agrupamento maior, mais central, foi formado por amostras de todas as lagoas, da poça perene C04 e de todas as poças temporárias próximas as lagoas. A ordenação dessas amostras foi influenciada basicamente pela ocorrência de espécies secundárias e periféricas. Pela disposição das amostras, não foi possível evidenciar um efeito das fases anterior e posterior ao forte dessecamento em fevereiro de 2011 (Figura 10).

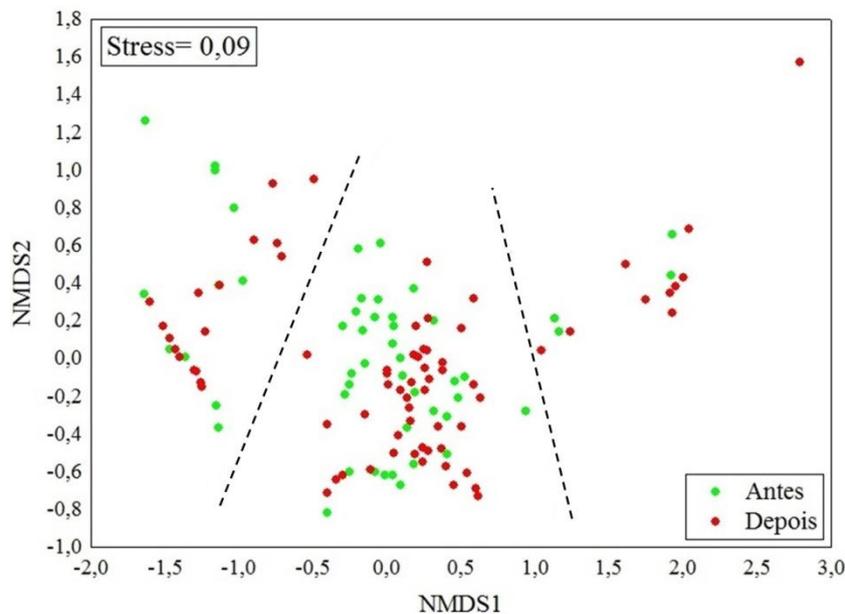


Figura 10. Ordenação das amostras resultante da aplicação do Escalonamento Multidimensional não Métrico (NMDS) em função da composição e abundância das espécies de peixes nos sistemas formados pelas lagoas Garça, Piri-piri e Catingosa e suas poças adjacentes no PARNA Restinga de Jurubatiba, Norte Fluminense, entre maio de 2010 até maio de 2013.

O padrão evidenciado na NMDS total é reforçado quando as amostras são separadas e ordenadas dentro das fases antes e após o forte dessecamento ocorrido em fevereiro de 2011 (Figura 11). Quando as amostras até fevereiro de 2011 são ordenadas, é possível observar a formação de quatro agrupamentos. O primeiro (elipse azul) foi composto por poças dos Sistemas Garça e Piri-piri (G03 G05, G06 e P04), com composição da ictiofauna mais similar (*Hoplerythrinus unitaeniatus* e *Hyphessobrycon reticulatus*) nos quatro primeiros trimestres. O segundo e terceiro agrupamentos (elipses vermelhas) foram formados pelas amostras dos ambientes que também apresentam uma composição específica muito similar, formadas por poças e suas lagoas geograficamente próximas. As diferenças nessa proximidade e também na maior similaridade na composição das espécies é evidenciada pelas amostras da menor elipse, envolve as amostras das três lagoas e das poças P01 e C04. O quarto agrupamento (elipse preta) envolve as amostras da poça perene C01, que apresentou uma fauna de peixes singular e similar nos quatro trimestres (Figura 11A).

Uma estrutura similar de agrupamentos das amostras em função da composição e abundância das espécies de peixes da fase Antes também foi verificada quando a

ordenação foi aplicada à matriz dos dados a partir de maio de 2011 (fase Depois). Nessa fase denominada Depois, as poças perenes dos sistemas Garça e Piri-piri (G06 e P04) mantiveram uma composição similar da ictiofauna. Nesta fase, poças temporárias como G03 e G04 não passaram a ser representadas por não terem sido recolonizadas após fevereiro de 2011.

Assim como na fase Antes, o segundo e o terceiro agrupamentos (elipses grande e pequena respectivamente) também foram formados pelos ambientes com composição muito similar. Na elipse maior se encontraram as amostras das poças temporárias que compartilharam com as lagoas grande parte das suas espécies. Na elipse menor se concentraram as amostras das lagoas dos três sistemas e as poças temporárias P01 e C04, que apresentaram uma composição específica muito similar às lagoas. Já o quarto agrupamento (elipse preta) também foi formado pelas amostras da poça perene C01, esta poça apresentou pequena variação na composição e abundância de espécies nos nove trimestres dessa fase.

A única amostra externa à área envolvida pelas elipses se refere à poça temporária G04, onde, no oitavo trimestre, foi registrada a ocorrência de *Synbranchus marmoratus*, que até então só havia sido registrada na poça C01 (Figura 11B). Comparativamente, a maior segregação espacial entre os agrupamentos dentro do período após o forte dessecação (fase Depois) demonstra uma maior dissimilaridade em sua composição de espécies quando comparado aos quatro primeiros trimestres (fase Antes).

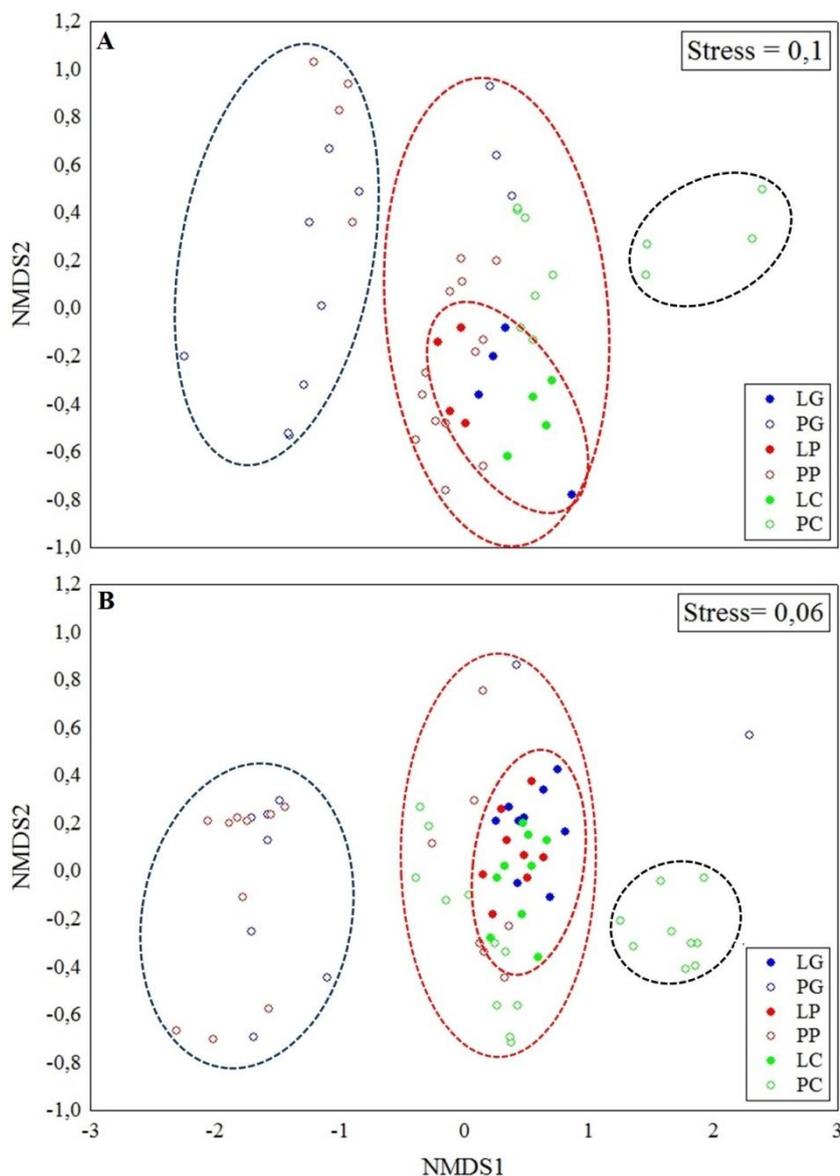


Figura 11. Ordenação das amostras resultante da aplicação do Escalonamento Multidimensional não Métrico (NMDS) em função da composição e abundância das espécies de peixes nas localidades formadas pelas lagoas Garça, Piri-piri e Catingosa e suas poças adjacentes no PARNA Restinga de Jurubatiba, Norte Fluminense, entre maio de 2010 e fevereiro de 2011 (A) e entre maio de 2011 e maio de 2013 (B).

Os agrupamentos formados pelas amostras em função da composição e abundância das espécies de peixes refletiram a distinção entre os ambientes verificada para as variáveis físicas e químicas (Capítulo 1). Tanto a similaridade nas variáveis ambientais avaliadas quanto a composição da ictiofauna influenciaram a formação de dois grandes conjuntos de amostras. Um deles é formado pelos ambientes que

experimentaram os maiores incrementos na salinidade, as lagoas e a maioria das poças temporárias, e outro é formado pelos ambientes geograficamente mais distantes, representado por todas as poças permanentes e algumas poucas poças temporárias. Assim, as características físicas e químicas e a distância geográfica entre ambientes foram avaliados como possíveis preditores da composição e da abundância das espécies de peixes nas comunidades.

O filtro ambiental nas comunidades: variáveis ambientais e distância geográfica

As características ambientais variaram tanto no tempo quanto entre os ambientes. A distância média entre os ambientes variou de 4,18 a 1523,1 m, com um valor médio de 372,9 m. De acordo com os resultados da ARD parcial, não foi possível inferir sobre a ocorrência de um efeito pronunciado da distância entre os ambientes como um preditor nem da composição nem da abundância das espécies. Foi possível aplicar a ARD parcial que particiona a variabilidade da composição e abundância das comunidades entre os efeitos das variáveis ambientais, da distância e da interação entre ambos apenas às amostras do primeiro trimestre. Posteriormente a esse primeiro trimestre, filtros ambientais baseados em distância nem passaram a ser selecionados, evidenciando a ausência do efeito espacial sobre as comunidades.

Apenas as variáveis físicas e químicas nas ARDs explicaram uma proporção importante e significativa da variabilidade das comunidades para praticamente todo o período de estudo, porém mais para os dados de presença e ausência do que para a abundância. Os coeficientes de determinação ajustados das ARDs para a fração da variância explicada pelas variáveis físicas e químicas variaram até 0,30 para os dados de abundância e até 0,49 para os dados de presença e ausência. Um grupo pequeno de variáveis ambientais foi considerado preditor das comunidades de peixes, sendo elas a salinidade, o oxigênio dissolvido, o pH e a profundidade (Tabela 3).

Quando os dados de pluviosidade no período são inspecionados junto com a variação dos coeficientes de determinação das ARDs, verifica-se uma relativa concordância entre esses. Em períodos chuvosos, houve um aumento na capacidade preditora das variáveis ambientais sobre a composição e abundância das espécies nas comunidades, e em períodos mais secos (<250 mm) as variáveis ambientais passaram a

não ser selecionadas para explicar a composição de espécies das comunidades (Figura 12).

Tabela 3. Resultados das ARDs aplicadas às matrizes de composição e abundância das comunidades em cada trimestre (N) no PARNA Restinga de Jurubatiba, Norte Fluminense, entre maio de 2010 e maio de 2013, considerando como predictoras as variáveis físicas e químicas (VarAmb) e a distância geográfica (Dist). Apenas as variáveis ambientais selecionadas pelo método de *forward selection* são apresentadas (Var. Sel.), assim como a importância relativa (R^2 ajustado) e significância associada (p) dos componentes representados pelas matrizes X (VarAmb), W (Dist) e da variação compartilhada entre as variáveis das matrizes X e W (VarAmb + Dist) na variação da composição de espécies de peixes (dados de presença e ausência e abundância) Salín, salinidade; OD, oxigênio dissolvido; Prof, profundidade; pH, potencial hidrogênio. Resultados em negrito indicam significância e a ausência de indicação de variável em Var. Sel. indicou que nenhuma variável foi selecionada pelo *forward selection*.

	Abundância						Presença/Ausência					
	Var. Sel.	VarAmb	p	VarAmb+Dist	Dist		Var. Sel.	VarAmb	p	VarAmb+Dist	Dist	
		R^2 aj		R^2 aj	R^2 aj	p		R^2 aj		R^2 aj	R^2 aj	p
Maio 2010 (N=13)	Salín, OD	0,1709	0,0108	0,0562	0,0420	0,1340	Salín, OD e pH	0,4867	0,0001	0,0639	0,0339	0,1373
Agosto 2010 (N=16)		0,2975	0,0249				Salín, pH	0,3515	0,0001			
Novembro 2010 (N=14)		0,1197	0,0029					0,2645	0,0001			
Fevereiro 2011 (N=8)		0,0210	0,3447					-0,0437	0,7055			
Maio 2011 (N=11)		0,1129	0,0133					0,2054	0,0099			
Agosto 2011 (N=10)		0,1422	0,0171				Prof, pH	0,3512	0,0013			
Novembro 2011 (N=6)		0,0712	0,3233					0,3284	0,0818			
Fevereiro 2012 (N=9)		0,1341	0,0088					0,3122	0,0118			
Maio 2012 (N=10)		0,1723	0,0051					0,4417	0,0012			
Agosto 2012 (N=10)		0,2593	0,0012					0,4532	0,0030			
Novembro 2012 (N=7)		0,0160	0,3735					-0,0441	0,5116			
Fevereiro 2013 (N=4)		0,1995	0,084					0,1162	0,4209			
Maio 2013 (N=6)		0,0140	0,2933					-0,0774	0,7857			

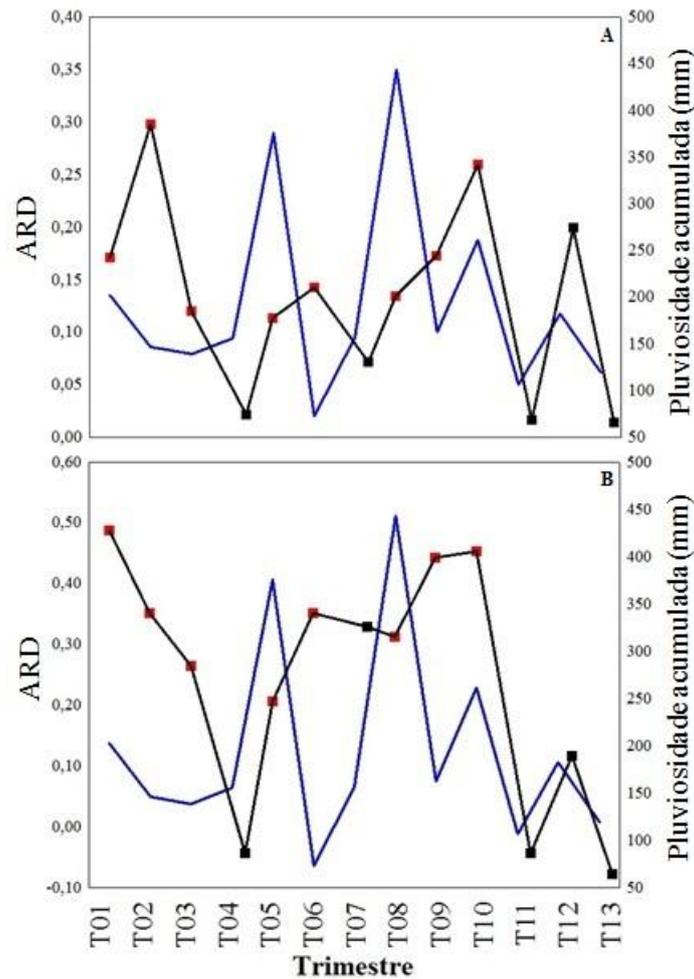


Figura 12. Variação temporal dos R Ajustados das ARDs para densidade de espécies (A) e Presença/Ausência (B) (em preto) e da pluviosidade acumulada (em azul) no PARNA Restinga de Jurubatiba, Norte Fluminense, ente maio de 2010 e maio de 2013. Os quadrados vermelhos indicam os trimestres nos quais o conjunto das variáveis preditoras exerceu influência significativa sobre as comunidades.

DISCUSSÃO

O presente estudo confirmou a ocorrência de metacomunidades de peixes em sistemas formados por lagoas costeiras e suas poças adjacentes. No Norte Fluminense, três lagoas orientadas paralelamente em relação ao mar e cerca de quatro a seis poças adjacentes a cada lagoa foram amostradas trimestralmente por três anos, a partir de maio de 2010. Uma característica marcante foi a relativamente baixa riqueza de espécies de peixes encontrada nesses sistemas, sendo 17 espécies em Garça, 13 em Piri-piri e 19 em Catingosa. As lagoas apresentaram mais espécies que as poças, e a frequência de espécies compartilhadas entre lagoas e poças foi relativamente alta (44%).

Em um primeiro momento, a baixa riqueza regional poderia ser atribuída apenas à ausência de um corpo d'água principal próximo, que funcionasse como fonte de organismos, como rios em planícies de inundação. Entretanto, em sistemas tropicais de tamanho comparável com as lagoas e poças do presente estudo, formados por riachos (Pazin *et al.*, 2006), poças artificiais (Jackson *et al.*, 2013) e lagoas em ilhas fluviais (Fernandes *et al.*, 2009) em planícies de inundação, a riqueza de espécies também é baixa, variando entre 18 a 21. Por outro lado, em lagoas maiores da planície costeira Norte Fluminense a riqueza é maior, ultrapassando 50 espécies. Essas lagoas porém, são ortogonalmente orientadas em relação ao mar, recebem importante aporte hídrico de seus rios formadores e contatos esporádicos porém diretos com o mar em eventos de abertura da barra arenosa (Di Dario *et al.*, 2013). Na planície alagável do rio Paraná, onde o aporte hídrico de algumas lagoas se limita à contribuição do lençol freático e à conexão sazonal com a calha do rio, a riqueza de espécies também pode ser muito maior, como as 59 espécies reportadas por Gomes *et al.* (2012) e as 69 espécies registradas por Message (2011).

Além do efeito da conexão hidrológica com ambientes adjacentes que funcionam como fonte de colonizadores, essas variações no número de espécies em ambientes lênticos podem ser explicadas em parte devido à relação entre o número de espécies e a área (Gleason, 1922), que é considerada um dos padrões mais sólidos em ecologia (Begon *et al.*, 2006). De acordo com a relação espécie-área, ambientes maiores comportam mais espécies, pois tendem a apresentar maior heterogeneidade de habitats, que oferecem mais condições e recursos e que possibilitam a ocorrência de um maior

número de espécies, possivelmente com nichos distintos. Além desses fatores, áreas maiores também potencialmente podem abrigar mais espécies por se constituírem em maiores alvos de colonização, e pela maior disponibilidade de recursos para a manutenção de populações maiores, reduzindo o risco de extinções locais (MacArthur & Wilson, 1963). Para a ocorrência de metacomunidades, três processos são fundamentais em nível de sistema, sendo eles a colonização, a extinção e a dispersão. De acordo com os resultados encontrados nesse estudo, esses processos ocorreram nos três sistemas, em intensidade e tempo diferenciados.

O efeito do tempo e da precipitação regional na estrutura das comunidades

Para todos os descritores da estrutura das comunidades, exceto a abundância média, foi verificada uma tendência de decréscimo temporal, mais pronunciada para a riqueza de espécies. Tendências diferenciadas foram verificadas para as espécies quando agrupadas nas divisões Primária, Secundária e Periférica. A redução na riqueza de espécies foi evidente para as espécies primárias e periféricas, com reflexos na diversidade e equidade das espécies. Por outro lado, a relativa estabilidade na riqueza e abundância das espécies secundárias se refletiu em pouca variação na diversidade e equidade, demonstrando que a abundância relativa e a composição das espécies secundárias foi pouco alterada no tempo.

Diferentemente das lagoas e da maioria das poças perenes, todas as poças temporárias, além da poça C04, passaram por extinções locais a partir de fevereiro de 2011, e a maior parte delas não voltou a ser colonizada após o quarto trimestre. Dessa forma, a pluviosidade não foi um bom preditor exclusivo das variações na riqueza de espécies, pois para as poças que não se conectaram a partir de fevereiro de 2011, a ocorrência de chuvas não esteve associada aos processos de colonização. As poças temporárias, que apresentaram a maior variação de hidroperíodo e foram mais heterogêneas em suas características físicas e químicas (ver resultados do Capítulo 1), apresentaram uma composição de espécies similar às lagoas. Esta similaridade foi maior no período anterior ao forte dessecamento que ocorreu a partir do quarto trimestre, porém não se limitou a ele. Em algumas poucas poças temporárias, mesmo após um trimestre dessecadas, a composição de espécies representou uma sub-amostra da composição da lagoa (exemplo as poças P01, P05 e C03), formada basicamente por

espécies de pequeno a médio porte como *Jenynsia multidentata*, *Phalloptychus januarius* e *Poecilia vivipara*, *Atherinella brasiliensis* e *Geophagus brasiliensis*. Essa recolonização parcial só foi possível a partir do extravasamento da lagoa, e o número de espécies nunca alcançou a riqueza registrada inicialmente.

Assim, o processo de extinção total ocorreu em poças temporárias (em algumas, diversas vezes), ao passo que foi de forma parcial em poças permanentes e nas lagoas. Nesses ambientes, as extinções foram principalmente das espécies primárias e periféricas.

O filtro ambiental nas comunidades: variáveis ambientais e distância geográfica

A similaridade na composição de espécies entre poças temporárias e lagoas, e uma composição de espécies singular e estável no tempo nas poças permanentes (G06, P04, C01), foi consistente com a ordenação dos ambientes em função das características físicas e químicas (Capítulo 1). Assim como para as características ambientais, os biótopos lagoa, poça temporária e poça perene também apresentaram padrões de co-ocorrência de espécies. As poças perenes mais estáveis nas características físicas e químicas foram aquelas que apresentaram as menores variações temporais na composição de espécies e aquelas que se mostraram os ambientes mais diferenciados.

Um efeito significativo da distância sobre a composição e abundância das comunidades não foi detectado no presente estudo. Foi possível incorporar o filtro espacial apenas na avaliação do primeiro trimestre, resultando em um efeito não significativo da distância entre os ambientes. A ausência de efeito da distância sobre a variação na composição e abundância inicial das espécies nas comunidades pode ter resultado de uma menor heterogeneidade na composição em maio de 2010, quando um maior número de espécies co-ocorria. O filtro representado pelas variáveis físicas e químicas incorporadas no modelo das ARDs foi eficiente em explicar parte importante da variação da estrutura das comunidades em oito dos 13 trimestres. Entretanto, quando o acumulado trimestral de pluviosidade não ultrapassou os 250 mm, como ocorreu nos últimos cinco trimestres, o filtro das variáveis físicas e químicas também passou a não exercer efeito sobre a composição e abundância das comunidades.

Em princípio, esta conclusão parece inconsistente, considerando que especialmente as variáveis salinidade, oxigênio dissolvido e pH foram eficientes para explicar as variações na composição e abundância das comunidades nos três primeiros trimestres, também esses caracterizados por baixos acumulados de precipitação (< 250 mm). É possível que, até novembro de 2010, as comunidades locais ainda estivessem sob influência da intensa precipitação ocorrida no passado, entre 2003 e 2008, que possibilitou o acúmulo de água e a elevação do lençol freático e promoveu a conexão hidrológica entre as lagoas e as porções mais baixas do relevo. A comparação da composição de espécies do presente estudo com os registros da coleção de peixes do MNRJ sugere que as espécies primárias e secundárias que habitam as lagoas Feia, da Ribeira, Preta e Paulista devem se dispersar pela planície costeira através de canais naturais, outros artificiais como o Campos-Macaé e durante esses anos chuvosos como os da década de 2000 colonizar as lagoas costeiras paralelas ao mar. As comunidades de peixes das poças devem ser formar partir do extravasamento dessas lagoas em direção às porções mais baixas da planície com o terreno saturado por água e no leito dos canais que drenam da restinga para as lagoas.

Nessa fase prévia ao primeiro e forte dessecamento, é possível que o processo de extinção local estivesse atuando, não podendo ser excluída a hipótese de que algumas espécies tenham sido excluídas localmente antes do início das coletas em maio de 2010. A região passou a experimentar o período mais prolongado de baixos níveis pluviométricos a partir de agosto de 2012, no qual a riqueza local de espécies, em média, representava apenas 42,1 % da riqueza mais elevada registrada na primeira fase (fevereiro de 2011 *versus* fevereiro de 2013), excluindo as espécies periféricas. Assim, parte da incapacidade de detectar variáveis ambientais que pudessem explicar as variações na composição e abundância das comunidades nesses trimestres mais secos pode ser atribuída à ausência das espécies mais sensíveis às variáveis ambientais, que haviam sido selecionadas (excluídas) anteriormente. Caso este raciocínio esteja correto, espera-se que as condições ambientais prevalentes dos últimos cinco trimestres realmente não deveriam exercer efeito de filtros ambientais, pois as espécies que permaneceram nos ambientes foram as espécies secundárias nas lagoas e as poucas primárias nas poças perenes. As espécies secundárias, reconhecidas por tolerarem maior amplitude de variação das características ambientais, experimentaram variações mais drásticas na salinidade nas lagoas. As espécies primárias, reconhecidas por sua baixa

tolerância a variações na salinidade, persistiram apenas nas poças perenes e física e quimicamente pouco variáveis do fundo.

Como o tempo, a precipitação regional e os filtros ambientais contribuem para explicar a ocorrência e a dinâmica das Metacomunidades na planície costeira

Um dos objetivos deste estudo foi averiguar a possibilidade da existência de estrutura de metacomunidades em ecossistemas aquáticos costeiros destituídos da influência de rios. Para isto, foram selecionados três sistemas aquáticos do PARNA Restinga de Jurubatiba similares no arranjo espacial de seus ambientes, que foram influenciados por um forte pulso de inundação contínuo entre 2003 e 2008 e que pelo menos entre 2010 e 2013 funcionaram de maneira independente, não sendo possível detectar conexão hidrológica entre eles. Considerando os principais resultados deste estudo, observaram-se processos de extinção local e de colonização nos três sistemas. A extinção foi total em poças temporárias e parcial em poças perenes e lagoas, enquanto a colonização de poças temporárias se deu ou a partir da lagoa (P01 e P17) ou de poças perenes (P10 e P05). Esse resultado corrobora a hipótese de que a ictiofauna nos três sistemas avaliados possui uma estrutura de metacomunidades, uma vez que o pressuposto da ocorrência de eventos de dispersão dos organismos entre os ambientes foi atendido. O isolamento hidrológico seguido de dessecação ou intensificação do gradiente ambiental determinou a extinção local completa ou parcial, e o estabelecimento da conectividade hidrológica permitiu a recolonização em ambientes anteriormente dessecados ou o ingresso de novas espécies em comunidades.

Nas lagoas, espécies da divisão secundária passaram a predominar ao longo do tempo, diferentemente de algumas poças perenes, com suas poucas espécies primárias persistentes. Se a dispersão fosse constante, e na ausência de filtros ambientais representados pelas características físicas e químicas, seria esperado que a composição de espécies entre estes ambientes fosse relativamente homogênea. Entretanto, esse não foi o padrão encontrado. Embora algumas espécies inicialmente fossem encontradas tanto em lagoas como em poças temporárias e perenes, como *Hoplerythrinus unitaeniatus* e *Hyphessobrycon reticulatus*, após o grande dessecação em fevereiro de 2011 estas espécies se restringiram às poças perenes. Considerando a nítida diferença entre a diversidade de peixes dos 18 ambientes investigados é possível concluir que a

dispersão é essencial, porém não é fundamental para a estruturação das metacomunidades, e um efeito das interações bióticas deveria ser avaliado.

Diversos estudos ressaltaram o papel exercido pelas interações bióticas na estruturação de comunidades de peixes em ambientes de planícies de inundação (Lowe-McConnell, 1964; Robinson & Tonn, 1989; Rodriguez & Lewis, 1997). Em lagoas do alto rio Paraná, por exemplo, variáveis abióticas, e interações bióticas como a predação e a competição atuam na seleção das espécies (Okada *et al.*, 2003). Apesar do papel desempenhado pelas interações bióticas não ter sido avaliado neste estudo, é possível inferir que ele tenha sido secundário na estruturação das comunidades, dado o grande número de co-ocorrências de espécies filogeneticamente próximas (como as do gênero *Hyphessobrycon*) ou pertencentes à mesma guilda alimentar. Considerando que grande parte das espécies de peixes (por exemplo, *Geophagus brasiliensis*, *Jenynsia multidentata*, *Phalloptychus januaris* e *Poecilia vivipara*) registradas no presente estudo faz uso de recursos amplamente disponíveis nos ambientes como fragmentos de plantas, larvas de insetos, gastrópodos e sedimento na alimentação (Bastos *et al.*, 2011), é possível que a competição não tenha sido um fator limitante para o crescimento populacional. Caso ocorresse competição por recursos, os efeitos das interações bióticas deveriam ser mais evidentes nos ambientes perenes de área restrita. Nas poças perenes de água doce, escura e hipóxica, a ocorrência do predador *Hoplerythrinus unitaeniatus* não causou a exclusão da sua potencial presa, o abundante *Hyphessobrycon reticulatus*. Com a redução da área das poças e lagoas temporárias, a concentração de espécies de pequeno porte deveria aumentar as chances de captura de outro predador, a traíra *Hoplias* aff. *malabaricus*, que passou a não ser mais detectada nas metacomunidades a partir do grande dessecamento e aumentos na salinidade das lagoas. Esses resultados sugerem que o aumento na heterogeneidade das características físicas e químicas exerceu um efeito importante na determinação da composição das espécies e conseqüentemente na dinâmica das metacomunidades.

De acordo com Lortie *et al.* (2004), a composição das espécies em um dado local é determinada pela tolerância fisiológica dessas às condições ambientais e também pela intensidade das interações bióticas. Esta é uma hipótese válida quando a composição das espécies das três metacomunidades investigadas nesse estudo é considerada. Espécies periféricas, primárias e secundárias diferem essencialmente na tolerância à salinidade e dentre as primárias, algumas apresentam adaptações para

tolerar ambientes hipóxicos. Desta forma, não é de se estranhar o fato de grande parte das espécies persistentes nas metacomunidades possuírem adaptações morfológicas e fisiológicas que maximizam a sobrevivência em condições ambientais temporariamente adversas em ambientes costeiros.

As espécies de peixes mais persistentes nas lagoas e poças temporárias foram aquelas que possuíam tolerância a variações na salinidade. A capacidade osmorregulatória dos peixes secundários e de alguns periféricos é amplamente relatada na literatura (Vargas-Chacoff *et al.*, 2009; Souza-Bastos & Freire, 2011; Laurance, 2012), e possivelmente explica a ocorrência das espécies, apesar da grande variação na salinidade das lagoas Garça (6,8 - 43), Piri-piri (3,9 - 31,6) e Catingosa (10,3 - 42,8). No outro extremo do gradiente estão os ambientes dulcícolas e geralmente hipóxicos. Nesses, espécies periféricas não foram registradas e poucas espécies secundárias (por exemplo, *Synbranchus marmoratus*, *Atlantirivulus jurubatibensis*, *Phalloceros harpagos* e *Poecilia vivipara*) e primárias (por exemplo, *Hoplerythrinus unitaeniatus* e *Hyphessobrycon reticulatus*) ocorreram. Diversas espécies de peixes podem sobreviver em ambientes hipóxicos ou anóxicos através da obtenção de oxigênio das camadas superiores da água saturada por difusão contínua da atmosfera, em um fenômeno conhecido como respiração aquática superficial (Kramer & McClure, 1982; Graham, 1997; Soares & Junk, 2000; Soares *et al.*, 2006). Além disso, adaptações bioquímicas e fisiológicas minimizam o consumo de oxigênio, como ocorre em *Hoplerythrinus unitaeniatus* (Val & Almeida-Val, 1999; Jucá-Chagas & Boccardo, 2006; Lima-Filho *et al.*, 2011), uma espécie persistente em poças com teores de oxigênio dissolvido abaixo de 5,0 mg.L⁻¹. Outras espécies, como *Callychthys callychthys*, *Sybranchus marmoratus* e alguns caracídeos, utilizam respectivamente órgãos do sistema digestivo, respiração cutânea ou prolongamentos dérmicos temporários para respiração acessória (Graham, 1997; Scarabotti *et al.*, 2011).

As maiores diferenças nas condições ambientais entre as amostras foram devidas a um pequeno grupo de variáveis, com destaque para a salinidade, o oxigênio dissolvido e o pH (ver Capítulo 1). Dentre essas, a salinidade e o oxigênio dissolvido foram os parâmetros que mais contribuíram para explicar as variações na composição das comunidades, enquanto é possível que o pH tenha sido selecionado como variável ambiental importante para a composição das espécies por possuir uma relação estreita com a salinidade nas lagoas costeiras e com os processos de decomposição das

substâncias húmicas das poças permanentes e mais distantes (Farjalla *et al.*, 2002). Assim, é possível concluir que essas variáveis funcionaram como filtros ambientais, segregando os organismos em determinados ambientes, especialmente depois que o efeito da redução da heterogeneidade dentro dos sistemas provocado pela cheia foi interrompido pelo grande dessecamento em fevereiro de 2011.

Partindo desse ponto, é possível revisitar os modelos propostos para explicar a natureza das metacomunidades do PARNA Restinga de Jurubatiba, refutando aqueles que não se mantêm em função dos resultados encontrados. Os resultados sugerem que o modelo *neutro* não se aplica às metacomunidades avaliadas sob as condições ambientais vigentes durante o presente estudo, pois não foi verificada homogeneidade ambiental, as conexões hidrológicas entre os ambientes não foram iguais e as espécies não apresentaram capacidade de dispersão e *fitness* similar (Hubbell, 2001). Algumas espécies de Cyprinodontiformes (*Jenynsia multidentata*, *Phalloptychus januaris* e *Poecilia vivipara*) se mostraram altamente capacitadas para a dispersão, talvez devido ao seu pequeno porte e comportamento, estando associadas à margem dos ambientes que ocupam. Essas características devem permitir a dispersão rapidamente, mesmo quando o nível da lagoa aumenta poucos centímetros e avança, criando conexões temporárias com regiões de mais baixa profundidade. Diferentemente, a maior parte das espécies periféricas que ocorreu nas lagoas (*Trinectes paulistanus*, *Mugil liza*, *Micropogonias furnieri*, *Lycengraulis grossidens*, *Platanichthys platana* e *Anchovia clupeioides*), não se mostrou colonizadora de poças. É possível que essas espécies, que possuem maior altura de corpo ou maior porte, necessitam de uma conexão com profundidade superior a algumas dezenas de centímetros para que possam dispersar. Desta forma, as predições necessárias para que o modelo *neutro* pudesse ser aplicado não foram atendidas.

Assim como o modelo *neutro*, o modelo de *dinâmica de manchas* também não se mostrou adequado para descrever as metacomunidades do PARNA Restinga de Jurubatiba. Primeiramente porque este modelo também pressupõe homogeneidade ambiental (Leibold *et al.*, 2004), e em segundo lugar porque pressupõe regulação via interações bióticas, como competição e colonização (Yu & Wilson, 2001). Como evidenciado acima, o hábito alimentar generalista da maior parte das espécies, o número de espécies detritívoras e uma coexistência que parece mediada por vegetação aquática

e a elevada equidade das espécies persistentes são fatores que sugerem a ausência de forte regulação via interações bióticas.

Em relação ao modelo *efeito de massa*, uma de suas predições importantes foi atendida nos sistemas investigados, e se refere à heterogeneidade ambiental (Amarasekare, 2000; Mouquet & Loreau, 2002). Entretanto, assim como o modelo de *dinâmica de manchas*, este modelo assume que a dispersão possui papel fundamental para a diversidade (Mouquet & Loreau, 2002). Os dados do presente estudo indicam que a conectividade hidrológica que viabiliza a dispersão foi reduzida no tempo e que, mesmo hidrológicamente conectados, alguns ambientes necessariamente não compartilharam indivíduos (G06 com a lagoa da Garça, P04 com a lagoa Piri-piri e C01 com a lagoa Catingosa).

É possível inferir que o modelo que aparentemente melhor explica a dinâmica de metacomunidades de peixes no PARNA Restinga de Jurubatiba é o de *seleção de espécies*, pois seus pressupostos foram em geral atendidos. Os 18 ambientes avaliados se mostraram heterogêneos em relação às condições ambientais (ver Capítulo 1), a composição das espécies não foi completamente similar entre os 16 ambientes que registraram peixes em pelo menos um trimestre, e a dispersão pareceu não se constituir em um mecanismo eficiente para todas as espécies. Por último, porém não menos importante, as variáveis ambientais selecionaram as espécies mais adaptadas à tolerarem as condições que se tornaram mais heterogêneas com o tempo. No entanto, decorridos 37 meses do estudo, este modelo também não se mostrou totalmente adequado para explicar a dinâmica de metacomunidades, pois o intenso dessecamento causado pelos baixos índices recorrentes de pluviosidade preveniram a ocorrência da dispersão entre os ambientes, desta forma eliminando um dos pressupostos necessários para a ocorrência de metacomunidade.

Diversos autores sugerem que os modelos de metacomunidades não sejam mutuamente exclusivos, e que as comunidades sejam organizadas por combinações dos processos que prevalecem em cada modelo (Logue *et al.*, 2011, Eros *et al.*, 2012). Avaliando a dinâmica descrita para comunidades de peixes em sistemas nos quais pulsos de inundação sejam os responsáveis por conectar e homogeneizar os ambientes, talvez um único modelo não seja suficiente para caracterizar as metacomunidades durante todo o ciclo (antes e depois do pulso). Dessa forma, a dinâmica de

metacomunidades de peixes em sistemas influenciados pelo pulso de inundação poderia ser melhor compreendida se dois tipos de modelos forem considerados. O primeiro envolveria metacomunidades em sistemas sujeitos a pulsos de inundação previsíveis, e o segundo envolveria metacomunidades em sistemas sujeitos a pulsos de inundação imprevisíveis.

Ambos os tipos de modelos previsível e imprevisível possuem duas fases relacionadas às condições ambientais que prevalecem a partir do pico de retração das águas: uma fase de redução na heterogeneidade ambiental, que alcança seu mínimo quando da ocorrência da cheia e com a conexão máxima entre os ambientes, e a outra fase de aumento da heterogeneidade ambiental, que alcança seu máximo quando a conexão entre os ambientes é mínima e fatores locais passam a atuar de forma mais intensa. Para ambos os tipos, a dinâmica da metacomunidade na fase menos heterogênea pode ser predita pelos modelos *neutro* ou de *dinâmica de manchas*, que pressupõem viabilidade de dispersão, enquanto na fase mais heterogênea a dinâmica da metacomunidade pode ser predita pelos modelos *seleção de espécies* ou *efeito de massa*, que pressupõem baixa dispersão. Na transição entre as fases, a dinâmica da metacomunidade poderá ser predita tanto por modelos das fases menos ou mais heterogêneas. A diferença entre os dois tipos reside no fato de que no primeiro, sob a influência dos pulsos previsíveis, a ocorrência de metacomunidades está assegurada, enquanto que no segundo, sob influência dos pulsos imprevisíveis, a ocorrência de metacomunidades depende do estabelecimento de conectividade entre os ambientes, enquanto pelo menos um desses presente indivíduos aptos a dispersarem (Figura 13).

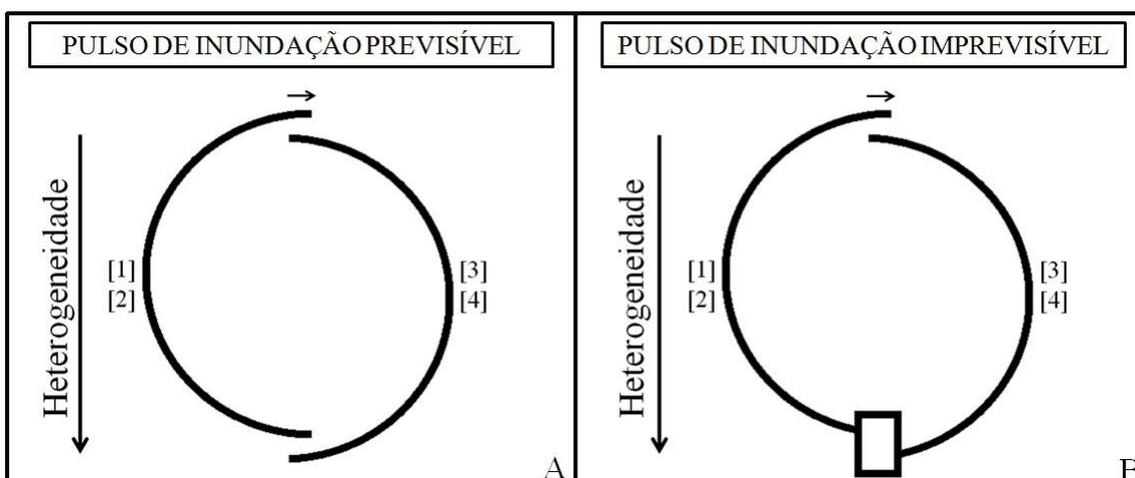


Figura 13. Modelos propostos para explicar a dinâmica de metacomunidades regidas por um pulso de inundação previsível (A) e imprevisível (B) nas fases de redução e aumento da heterogeneidade ambiental. Modelos *neutro* [1], *dinâmica de manchas* [2], *seleção de espécies* [3] e *efeito de massa* [4].

Aplicando este modelo conceitual às metacomunidades investigadas neste estudo, é possível identificar que o mesmo foi iniciado na fase final da influência do pulso de inundação ocorrido anteriormente a maio de 2010 (linha pontilhada vermelha) e foi concluído com a perda de uma estrutura *meta* das comunidades, em maio de 2013 (Figura 14). A apenas relativa co-ocorrência verificada até mesmo nas amostragens iniciais indicava a ocorrência de seleção de espécies pelos ambientes, cuja heterogeneidade nas características físicas e químicas foi sendo apenas incrementada com o tempo, irregularidade e baixa incidência das chuvas.

A proposta de interrupção em estruturas de metacomunidades sujeitas a pulsos de inundação não previsíveis pode ser melhor compreendida se dados pretéritos de alguns destes sistemas são revisitados em diferentes fases do período hidrológico das duas últimas décadas. As amostragens de Hollanda-Carvalho *et al.* (2003) realizadas durante a maior queda na pluviosidade (entre agosto de 2001 e fevereiro de 2002) (ver Figura 3 do Capítulo 1 para mais detalhes), resultaram no registro de três (*Jenynsia multidentata*, *Phalloptychus januaris* e *Poecilia vivipara*) e nenhuma espécie nas lagoas Piri-piri e Garça, respectivamente. Cerca de cinco anos após, sob influência da precipitação máxima (entre agosto de 2006 e fevereiro de 2007) Macedo-Soares *et al.* (2010) registraram 11 espécies (*Jenynsia multidentata*, *Phalloptychus Januaris*,

Poecilia vivipara, *Geophagus brasiliensis*, *Tilapia rendalli*, *Hyphessobrycon bifasciatus*, *Hyphessobrycon luetkenii*, *Callichthys callichthys*, *Hoplias* aff. *malabaricus*, *Hoplerythinus unitaeniatus* e *Atherinella brasiliensis*) na lagoa Piri-piri e sete espécies na poça P04 (*Geophagus brasiliensis*, *Tilapia rendalli*, *Hyphessobrycon bifasciatus*, *Hyphessobrycon luetkenii*, *Callichthys callichthys*, *Hoplias* aff. *malabaricus*, *Hoplerythinus unitaeniatus*), uma riqueza três vezes superior ao número de espécies que foi registrado no presente estudo nessa poça perene.

O exemplo acima, possibilitado por um contexto de programa de pesquisas de longo prazo (Sítio 5 da Rede PELD), evidencia que nos últimos 12 anos os ambientes investigados nesse estudo passaram (1) de um estado de estresse hídrico marcado pela extinção praticamente total de sua ictiofauna (heterogeneidade em seu grau máximo), para (2) um estado de inundação e colonização (heterogeneidade em seu grau mínimo) e, considerada a dinâmica da pluviosidade do início da década de 2010 (heterogeneidade sendo incrementada) e os resultados do presente estudo, (3) tende a repetir as condições da década de 2000. Esta ferramenta conceitual e o mecanismo proposto reforçam a ideia de ciclicidade na dinâmica de metacomunidades dependente da ocorrência e magnitude de um pulso de inundação e da existência de uma fonte de potenciais colonizadores.

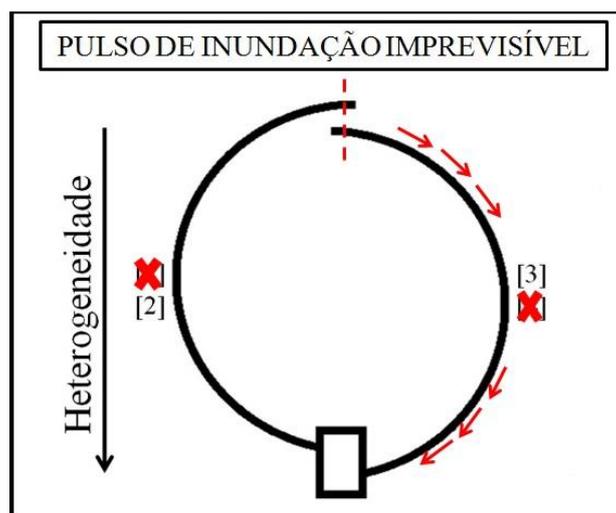


Figura 14. Modelo proposto para explicar a dinâmica de metacomunidades regida por um pulso de inundação imprevisível nas fases de redução e aumento da heterogeneidade ambiental (orientação das setas). Nesses sistemas, apenas dois modelos se ajustariam, sendo eles o de *dinâmica de manchas* [2] e de *seleção de espécies* [3].

É possível que o cenário reportado por Hollanda-Carvalho *et al.* (2003) venha a se repetir em poucos trimestres, caso a baixa incidência de chuvas no Norte Fluminense se estenda. Os dados dos primeiros anos das décadas de 2000 e 2010 indicam que anos de déficit hídrico determinam a extinção local de espécies e a desestruturação das metacomunidades. A colonização e a organização das comunidades então isoladas em uma estrutura *meta* só é possível em função das características de permeabilidade do sistema costeiro, representado pelas lagoas e suas poças associadas. Todos os sistemas aquáticos investigados nesta pesquisa funcionam como reservatórios temporários da fauna oriunda das drenagens continentais e do compartimento marinho (Figura 15).

As populações de origem das espécies que alcançam as lagoas costeiras e poças associadas devem habitar a lagoa Feia e demais sistemas lênticos a ela conectados (espécies primárias, secundárias e periféricas) e o oceano Atlântico (periféricas). Considerando que as espécies desses três grupos responderam diferencialmente ao gradiente ambiental imposto pela pluviosidade, a diversidade de peixes encontrada nas lagoas costeiras do Norte Fluminense depende estreitamente do estabelecimento da conexão hidrológica tanto com os corpos hídricos mais estáveis e distantes do oceano, quanto com o oceano, como também da conexão lateral entre as lagoas, de forma a garantir as vias de colonizadores das divisões primária, periférica e secundária, respectivamente (Figura 15).

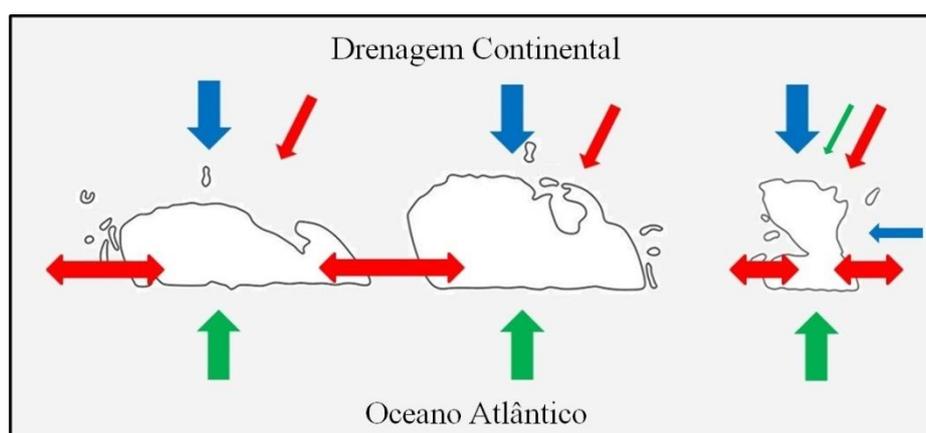


Figura 15. Modelo esquemático das vias de dispersão das espécies de peixes colonizadores das lagoas e poças associadas na planície costeira do Norte Fluminense. As setas indicam a possível origem das espécies da divisão Primária (azul), Secundária (vermelha) e Periférica (verde), sendo ela a partir das drenagens continentais (↓), aporte marinho (↑) e deslocamentos laterais entre lagoas (↔). A largura das setas indica a intensidade da dispersão.

CONCLUSÃO

Neste estudo verificou-se que a baixa pluviosidade registrada levou a uma diminuição do hidroperíodo, que por sua vez reduziu a conectividade hidrológica dos ambientes, interferindo na dispersão dos organismos. Períodos estendidos de baixa pluviosidade promoveram maior heterogeneidade ambiental, levando a uma maior distinção na composição de espécies nas metacomunidades, fortemente influenciada por fatores físicos e químicos que diferiram pronunciadamente entre as poças distantes e as lagoas costeiras e suas poças mais associadas. Desta forma, foi possível validar o modelo de *seleção de espécies* nas três metacomunidades investigadas, a partir da constatação de que as variáveis físicas e químicas selecionaram os organismos de acordo com sua capacidade diferencial em tolerar especialmente as variações na salinidade e os baixos teores de oxigênio dissolvido. A extensão do período de baixa pluviosidade determinou a desestruturação de metacomunidades na ausência de conectividade hidrológica.

Os resultados obtidos permitiram a proposição de um modelo conceitual de dinâmica cíclica de metacomunidades, com potencial para ser aplicado como ferramenta de predição dos processos de colonização, extinção e dispersão em sistemas sob influência de pulsos de inundação anuais e multianuais.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

As lagoas costeiras do Norte Fluminense são possivelmente os ambientes lênticos mais intensivamente investigados em território brasileiro (Esteves *et al.*, 1985). No presente estudo, essa investigação foi estendida à compreensão dos processos possivelmente responsáveis pela geração do gradiente ambiental nesses sistemas e em outros similares, próximos geograficamente e relativamente ainda mais efêmeros, que são as poças adjacentes às lagoas costeiras. Essa motivação se originou na pesquisa iniciada por Macedo-Soares *et al.* (2010), porém diferiu dela por replicar a escala de sistemas e dessa forma permitir o estabelecimento de mecanismos para explicar os padrões encontrados.

Este estudo contemplou três sistemas, cada um composto por uma lagoa e um conjunto de poças temporárias e perenes. Neles, foi possível inferir que a pluviosidade pode servir como preditor da heterogeneidade ambiental. Esses sistemas apresentam similaridades, como por exemplo os mesmos biótopos. Porém, diferem no tempo de resposta à pluviosidade regional nas suas condições físicas e químicas. Um padrão verificado foi o incremento na heterogeneidade ambiental no tempo, decorrente da baixa pluviosidade que de forma indireta permitiu um maior efeito de fatores locais sobre a dinâmica física e química.

Em relação aos peixes, os processos de extinção e colonização foram detectados, indicando uma estruturação de metacomunidades nos três sistemas investigados. Um pequeno grupo de variáveis ambientais relacionadas ao gradiente transversal oceano-continente influenciou a composição e abundância das espécies nas comunidades. O modelo de *seleção de espécie* foi aquele que melhor se ajustou à dinâmica encontrada durante o período de estudo, caracterizada pela manutenção das espécies mais aptas a tolerar as variações e incrementos na salinidade, decorrentes da baixa pluviosidade. Considerando a imprevisibilidade da pluviosidade nesse sistema, foi proposto um novo arranjo dos modelos para metacomunidades influenciadas por pulsos de inundação.

REFERÊNCIAS

- Amarasekare, P. 2000. The geometry of coexistence. *Biological Journal of the Linnean Society* 71: 1-31.
- Agostinho, A. A., Gomes, L. C., Thomaz, S. M. & Hahn, N. S. 2004. The Upper Paraná River and its floodplain: main characteristics and perspectives for management and conservation. In Thomaz, S. M., Agostinho, A. A. & Hahn, N. S. (eds), *The Upper Paraná River and its Floodplain: Physical Aspects, Ecology and Conservation*. Leiden, Netherlands. Backhuys Publishers.
- Alvares, C. A., Stape, J. L., Sentelhas, P. C., Gonçalves, J. L. M. & Sparovek, G. 2013. Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorologische Zeitschrift* 941-948.
- Araújo, L. R., Lopes, P. M., Santangelo, J. M., Petry, A. C. & Bozelli, R. L. 2013. Zooplankton resting egg banks in permanent and temporary tropical aquatic systems. *Acta Limnologica Brasiliensia* 25: 235-245.
- Bastos, R. F., Condini, M. V., Junior, A. S. V. & Garcia, A. M. 2011. Diet and food consumption of the pearl cichlid *Geophagus brasiliensis* (Teleostei: Cichlidae): relationships with gender and sexual maturity. *Neotropical Ichthyology* 9(4): 825-830.
- Begon, M., Townsend, C. R. & Harper, J. L. 2006. *Ecology: from individuals to ecosystems*. Blackwell Publishing, Oxford.
- Borcard, D., Gillet, F. & Legendre, P. 2011. *Numerical Ecology with R*. Springer, New York.
- Bozelli, R. L., 1992. Composition of the zooplankton community of Batata and Mussura lakes and the Trombetas River, Brazil. *Amazoniana-Limnologia et Oecologia Regionalis Sistemae Fluminis Amazonas* 12: 239-261.
- Calheiros, D. F. & Hamilton, S. K. 1998. Limnological conditions associated with natural fish kills in the Pantanal wetland of Brazil. *Verhandlungen Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie* 26: 2189-2193.

- Caliman, A., Carneiro, L. S., Santangelo, J. M., Guariento, R. D., Pires, A. P. F., Suhett, A. L., Quesado, L. B., Scofield, V., Fonte, E. S., Lopes, P. M., Sanches, L. F., Azevedo, F. D., Marinho, C. C., Bozelli, R. L., Esteves, F. A. & Farjalla, V. F. 2010. Temporal coherence among tropical coastal lagoons: a search for patterns and mechanisms. *Brazilian Journal of Biology* 70: 1-11.
- Camargo, A. F. M. & Esteves, F. A. 1996. Influence of water level variation on biomass and chemical composition of the aquatic macrophyte *Eichhornia azurea* (Kunth) in an oxbow lake of the Rio Mogi-Guaçu (São Paulo, Brazil). *Archiv für Hydrobiologie* 135(3): 423-432.
- Cantrell, M. A. 1988. Effect of lake level fluctuations on the habitats of benthic invertebrates in shallow tropical lake. *Hydrobiologia* 158: 125-131
- Carvalho, A. R., Shlittler, F. H. M. & Tornisielo, V. L. 2000. Relação da atividade agropecuária com parâmetros físicos químicos da água. *Química nova* 23(5): 618-622.
- Clarke, K. R. 1993. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology* 18: 117-143.
- Chase, J. M., Amarasekare, P., Cottenie, K., Gonzalez, A., Holt, R. D., Holyoak, M., Hoopes, M. F., Leibold, M. A., Loreau, M., Mouquet, N., Shurin, J. B. & Tilman, D. 2005. Competing theories for competitive metacommunities. In Holyoak, M., Leibold, M. A. & Holt, R. D. (eds), *Metacommunities, spatial dynamics and ecological communities*. Chicago. The University of Chicago Press.
- Di Dario, F., Petry, A. C. Pereira, M. M. S., Mincarone, M. M., Agostinho, L. S., Camara, E. M., Caramaschi, E. P. & Britto, M. R. 2013. An update on the fish composition (Teleostei) of the coastal lagoons of the Restinga de Jurubatiba National Park and the Imboassica Lagoon, northern Rio de Janeiro State. *Acta Limnologica Brasiliensia* 25(3): 257-278.
- Dray, S., Legendre, P. & Blanchet G. 2011. Packfor: Forward Selection with permutation. R package version 0.0-8/r100. <http://R-Forge.R-project.org/projects/sedar/>

- Eros, T., Sály, P., Takács, P., Speczár, A. & Biró, P. 2012. Temporal variability in the spatio-temporal and environmental determinants of functional metacommunity organization – stream fish in human-modified landscape. *Freshwater Biology* 57: 1914-1928.
- Esteves, F. A., Ishii, I. H. & Camargo, A. F. M. 1985. Pesquisas limnológicas em 14 lagoas do litoral do Estado do Rio de Janeiro. In Lacerda, L. D., Araujo, D. S. O. & Cerqueira, R. (org). Restingas: origem, estrutura, processos. Niterói.
- Esteves, F. A. 1998. Fundamentos de Limnologia, 2ª Edição. Rio de Janeiro. Ed. Interciência.
- Esteves, F. A., Figueiredo-Barros, M. P. & Petrucio, M. M. 2011. Principais Cátions e Ânions. In: Esteves, F. A. 2011. Fundamentos de Limnologia, 3ª Edição. Rio de Janeiro. Ed. Interciência.
- Farjalla, V. F., Esteves, F. A. & Faria, B. M. 2002. The relationship between DOC and planktonic bacteria in tropical coastal lagoons. *Archiv fur Hydrobiologie* 156: 97–119.
- Fernandes, R., Gomes, L. C., Pelicice, F. M. & Agostinho, A. A. 2009. Temporal organization of fish assemblages in floodplain lagoons: the role of hydrological connectivity *Environmental Biology of Fishes* 85: 99–108.
- Forbes, A. E. & Chase, J. M. 2002. The role of habitat connectivity and landscape geometry in experimental zooplankton metacommunities. *Oikos* 96: 433–440.
- Gallardo, B., Español, C. & Comin, F. A. 2012. Aquatic metabolism short-term response to the flood pulse in a Mediterranean floodplain. *Hydrobiologia* 693: 251–264.
- Garcia, A. M., Vieira, J. P. & Winemiller, K. O. 2001. Dynamics of the shallow-water fish assemblage of the Patos Lagoon estuary (Brazil) during cold and warm ENSO episodes. *Journal of Fish Biology* 59: 1218-1238.
- Gleason, H. A. 1922. On the Relation between Species and Area. *Ecology* 3: 158-162.
- Gomes, L. C., Bulla, C. K., Agostinho, A. A., Vasconcelos, L. P. & Miranda, L. E. 2012. Fish assemblage dynamics in a Neotropical floodplain relative to aquatic

- macrophytes and the homogenizing effect of a flood pulse. *Hydrobiologia* 685: 97–107.
- Graham, J. B. 1997. Air breathing in fishes: evolution diversity and adaptation. San Diego. Academic Press.
- Guimarães, T. F. R. 2013. Influência de variáveis de paisagem sobre a riqueza e composição de assembleias de peixes em lagoas costeiras do sul do Brasil. Dissertação apresentada para o Programa de Pós-Graduação em Ecologia, do Instituto de Biociência da Universidade Federal do Rio Grande do Sul.
- Hamilton, S. K. & Lewis, W. M. 1990. Basin morphology in relation to chemical and ecological characteristics of lakes on the Orinoco River floodplain, Venezuela. *Archiv fur Hydrobiologie* 119: 393–425.
- Helfman, G. H., Collete, B. B. & Facey, D. E. 2008. The diversity of fishes. Malden, MA. Blackwell Science.
- Heiler, G., Hein, T., Schiemer, F. & Bornette, G. 1995. Hydrological connectivity and flood pulse as the central aspects for the integrity of a river-floodplain system. *Regulated Rivers: Research & Management* 11: 351-361.
- Hollanda-Carvalho, P. H., Botero-Sanchez, J. I., Caramaschi, E. P., Bozelli, R. L. 2003. Temporal variation of fish community richness in coastal lagoons of the Restinga of Jurubatiba National Park, Rio de Janeiro, Brazil. *Acta Limnologica Brasiliensis* 15(3): 31-40.
- Hood, G. M. 2011. PopTools version 3.2.5. Available on the internet. URL <http://www.poptools.org>.
- Holt, R. D. 1993. Ecology at the mesoscale: the influence of regional processes on local communities. In Ricklefs, R. E. & Schluter, D. (eds), Species Diversity in Ecological Communities: Historical and geographical perspectives. Chicago. The University of Chicago Press.
- Holyoak, M., Leibold, M. A., Mouquet, N., Holt, R. D. & Hoopes, M. F. 2005. A Framework for Large-Scale Community Ecology. In Holyoak, M., Leibold, M.

- A. & Holt, R. D. (eds), *Metacommunities, spatial dynamics and ecological communities*. Chicago. The University of Chicago Press.
- Holyoak, M. & Mata, T. M. 2008. Metacommunities. In Sven Erik S. J. & Brian, F. (eds), *Encyclopedia of ecology*. Oxford, Academic Press.
- Hudson, P. F., Heitmuller, F. T. & Maraigh, B. L. 2012. Hydrologic connectivity of oxbow lakes along the lower Guadalupe River, Texas: The influence of geomorphic and climatic controls on the “flood pulse concept”. *Journal of Hydrology* 174–183.
- Hubbell, S. P. 2001. *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton, NJ. Princeton University Press.
- INMET. 2008. Instituto Nacional de Meteorologia. Banco de dados da estação climatológica de Campo dos Goytacazes, Rio de Janeiro, Brasil.
- IPCC 2013. *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Working Group I Contribution to the IPCC 5th Assessment Report - Changes to the underlying Scientific/Technical Assessment*. Thomas Stocker, Qin Dahe, Gian-Kasper Plattner (eds).
- Jackson, A. T., Adite, A., Roach, K. A. & Winemiller, K. O. 2013. Fish assemblages of an African river floodplain: a test of alternative models of community structure. *Ecology of Freshwater Fish* 22: 295–306
- Johannes, R. E. & Hearn, C. J. 1985. The effect of submarine groundwater discharge on nutrient and salinity regimes in coastal lagoon off Perth, Western Australia. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 21: 789-800. Jucá-Chagas, R. & Boccardo, L. 2006. The air-breathing cycle of *Hoplosternum littorale* (Hancock, 1828) (Siluriformes: Callichthyidae). *Neotropical Ichthyology* 4(3): 371-373.
- Junk, W. J., P. B. Bayley & Sparks, R. E. 1989. The flood pulse concept in river-floodplain systems. *Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences* 106: 110–127.
- Junk, W. J., Piedade, M. T. F., Lourival, R., Wittmann, F., Kandus, P., Lacerda, Bozelli, R. L., Esteves, F. A., Nunes da Cunha, C., Maltchik, L., Schöngart, J., Schaeffer-Novelli, Y. & Agostinho, A. A. 2013. Brazilian wetlands: their

- definition, delineation, and classification for research, sustainable management, and protection. *Aquatic Conservation: marine and freshwater ecosystems* 24(1): 5-22.
- Kramer, D. L. & McClure, M. 1982. Aquatic surface respiration, a widespread adaptation to hypoxia in tropical freshwater fishes. *Environmental Biology of Fishes* 7: 47–55.
- Laurance, S. G. W., Baider, C., Vincent Florens, F.B., Ramrekha, S., Sevathian, J. C. & Hammond, D. S. 2012. Drivers of wetland disturbance and biodiversity impacts on a tropical oceanic island. *Biological Conservation* 149: 136–142.
- Legendre, P. & Legendre, L. 1998. Numerical Ecology. Elsevier Science. B. V. Amsterdam, *Netherlands* p 853.
- Leibold, M. A., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, J. M., Hoopes, M F., Holt, R. D., Shurin, J. B, Law, R., Tilman, D., Loreau, M. & Gonzalez, A. 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters* 7: 601-613.
- Lima-Filho, J. A., Martins, J., Arruda, R. & Carvalho, L. N. 2011. Air-breathing Behavior of the Jeju Fish *Hoplerythrinus unitaeniatus* in Amazonian Streams. *Biotropica* 0(0): 1–9.
- Logue, J. B., Mouquet, M., Peter, H., Hillebrand, H., Declerck, P., Flohre, A., Gantner, S., Gulzow, N., Hortnagl, P., Meier, S., & Pecceu, B. 2011. Empirical approaches to metacommunities: a review and comparison with theory. *Trends in Ecology and Evolution* 26: 482-491.
- Lortie, C. J., Brooker, R. W., Choler, P., Kikvidze, Z., Michalet, R. & Pugnaire, F. I. 2004. Rethinking plant community theory. *Oikos* 107(2): 433-438.
- Lowe-McConnell, R. H. 1964. The fishes of the Rupununi savannah district of British Guiana, South America Part I. Ecological groupings of fish species and effects of the seasonal cycle on the fish. *Journal of the Linnean Society (Zoology)* 45: 103-144.

- MacArthur, R. H. & Wilson, E. O. 1963. An Equilibrium Theory of Insular Zoogeography. *Evolution* 17: 373-387.
- Macedo-Soares, P. H. M., Petry, A. C., Farjalla, V. F. & Caramaschi, E. P. 2010. Hydrological connectivity in coastal inland systems: lessons from a Neotropical fish metacommunity. *Ecology of Freshwater Fish* 19: 7–18.
- Message, H. J. 2011. A estrutura de metacomunidades de peixes em um sistema natural preservado. O caso da planície de inundação do rio Ivinhema, Brasil. Dissertação de mestrado, Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais da Universidade Estadual de Maringá.
- McCune, B. & Mefford, M. J. 1999. Multivariate Analysis of Ecological Data. Version 4.10. MjM Software, Gleneden Beach, Oregon, U.
- Miranda, L. E., 2005. Fish Assemblages in Oxbow Lakes Relative to Connectivity with the Mississippi River. *Transactions of the American Fisheries Society* 134: 1480–1489.
- Mouquet, N. & Loreau, M. 2002. Coexistence in metacommunities: The regional similarity hypothesis. *American Naturalist* 159: 420-426.
- Mouillot, D., Dumay, O. & Tomasini, J. A. 2007. Limiting similarity, niche filtering and functional diversity in coastal lagoon fish communities. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 71: 443–456.
- Myers, G. L. 1938. Fresh-water Fishes and West Indian zoogeography. *Annual Report of the Board of Regents of the Smithsonian Institution*, 339-364.
- Nelson, J. S. 2006. Fishes of the world. New York. *John Wiley & Sons*.
- Nichols, J. T. 1928. Fishes from the White Nile collected by the Taylor expedition of 1927: a discussion of the fresh-water fish faunae of Africa. *American Museum Novitates* 319: 1-7.
- Nielsen, D. L. & Bronk, M. A. 2009. Modified water regime and salinity as a consequence of climate changes: prospects for wetlands of Southern Australia. *Climatic Change* 95: 523-533.

- Nusch, E. A. & Palmer, G. 1975. Biologische Methoden für die Praxis der Gewässeruntersuchung. GWF –Wasser, *Abwasser* 116: 562-565.
- Okada, D. K., Agostinho, A. A., Petrere, M. & Penczak, T. 2003. Factors affecting fish diversity and abundance in drying ponds and lagoons in the upper Paraná River basin, Brazil. *Ecohydrology & Hydrobiology* 1: 97-110.
- Olden, J. D. 2007. Biotic homogenization: a new research agenda for conservation biogeography. *Journal of Biogeography* 33: 2027-2039.
- Oliveira, H. B. 2011. Mascate de Sonhos: Memórias de uma Quissamaense. Espaço cultural José Carlos Barcellos. Quissamã/RJ.
- Pazin, V. F. V., Magnusson, W. E., Zuanon, J. & Mendonça, F. P. 2006. Fish assemblages in temporary ponds adjacent to “Terra Firme” streams in Central Amazonia. *Freshwater Biology* 51: 1025-1037.
- Peres-Neto, P. R., Legendre, P., Dray, S. & Borcard, D. 2006. Variation partitioning of species data matrices: estimation and comparison of fractions. *Ecology* 87: 2614-2625.
- Pringle, C. M., 2001. Hydrologic Connectivity and the Management of Biological Reserves: A Global Perspective. *Ecological Applications* 11: 981-998.
- R Development Core Team. 2013. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.
- Robinson, C. L. K & Tonn, W. M. 1989. Influence of environmental factors and piscivory in structuring fish assemblages of small Alberta lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 46: 81-89.
- Rocha, C. F. D., Esteves, F. A. & Scarano, F. R. 2004. Pesquisa de longa duração na Restinga de Jurubatiba: ecologia, história natural e conservação. São Carlos, Rima.
- Rocha, R. R. A. & Thomaz, S. M. 2004. Variação temporal de fatores limnológicos em ambientes da planície de inundação do alto rio Paraná (PR/MS-Brasil). *Acta Scientiarum* 26(3): 361-271.

- Rocha, P. C. 2004. Conectividade hidrológica e aspectos físico-químicos no sistema Rio Baía/Canal Corutuba/Rio Ivinheima região SE de Mato Grosso do Sul – Brasil. *Revista eletrônica da Associação dos geógrafos Brasileiros* 1(1).
- Rodriguez, M. A. & Lewis Jr, W. M. 1997. Structure of fish assemblages along environmental gradients in floodplain lakes of the Orinoco River. *Ecological Monographs* 67: 109-128.
- Sanches, L. F., Guariento, R. D., Caliman, A., Bozelli, R. L., Esteves, F. A. 2011. Effects of nutrients and light on periphytic biomass and nutrient stoichiometry in a tropical black-water aquatic ecosystem. *Hydrobiologia* 669: 35–44.
- Scarabotti, P. A., López, J. A., Ghirardi, R. & Parma, M. J.. 2011. Morphological plasticity associated with environmental hypoxia in characiform fishes from neotropical floodplain lakes. *Environmental Biology of Fishes* 92: 391-402.
- Soares, M. G. M. & Junk, W. J. 2000. Respiratory adaptations of five curimatid species (Teleostei, Curimatidae) to oxygen depletion in an Amazonian floodplain lake. *Verhandlungen Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie* 27: 1063-1069.
- Soares, M. G. M., Menezes, N. A. & Junk, W. J. 2006. Adaptations of fish species to oxygen depletion in a central Amazonian floodplain lake. *Hydrobiologia* 568: 353-367.
- Souza-Bastos, L. R. & Freire, C. A. 2011. Osmoregulation of the resident estuarine fish *Atherinella brasiliensis* was still affected by an oil spill (Vicuña tanker, Paranaguá Bay, Brazil), 7 months after the accident. *Science of the Total Environment* 409: 1229–1234.
- StatSoft, INC., 2007, Statistica (data analysis software system). Version 8.0. Available at://www.statsoft.com.
- Suguió, K. 1973. Introdução a Sedimentologia. São Paulo. Edgar Blücher / EDUSP.
- Thomaz, S. M., M. C. Roberto & Bini, L. M. 1997. Fatores limnológicos e clorofila-a: caracterização dos habitats e influência do pulso de inundação. In Vazzoler, A.

- E. A. M., Agostinho, A. A., Hahn, N. S. (org). A planície de inundação do alto rio Paraná. Maringá. Eduem.
- Thomaz, S. M., Bini, L. M. & Bozelli R. L. 2007. Floods increase similarity among aquatic habitats in river–floodplain systems. *Hydrobiologia* 579: 1-13.
- Tockner, K., Pennetzdorfer, D., Reiner, N., Schiener, F. & Ward, J. V. 1999. Hydrological connectivity, and the exchange of organic matter and nutrients in a dynamic river-floodplain system (Danube, Austria). *Freshwater Biology* 41: 521-535.
- Torgersen, T., De Deckker, P., Chivas, A. R, Bowler, J. M. 1986. Salt lakes: a discussion of processes influencing palaeoenvironmental interpretation and recommendations for future study. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol* 54: 7-19
- Val, A. L. & Almeida-Val, V. M. F. 1999. Biology of tropical fishes. Manaus. INPA.
- Van der Gucht, K., Cottenie, K., Muylaert, K., Vloemans, N., Cousin, S., Declerck, S., Jeppesen, E., Conde-Porcuna, J. M., Schwenk, K., Zwart, G., Vyverman, W. & De Meester, L. 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.
- Vargas-Chacoff, L., Arjona, F. J, Polakof, S., Del-Río, M. P. M., Soengas, J. L. & Mancera, J. M. 2009. *Comparative Biochemistry and Physiology* 154: 417–424.
- Wilson, D. S. 1992. Complex interactions in metacommunities, with implications for biodiversity and higher levels of selection. *Ecology* 73: 1984–2000.
- Yu, D. W. & Wilson, H. B. 2001. The competition-colonization trade-off is dead: Long live the competition-colonization trade-off. *American Naturalist* 158: 49-63.

ANEXOS

Anexo I. Resultados das análises de componentes principais (ACP) aplicadas às amostras de todos os ambientes, e para os Sistemas Garça, Piri-piri e Catingosa, além do critério de Broken-Stick.

	Eixos	AutoValores	% da Variância	Acumulado do % de Var.	AutoValores (Broken- Stick)
Total	ACP 1	2,952	26,516	26,516	2,929
	ACP 2	1,936	18,364	44,880	1,929
	ACP 3	1,545	15,451	60,331	1,429
	ACP 4	1,147	11,469	71,800	1,096
	ACP 5	0,730	7,302	79,102	0,846
	ACP 6	0,620	6,197	85,299	0,646
	ACP 7	0,515	5,151	90,450	0,479
	ACP 8	0,486	4,864	95,314	0,336
	ACP 9	0,314	3,135	98,450	0,211
	ACP 10	0,155	1,550	100,000	0,100
Sistema Garça	ACP 1	3,051	30,515	30,515	2,929
	ACP 2	2,432	24,318	54,833	1,929
	ACP 3	1,454	14,535	69,368	1,429
	ACP 4	0,858	8,579	77,947	1,096
	ACP 5	0,779	7,794	85,741	0,846
	ACP 6	0,495	4,950	90,690	0,646
	ACP 7	0,364	3,642	94,332	0,479
	ACP 8	0,334	3,341	97,674	0,336
	ACP 9	0,171	1,713	99,386	0,211
	ACP 10	0,061	0,614	100,000	0,100
Sistema Piri-piri	ACP 1	2,944	27,436	27,436	2,929
	ACP 2	1,992	17,923	45,359	1,929
	ACP 3	1,781	17,809	63,168	1,429
	ACP 4	1,109	10,087	73,255	1,096
	ACP 5	0,734	7,336	80,591	0,846
	ACP 6	0,642	6,417	87,008	0,646
	ACP 7	0,556	5,556	92,564	0,479
	ACP 8	0,372	3,722	96,286	0,336
	ACP 9	0,282	2,825	99,111	0,211
	ACP 10	0,089	0,889	100,000	0,100
Sistema Catingosa	ACP 1	3,265	32,648	32,648	2,929
	ACP 2	1,997	19,968	52,615	1,929
	ACP 3	1,749	17,492	70,107	1,429
	ACP 4	0,998	9,980	80,087	1,096
	ACP 5	0,730	7,300	87,387	0,846
	ACP 6	0,642	6,416	93,803	0,646
	ACP 7	0,344	3,440	97,243	0,479
	ACP 8	0,131	1,313	98,556	0,336
	ACP 9	0,105	1,052	99,608	0,211
	ACP 10	0,039	0,392	100,000	0,100

Anexo II. Autovetores das variáveis incluídas nas análises de componentes principais (ACP) aplicadas às amostras de todos os ambientes, e para os Sistemas Garça, Piri-piri e Catingosa.

		Eixos					
Variáveis		ACP 1	ACP 2	ACP 3	ACP 4	ACP 5	ACP 6
Total	Salinidade	-0,473	-0,0963	0,1117	0,2751	0,3959	0,2554
	Temperatura	-0,3456	-0,2142	0,0793	-0,499	-0,2752	-0,1963
	OD(m.l)	-0,3367	-0,2431	0,3535	0,2177	-0,3152	-0,1619
	pH	-0,1812	0,2109	0,58	-0,1896	0,4987	0,2074
	COD	-0,1377	0,3983	-0,363	-0,3077	0,4182	-0,4598
	Ntotal	-0,4036	0,0077	-0,4731	0,3176	-0,01	0,1595
	Ptotal	-0,2163	0,5613	-0,1352	0,1762	-0,2926	0,2923
	N/F	-0,0441	-0,5745	-0,2963	0,1167	0,3646	-0,0902
	Clorofila a	-0,4505	0,116	0,0907	0,0828	-0,1134	-0,5121
	Hidroperíodo	-0,2776	-0,1552	-0,2235	-0,5873	-0,1143	0,4842
	Sistema Garça	Salinidade	-0,4844	0,2287	0,1366	0,2508	-0,2618
Temperatura		-0,369	0,0876	-0,2695	-0,4998	0,089	0,1402
OD(m.l)		-0,3645	0,3707	0,0661	0,1052	0,3563	0,0368
pH		-0,2353	0,3528	0,4549	-0,2377	-0,4129	-0,1838
COD		-0,1289	-0,4656	0,0709	-0,193	-0,6193	0,2981
Ntotal		-0,37	-0,3589	-0,2148	0,4511	0,0139	-0,2425
Ptotal		-0,1659	-0,4885	0,3592	0,1144	0,1845	-0,2627
N/F		-0,0653	0,2103	-0,5787	0,3526	-0,3763	0,1377
Clorofila a		-0,4471	-0,1306	0,1079	0,0276	0,2406	0,6642
Hidroperíodo		0,236	0,1805	0,4132	0,4908	-0,0945	0,4457
Sistema Piri-piri		Salinidade	-0,5141	-0,0234	-0,2148	0,0169	-0,1454
	Temperatura	-0,4548	0,0397	0,3147	-0,0768	-0,1646	0,2261
	OD(m.l)	-0,4144	0,0187	-0,1331	0,3699	0,144	-0,4093
	pH	-0,3786	-0,4313	-0,2979	-0,0637	0,0946	-0,2563
	COD	0,1433	-0,3685	0,3916	-0,3612	0,4389	-0,3509
	Ntotal	-0,0912	0,3301	0,5377	0,3903	-0,0775	-0,05
	Ptotal	0,0857	-0,4165	0,3552	0,4268	-0,2955	-0,3352
	N/F	-0,157	0,5373	0,0521	-0,0405	0,5305	-0,3034
	Clorofila a	-0,2948	-0,2957	0,3153	0,0412	0,4204	0,5674
	Hidroperíodo	0,2571	-0,1309	-0,2787	0,6202	0,4219	0,2443
	Sistema Catingosa	Salinidade	-0,4291	-0,0662	-0,41	0,0154	-0,1068
Temperatura		-0,2752	-0,1316	0,0094	-0,7444	0,3428	0,0491
OD(m.l)		-0,3188	0,1881	-0,4822	-0,0658	0,2786	0,2253
pH		0,1323	-0,3992	-0,4907	-0,1738	-0,3444	0,2326
COD		-0,2349	-0,5046	0,1279	-0,0462	-0,5427	-0,1583
Ntotal		-0,4858	-0,0676	0,1933	0,1245	0,0738	-0,3448
Ptotal		-0,0977	-0,5664	0,1995	0,2114	0,5031	-0,0827
N/F		-0,3745	0,4474	0,0864	-0,0351	-0,2849	-0,2286
Clorofila a		-0,3582	-0,0468	-0,077	0,5393	0,0321	0,5286
Hidroperíodo		0,2272	-0,0343	-0,5015	0,2381	0,199	-0,6098

Anexo III. Espécies de peixes recuperadas na coleção ictiológica do Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro (MNRJ), locais onde foram coletadas e vouchers.

Espécie	Local	Lote
<i>Astyanax aff. bimaculatus</i>	Canal entre a lagoa da Ribeira e Feia	10957
<i>Astyanax aff. bimaculatus</i>	Canal entre a lagoa da Ribeira e Feia	17792
<i>Aterinella brasiliensis</i>	Lagoa Preta	17508
<i>Geophagus brasiliensis</i>	Lagoa Preta	17512
<i>Hoplerythrinus unitaeniatus</i>	Lagoa Preta	17514
<i>Hoplias aff. malabaricus</i>	Canal entre a lagoa da Ribeira e Feia	10956
<i>Hoplias aff. malabaricus</i>	Lagoa Preta	17511
<i>Hyphessobrycon bifasciatus</i>	Canal entre a lagoa da Ribeira e Feia	14061
<i>Hyphessobrycon bifasciatus</i>	Canal entre a lagoa da Ribeira e Feia	10958
<i>Hyphessobrycon bifasciatus</i>	Lagoa Preta	17513
<i>Hyphessobrycon reticulatus</i>	Lagoa Feia	17513
<i>Hyphessobrycon reticulatus</i>	Lagoa Preta	14145
<i>Lyc engraulis grossidens</i>	Lagoa Feia	15395