

Letícia Frozza Teive

**A influência de fatores locais e regionais na dinâmica de
estruturação de metacomunidades bênticas de sistemas costeiros do
sul do Brasil**

Dissertação submetida ao Programa de
Pós-Graduação em Ecologia da
Universidade Federal de Santa Catarina
para a obtenção do título de Mestre em
Ecologia.

Orientador: Prof. Dr. Paulo Roberto
Pagliosa

**Florianópolis
2013**

Catálogo na fonte pela Biblioteca Universitária
da
Universidade Federal de Santa Catarina.

Teive, Letícia Frozza

A influência de fatores locais e regionais na dinâmica de estruturação de metacomunidades bênticas de sistemas costeiros do sul do Brasil [dissertação] / Letícia Frozza Teive; orientador, Paulo Roberto Pagliosa. – Florianópolis, SC, 2013.

69 p.: grafs., tabs.

Dissertação (mestrado) – Universidade Federal de Santa Catarina, Centro de Ciências Biológicas, Programa de Pós-Graduação em Ecologia.

Inclui referências

1. Ecologia. 2. Diversidade Biológica. 3. Comunidades animais – invertebrados bentônicos. 4. Ecossistemas Costeiros. I. Pagliosa, Paulo Roberto. II. Universidade Federal de Santa Catarina. Programa de Pós-Graduação em Ecologia. III. Título.

“A influência de fatores locais e regionais na dinâmica de estruturação de metacomunidades bênticas de lagoas costeiras da costa Atlântica sul”.

por

LETÍCIA FROZZA TEIVE

Dissertação julgada e aprovada em sua forma final pelos membros titulares da Banca Examinadora (Port. 02/PPGECO/2013) do Programa de Pós-Graduação em Ecologia - UFSC, composta pelos Professores Doutores:

Banca Examinadora:




Prof(a) Dr(a) Paulo Roberto Pagliosa (GCN/CFH/UFSC)



Prof(a) Dr(a) Victor Lemes Landeiro (Botânica e Ecologia/Instituto de Biociências/UFMT)



Prof(a) Dr(a) Maurício Mello Petrucio (ECZ/CCB/UFSC)



Prof(a) Dr(a) Sérgio Antônio Netto (Laboratório de Ciências Marinhas/Universidade do Sul de Santa Catarina)

Profa. Dra. Natalia Hanazaki
Coordenadora do Programa de Pós-Graduação em Ecologia

Florianópolis, 22 de fevereiro de 2013.

Aos pequenos seres que movem este mundo e aos grandes pais e mestre que me conduziram até aqui..

AGRADECIMENTOS

Agradeço à todas as pessoas que ajudaram, de forma multivariada, na estruturação deste trabalho.

Agradeço em especial à minha comunidade fonte, que me colocou neste mundo sem medir esforços para que eu o aproveitasse da melhor maneira possível, dando todo suporte necessário. Em especial aos meus pais, Ires e Luiz, aos meus anjos Selvino (*in memorian*) e Eda e à Patrícia por todo apoio...aos demais familiares, AQUELE ABRAÇO! muito amor e gratidão sempre!

Agradeço de coração à comunidade drenó que me acolheu no meio acadêmico, na figura do meu professor orientador, Paulo Roberto Pagliosa. Muito obrigada por acreditar e me orientar ao longo deste caminho demasiadamente longo porém produtivo. Foram tempos de intenso aprendizado e construção coletiva.

À comunidade do Núcleo de Estudos do Mar, por todo apoio estrutural e profissional, e pela amizade de longa data. Em especial, Paulo Manso principalmente pela ajuda na parte de microscopia. Aos colaboradores diretos deste trabalho Sebastião Dutra, pelas análises do sedimento, e Mariana Oortman; pela identificação da fauna marinha. Este trabalho tem muito de vocês e não seria muito sem vocês. Aos colegas do laboratório de bentos, que ajudaram como triadores e identificadores (Volney, Dairana, Rafaela, Mari), coletores (João) e ou catalisadores (Giorgia, Mari Paz, André, Thais e Wilson).

À prof^a Alessandra Fonseca pelo fornecimento dos dados físico-químicos das lagoas e todo auxílio dado ao longo deste caminho.

Ao prof^o Maurício Mello Petrúcio, por ceder espaço e materiais do laboratório de Ecologia de Águas Continentais para identificação da fauna e por todo apoio e ensinamentos dado durante o curso. Obrigada ainda pela participação na banca avaliadora deste trabalho.

À Ana Emília Siegloch pelo auxílio na identificação dos macroinvertebrados e na discussão dos padrões de metacomunidades.

À Áurea Lemes pela amizade e ajuda inenarrável com os milhares de quironomídeos!

À técnica administrativa Carla Zanenga Scherer e à prof^a Ana Cláudia Rodrigues pelo auxílio com os produtos químicos para a confecção das lâminas.

À prof^a Susana Trivinho-Strixino, por compartilhar seu enorme conhecimento taxonômico e ecológico sobre quironomídeos, de forma profissional, clara e objetiva, permitindo assim a sua disseminação.

Ao prof.º Roberto da Gama Alves, que foi super humilde em compartilhar comigo sua vasta experiência com os oligoquetos, auxiliando na identificação dos mesmos.

Ao profº Luis Maurício Binni, que instigou a busca por novos padrões espaciais. Muito obrigada pela atenção dada nas análises estatísticas e interpretações dos dados, bem como pela oportunidade de aprendizado na confecção deste trabalho.

Ao profº Victor Lemes Landeiro, por compor esta banca examinadora, e principalmente, pelos ensinamentos estatísticos no ambiente R. Sua contribuição neste trabalho foi vital para a estruturação e conclusão do mesmo.

Ao profº Sérgio Netto, por aceitar avaliar este trabalho e contribuir para sua melhoria.

À comunidade de amigos, que ajudaram tanto a segurar a barra quanto a erguer o caneco. Às parcerias Manu, Nina, Miuki, Pri, Mari e Lara, pelo apoio e terapias coletivas. À Débo, Rafa e Catarina, pela estadia, apoio e amizade ao longo de todo este processo. À Diana e Simão pelo acolhimento na república e incentivo ao longo do caminho. A toda tigrada amiga que riu, chorou e apoiou nos momentos mais necessários.

Aos colegas de mestrado (que já são mestres!) e que compartilharam bons e divertidos momentos. Em especial à Andros Gianuca pelas contribuições multivariadas no mundo das metacomunidades; Guilherme Ortigara Longo pelas discussões sobre o manuscrito; João Doria pela ajuda múltipla em todos os momentos desta trajetória! À Mariana Mitsue, Mariana Paz, Anaíde Aued, Kátia Capel, pela parceria de sempre.

Ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia, pela oportunidade de entrar nesta metacomunidade, pela compreensão e paciência em me permitir chegar até aqui e pela competência de me fazer sair daqui com uma bagagem maior do que quando entrei.

Aos colegas da Fundação de Amparo ao Meio Ambiente de Bombinhas na figura de Flávio Steigleder pelo apoio e compreensão durante este período.

Por fim, mas de suma importância, agradeço à CAPES e à FAPESC, pelo investimento financeiro que possibilitou este aprendizado e o crescimento profissional.

*“Tente me ensinar das suas coisas
Que a vida é séria e a guerra é dura
Mas se não puder cale essa boca
E deixa eu viver minha loucura”*

(Raul Seixas)

RESUMO

O presente estudo busca investigar os efeitos independentes e compartilhados das variáveis ambientais e dos descritores espaciais na estrutura das metacomunidade macrobênticas de sistemas costeiros do sul do Brasil. Com base nestes efeitos pretende-se também explorar o tipo de dinâmica espacial envolvida na geração da diversidade das principais assembleias bênticas. Se as condições ambientais, principalmente as sedimentológicas, contribuírem para explicar as variações na estrutura das assembleias, um controle ambiental refletirá o papel do nicho na dinâmica das comunidades. Se, por outro lado, a distância espacial implicar em diferenças na dispersão das espécies dentro dos sistemas, a presença desta estrutura espacial também será determinante para a estruturação das assembleias, bem como para a dinâmica e biodiversidade estabelecida na região. As escalas de investigação possibilitaram a decomposição dos componentes espaciais e ambientais na explicação da diversidade beta das principais assembleias da comunidade macrobêntica. A mudança na composição de táxons entre os tipos de sistemas investigados (com o predomínio de Insecta e Oligochaeta nos lagos e de Polychaeta e Crustacea nas lagunas) indica diferenças na estrutura da comunidade bêntica de lagos e de lagunas, porém a estruturação dos táxons dentro das comunidades de cada sistema se dá de forma similar, sendo a diversidade beta regulada pela atuação conjunta dos fatores ambientais e espaciais. A porcentagem de explicação da variação dada pelos componentes ambientais e espaciais diferiu dependendo do táxon e do sistema costeiro investigado, sugerindo a ocorrência de dinâmicas distintas estruturando estas comunidades. Em geral, a distribuição dos táxons colonizadores das lagunas foram mais limitadas pelas distâncias geográficas entre os corpos d'água analisados. A distribuição dos táxons que ocupam os lagos mostrou variação dependendo do grupo taxonômico analisado. O estudo mostrou que a distribuição da macrofauna bêntica dos sistemas costeiro do sul do Brasil responde às variáveis espaciais e ambientais estruturas ao longo da paisagem. As variações na estrutura das assembleias podem ser explicados tanto pelo processo de dispersão quanto pelas habilidades das espécies frente às condições de nicho.

Palavras-chave: diversidade beta, filtro ambiental, filtro espacial, lago, laguna, partição da variação.

ABSTRACT

In this study we investigate the independent and shared effects of environmental and spatial filtering on local and regional scales, and its influence on the metacommunity structure of benthic macrofauna in the southern coastal systems of Brazil. Based in these effects, we also intend to explore what kind of spatial dynamics is linked to the generation of the main diversity patterns in benthic assemblages. If the environmental conditions, especially sediment, contribute to explain the variations in the structure of the assemblages, an environmental control will reflect the niche's role in communities' dynamics. On the other hand, if the spatial distance implies in differences in species' dispersion within the systems, the presence of this spatial structure will also be important for the assemblages' structure and for dynamics and biodiversity settled in the region as well. The scales of this research, within, allowed the decomposition of the spatial and environmental components in explaining the beta diversity of the macrobenthic communities' main assemblages. Changes in taxa composition among the studied systems (with predominance of Insecta and Oligochaeta in lakes, and Polychaeta and Crustacea in coastal lagoons) indicates differences in benthic community structure of lakes and coastal lagoons, but taxa assembly inside the communities of each system is carried out similarly, with beta diversity regulated by the influence of environmental and spatial factors together. The percentage of variation given by environmental and spatial components differed depending on the taxon and on the coastal system investigated, suggesting an occurrence of distinct dynamics structuring these communities. Generally, the colonizing taxa distribution of coastal lagoons was more limited by the geographical distances among the studied waterbodies. The distribution of the taxa in the lakes showed variation depending on the taxonomic group analyzed. This study showed that the benthic macrofauna distribution of the southern Brazilian coastal systems responds to spatial and environmental variables across the landscape. The structural variations on the assemblages may be explained both by the dispersion process and the specie's skill due to niche conditions.

Keywords: beta diversity, environmental filter, lake, pond, spatial filter, variation partitioning.

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1. Mapa com a localização geográfica dos lagos e lagoas costeiras estudadas no sul do Brasil.....32
- Figura 2. Representação esquemática da Partição da variação na matriz de abundância das espécies da macrofauna bêntica (Y) entre os dois conjuntos de variáveis explanatórias X e W. A fração [a] corresponde à porcentagem de variação explicada exclusivamente pelas variáveis ambientais. A interseção [b] representa a porcentagem de variação explicada pelo efeito compartilhado dos preditores ambientais e espaciais. Fração [c] representa a variação explicada exclusivamente pelos preditores espaciais. (Adaptado de Legendre *et al.* 2005).
.....35
- Figura 3. Análise de dispersão permutacional para os dados de abundância de espécies da macrofauna bêntica (A) e para as variáveis ambientais do sedimento (B) das lagoas e lagos costeiras do sul do Brasil.37
- Figura 4. Plotagem bidimensional da análise de redundância para os dados de abundância taxonômica de Polychaetas (A), Crustacea (B) e Mollusca (C) em relação às variáveis ambientais investigadas em cada lagoa costeira do sul do Brasil.....42
- Figura 5. Plotagem bidimensional da análise de redundância para os dados de abundância taxonômica de Mollusca (A), Chironomidae (B) e Oligochaeta (C) em relação às variáveis ambientais investigadas em cada lago costeiro do sul do Brasil.....43

LISTA DE TABELAS

Tabela 1- Descrição dos sistemas costeiros do sul do Brasil, com respectivas localizações geográficas.	31
Tabela 2 Resultados da partição da variação baseados nas Análises de Redundância (RDA) para os principais grupos da macrofauna bêntica das lagunas e lagos costeiros do sul do Brasil.....	41

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO	27
2 MATERIAL E MÉTODOS	30
2.1 <i>Área de estudo</i>	30
2.2 <i>Delineamento amostral e tratamento das amostras</i>	30
2.3 <i>Análises estatística</i>	33
3 RESULTADOS	35
4 DISCUSSÃO	40
REFERÊNCIAS	49
APÊNDICE A – Tabela de abundância total (ind. 0,018 m ² ; n=18) dos táxons da macrofauna bêntica encontrados nos sistemas costeiros do sul do Brasil	54
APÊNDICE B – Tabela de valores médios (n=6) de porcentagem granulométrica, teor de matéria orgânica e carbonato e peso seco de biodetrito e material biogênico encontrados nos sistemas costeiros do sul do Brasil.	68

1 INTRODUÇÃO

O reconhecimento da estrutura espacial na investigação dos padrões de distribuição, abundância e interações de espécies estabelece as conexões entre os habitats locais e a biogeografia regional para reconstruir a história da biodiversidade entre regiões (Ricklefs e Schuller 1993). Tanto as variáveis ambientais que moldam as assembleias biológicas, quanto os fatores relacionados à história de vida, podem diferir em uma gama variada de escalas ao longo do espaço geográfico (Peres-Neto & Legendre 2010; Declerck *et al.* 2011). Variações acerca da capacidade de dispersão dos organismos, condições dos habitats locais e da dinâmica interna das comunidades podem influenciar na troca de táxons entre comunidades vizinhas e resultar em variações na composição local de espécies, determinando a diversidade beta na escala regional da paisagem (Leibold & Norberg 2004; Legendre 2008; Anderson *et al.* 2011).

Esta visão permite ampliar a escala geográfica de interesse, adicionando a estrutura espacial da paisagem, na qual as propriedades de um local dependem em grande parte dos processos externos a este, como no caso das migrações de indivíduos. A migração de múltiplas espécies entre habitats locais conecta comunidades vizinhas ao longo de uma paisagem, ocasionando variações na estrutura da metacomunidade estabelecida na região (Leibold *et al.* 2004). No contexto regional da paisagem, a colonização de novos habitats é proporcionada pelo conjunto regional de espécies que mantém as populações locais através da dispersão de indivíduos aptos para tal. Já a permanência e a perpetuação dos organismos, das populações e das comunidades dependem das condições ambientais locais e das interações com as espécies preestabelecidas (Ricklefs & Schuller 1993).

Ao entender o papel relativo do espaço e do ambiente em moldar as assembleias ecológicas pode-se distinguir os processos que causam variações na composição de espécies ao longo da paisagem (Smith & Lundholm 2010). As condições ambientais e a disponibilidade de recursos necessários para os indivíduos ou espécies cumprirem seu modo de vida, ressaltam o papel da diferenciação do nicho ecológico (Hutchinson 1957) como mecanismo essencial para a manutenção da biodiversidade. Sob esta ótica, mudanças nas condições ambientais podem refletir em variações na estrutura das comunidades locais e provocar uma substituição gradual de espécies ao longo da metacomunidade (Cottenie 2005). Por outro lado, como a escala

especial é intrinsecamente relacionada com a distância entre as manchas de habitat e a estrutura física da paisagem, variações nestes atributos podem refletir em mudanças na composição de espécies, de forma que as dissimilaridades na estrutura das comunidades tendem a aumentar com o aumento das distâncias entre as manchas (Rosindell *et al.* 2012).

Tais fatores são importantes para a formulação de diferentes modelos que definem a estrutura das metacomunidades (Declerck *et al.* 2011). A união dos padrões de distribuição da comunidade com os modelos de estruturação da metacomunidade pode ser obtida por meio da partição da variação em componentes ambientais e espaciais (Cottenie 2005, Diniz-Filho *et al.* 2012). A incorporação do espaço como preditor ou como covariável em modelos estatísticos é usada para evitar uma superestimação da importância dos fatores ambientais como condutores ecológicos (Borcard & Legendre 2002; Griffith & Peres-Neto 2006; Peres-Neto & Legendre 2010), bem como para o entendimento das correlações espaciais na estruturação das comunidades (Borcard *et al.* 1992; Legendre *et al.* 2005; Peres-Neto *et al.* 2006). Esse procedimento permite, mesmo que indiretamente, quantificar o papel da dispersão em moldar os padrões de diversidade beta em uma dada região (Legendre *et al.* 2005; Dray *et al.* 2006; Landeiro *et al.* 2012, Rojas-Ahumada *et al.* 2012, Gianuca *et al.* 2013).

Modelos capazes de representar a organização das comunidades no espaço buscam integrar a heterogeneidade ambiental, as explanações de nicho e os processos de dispersão sob diferentes perspectivas de dinâmica das metacomunidades (Leibold *et al.* 2004; Cottenie 2005). Os modelos de metacomunidade propostos preveem que diferentes espécies poderão ter suas populações reguladas por diferentes tipos de dinâmicas espaciais, bem como pela interação dessas. A perspectiva do Seleção de Espécies (SE) assume que a dispersão é suficiente e se dá ao longo de uma paisagem heterogênea, que filtra as espécies aptas a ocuparem o nicho disponível. Sob a ótica do Efeito de Massa (EM), o papel da elevada dispersão pode driblar os efeitos impostos pelas condições locais e interações de espécies, permitindo assim a (re)estruturação das metacomunidades. A Dinâmica de Manchas (DM) rege que a dispersão entre as múltiplas manchas de habitats é baixa, de forma que o sucesso de colonização de novas manchas depende do balanço entre habilidades competitivas e de dispersão de espécies. Já no tocante ao Modelo Neutro (NM), assume-se a equivalência ecológica em comunidades com limites à dispersão, de forma que independente das condições ambientais, eventos estocásticos e randômicos podem ocasionar variações na composição das comunidades ao longo da paisagem. Como estes

modelos não são mutuamente exclusivos, diferentes dinâmicas podem atuar conjuntamente na estruturação das metacomunidades (Logue *et al.* 2011; Winegardner *et al.* 2012). Neste contexto, as comunidades podem ser vistas como Neutras em um determinado momento, sendo a seleção de espécies ora influenciado pelos limites de dispersão (PD) ora pela ausência deles (ME).

A estruturação de comunidades bênticas em sistemas costeiros é fortemente influenciada pelas condições físico-químicas do ambiente, sendo as características do sedimento um dos principais fatores responsáveis por diferenças na distribuição dos grupos biológicos (Heino 2000; Teske & Wooldridge 2003; Fonseca & Netto 2006; Pech *et al.* 2007). A presença de diferentes tipos de sistemas costeiros, como no caso de lagos e lagoas, pode influenciar na distribuição local e regional das espécies. O grau de conectividade entre estes sistemas e a sua posição transicional entre os ecossistemas marinhos e continentais pode refletir em diferenças nas importâncias relativas dos componentes espaciais e ambientais em estruturar as assembleias (Pérez-Ruzafa *et al.* 2010). Desta forma, a composição das espécies pode variar de acordo com as características ambientais de cada sistema, ou ainda com as distâncias geográficas e os limites de dispersão presentes ao longo da paisagem.

O presente estudo busca investigar os efeitos independentes e compartilhados das variáveis ambientais e dos descritores espaciais, a fim de discutir a influência dos fatores locais e regionais na estrutura das metacomunidade macrobênticas de sistemas costeiros do sul do Brasil. Com base nestes efeitos pretende-se também explorar o tipo de dinâmica espacial envolvida na geração da diversidade das principais assembleias bênticas. Se as condições ambientais, principalmente as sedimentológicas, contribuírem para explicar as variações na estrutura das assembleias, um controle ambiental refletirá o papel do nicho na dinâmica das comunidades. Se, por outro lado, a distância espacial implicar em diferenças na dispersão das espécies dentro dos sistemas, a presença desta estrutura espacial também será determinante para a estruturação das assembleias, bem como para a dinâmica e biodiversidade estabelecida na região.

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Área de estudo

O estudo foi desenvolvido ao longo de aproximadamente 600 km da costa atlântica do sul do Brasil, entre as coordenadas geográficas 26°13'10,83"S–48°31'1,85"O e 29°15'15,58"S–49°43'47,33"O (Figura 1). Os sistemas costeiros investigados são geologicamente recentes e com influências diretas e indiretas do ambiente marinho. Podem ser classificados de diversas maneiras, seja do ponto de vista hidrológico, relativo a influência das marés, ou quanto aos aspectos geomorfológicos relacionados a erosão, transposição e deposição (Tagliapietra *et al.* 2009). Neste contexto, estes sistemas foram aqui denominados de lagos e lagunas costeiras. Os lagos representam os sistemas fechados, isolados do ambiente marinho por barreiras de sedimentação ou, embora conectados, não sofrem intrusão salina (Esteves 1998; Horn Filho 2003; Esteves *et al.* 2008). As lagunas constituem os corpos de águas rasas abertos permanentemente ou intermitentemente com o oceano adjacente por uma barreira (Kjerfve 1994; Tagliapietra *et al.* 2009).

2.2 Delineamento amostral e tratamento das amostras

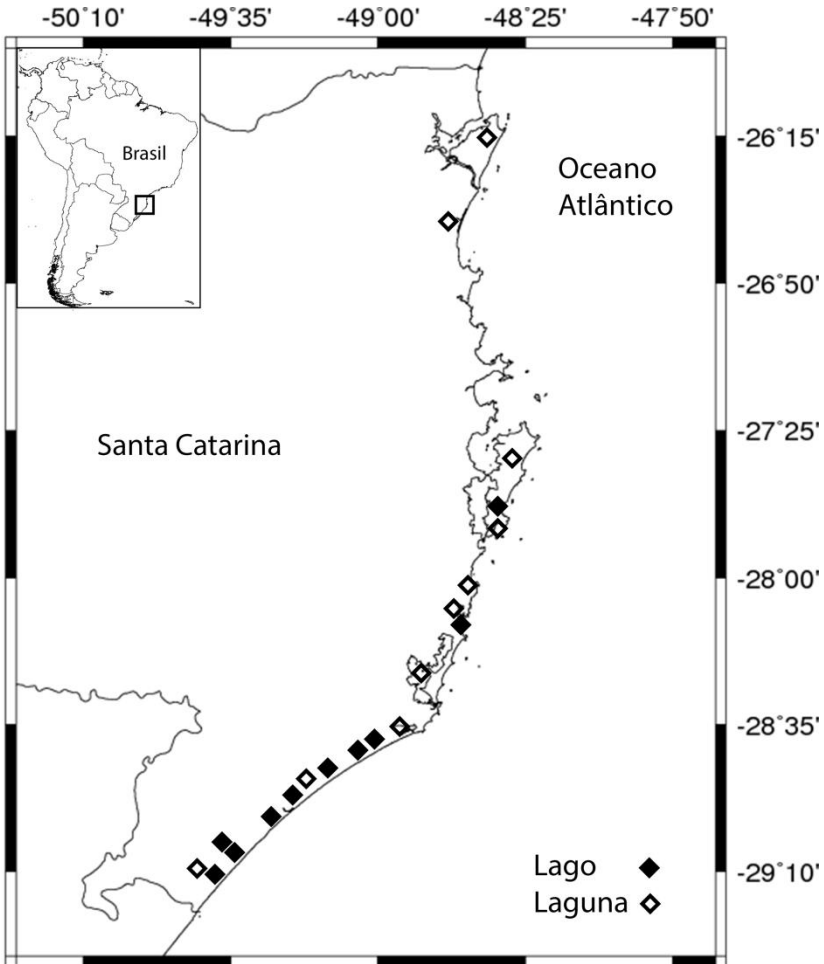
O delineamento amostral seguiu o modelo hierárquico (Figura 2), sendo estabelecidos 10 lagos e 10 lagunas ao longo da costa. O critério de seleção das lagoas foi a distância mínima de um quilômetro de extensão em pelo menos um dos seus eixos (Norte-Sul; Leste-Oeste). Para as análises, o conjunto de lagos e lagunas serão denominados de locais. Em cada local foram tomadas amostras nas regiões interna e externa, correspondente à posição mais protegida e mais exposta em relação ao oceano adjacente, respectivamente. Nestas regiões foram ainda definidos três pontos nos quais foram obtidas quatro unidades amostrais. Três amostras foram utilizadas para as análises da macrofauna e uma para as análises sedimentológicas. As coletas foram realizadas durante o verão, entre os meses de dezembro de 2010 e fevereiro de 2011. As coordenadas geográficas de cada ponto amostral foram obtidas por meio de um sistema de posicionamento geográfico (GPS Garmim e-Trex Legend).

O estudo foi conduzido na região litorânea dos ambientes lênticos a aproximadamente 1 m de profundidade. As amostras foram tomadas por meio de um coletor de 15 cm de diâmetro e 10 cm de altura, triadas em campo com peneira de malha 500 µm e fixadas em

Tabela 1- Descrição dos sistemas costeiros do sul do Brasil, com respectivas localizações geográficas.

Sistemas costeiros	Tipo de sistema costeiro	Coordenadas Geográficas	
		Latitude	Longitude
<i>Acaraí</i>	Laguna	26°16'38,30"S	48°32'31,45"O
<i>Barra Velha</i>	Laguna	26°34'45,87"S	48°40'12,77"O
<i>Lagoa da Conceição</i>	Laguna	27°35'19,31"S	48°26'58,05"O
<i>Lagoa do Peri</i>	Lago	27°43'46,98"S	48°31'17,16"O
<i>Lagoinha do Leste</i>	Laguna	27°46'19,29"S	48°29'29,26"O
<i>Garopaba</i>	Laguna	28° 3'44,82"S	48°38'45,66"O
<i>Ibiraquera</i>	Laguna	28° 8'40,86"S	48°40'37,26"O
<i>Lagoa Doce</i>	Lago	28°10'22,56"S	48°40'52,92"O
<i>Laguna</i>	Laguna	28°20'3,30"S	48°45'44,34"O
<i>Camacho</i>	Laguna	28°35'54,72"S	48°53'49,74"O
<i>Figueirinha</i>	Lago	28°39'34,46"S	48°58'53,42"O
<i>Corrente</i>	Lago	28°41'19,98"S	49° 1'41,16"O
<i>Bonita</i>	Lago	28°42'5,04"S	49° 4'41,82"O
<i>Urussanga</i>	Laguna	28°47'35,75"S	49°12'58,52"O
<i>Faxinal</i>	Lago	28°50'23,82"S	49°16'6,38"O
<i>Farofa</i>	Lago	28°57'15,24"S	49°25'19,14"O
<i>Caverá</i>	Lago	29° 3'19,38"S	49°33'14,54"O
<i>Cortada</i>	Lago	29° 7'14,82"S	49°33'27,24"O
<i>Tapera</i>	Lago	29°14'18,42"S	49°39'27,60"O
<i>Sombrio</i>	Laguna	29°11'57,12"S	49°42'19,74"O

Figura 1. Mapa com a localização geográfica dos lagos e lagunas costeiras estudadas no sul do Brasil.



formol 4%. Em laboratório, a fauna foi contada e identificada sob microscopia até o menor nível taxonômico possível. Após separação da fauna, os restos vegetais (biodetritos) bem como os restos de conchas (material biogênico) presentes nas amostras biológicas foram separados, secos em estufa a 60°C por um período mínimo de 24 horas e pesados posteriormente (balança Quimis precisão 0,001). Para caracterização sedimentológica, as partículas arenosas foram processadas por peneiramento em intervalos de um ϕ de tamanho, enquanto que para partículas finas seguiu-se o método indireto da pipetagem (Suguio 1973). O conteúdo de matéria orgânica foi determinado pela perda de peso após ignição a 600°C por 2 horas. Os teores de carbonato foram determinados por perda de peso após reação química com ácido clorídrico 15% (Gross 1971). As variáveis ambientais utilizadas nas análises incluíram as classes granulométricas cascalho, areia muito grossa, areia grossa, areia média, areia fina, areia muito fina, silte grosso, silte médio, silte fino, silte muito fino e argila, juntamente com os teores de matéria orgânica, carbonato, material biogênico e biodetritos (Apêndice B).

2.3 Análises estatísticas

O padrão de distribuição espacial das amostras da macrofauna bêntica e das variáveis ambientais entre os tipos de sistema (lago e laguna), locais dentro de cada sistema e região dentro de cada local foi evidenciado pela Análise de Coordenadas Principais (PCoA) e testado pela Análise Multivariada de Permutação (PERMANOVA; Anderson 2005). Utilizou-se o método de permutação de resíduos sob um modelo completo (“residuals under the full model”) com 9999 repetições (Anderson 2001; McArdle & Anderson 2001). O fator “tipo” foi considerado fixo e cruzado, enquanto que os fatores “local” e “região” foram considerados aninhados e randômicos. A extensão espacial das amostras foi de dezenas de quilômetros entre os diferentes locais amostrados (lagos e lagunas), de quilômetros entre as regiões interna e externa de cada local, de centenas de metros entre os pontos amostrais e na escala de metros entre as amostras. Adicionalmente, a variância (dispersão) das amostras da fauna e das variáveis ambientais entre os diferentes tipos de sistema costeiro foi analisada pelo método da dispersão permutacional (PERMDISP; Anderson 2004). Para tal foram obtidas as distâncias médias dos pontos amostrais em relação ao centroide de seu respectivo grupo (lago ou laguna) em um espaço multivariado de coordenadas principais. Esta abordagem é um teste

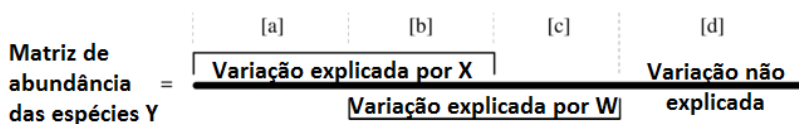
multivariado análogo ao teste de Levene de homogeneidade das variâncias e tem sido amplamente utilizado como um meio para avaliar a diversidade beta entre pontos amostrais (Anderson *et al.* 2006). A distância média do centroide ao grupo é uma medida do *turnover* de espécies, ou da diversidade beta na região em questão, sendo que quanto maior a dispersão maior a diversidade beta (Landeiro *et al.* 2012).

Para avaliar as contribuições relativas de processos ambientais e espaciais em explicar a estrutura das comunidades bênticas foram selecionadas as seis assembleias dominantes numericamente nas lagoas (Polychaeta, Mollusca e Crustacea) e nos lagos (Chironomidae, Oligochaeta e Mollusca). Para o conjunto de espécies de cada assembleia em separado fez-se a partição da variação a partir da análise de redundância (RDA) das abundâncias (Borcard *et al.* 1992; Legendre & Legendre 1998). Foram rodadas análises separadas para o conjunto de variáveis espaciais e ambientais. Variáveis ambientais usadas foram aquelas relacionadas com as características dos sedimentos. Os descritores espaciais utilizados nas análises foram obtidos pelo método das coordenadas principais de matrizes de vizinhança (“principal coordinates of neighbor matrices”– PCNM), que transforma pares de coordenadas geográficas em uma matriz truncada de distância euclidiana. Os autovetores gerados são os PCNMs utilizados como variáveis espaciais nas análises (Griffith & Peres-Neto 2006). Os primeiros PCNM gerados representam as escalas maiores de amplitude sendo que cada PCNM sucessivo representa escalas mais finas de variação (Borcard & Legendre 2002). A partir da significância dos modelos ambientais e espaciais gerados pelas RDAs procedeu-se com a seleção dos componentes de variação. A variação na matriz de cada assembleia foi decomposta em componentes de explicação [a] puramente ambientais, [b] tanto espaciais quanto ambientais, [c] puramente espaciais e [d] residual ou não explicado (Figura 3; Borcard *et al.* 1992; Legendre *et al.* 2005; Peres-Neto *et al.* 2006; Okuda *et al.* 2010).

A fim de evitar erros do Tipo I e superestimar a quantidade de variação explicada, realizou-se a seleção das variáveis ambientais e espaciais antes da partição (Blanchet *et al.* 2008). Os resultados da partição da variância foram baseados na fração ajustada (R^2 ajustado). A significância das frações ambientais e espaciais em explicar a variação na comunidade foi analisada a partir de testes de permutação utilizando 999 randomizações (Peres-Neto *et al.* 2006; Peres-Neto & Legendre 2010). Para estimativas não tendenciosas de partição da variação baseadas em RDA e para controlar o problema da ausência de

linearidade entre os dados brutos de abundância da macrofauna bêntica foi precedido a transformação “Hellinger” (Legendre & Gallagher 2001). As variáveis ambientais por sua vez foram transformadas em Log (x+1). Pontos amostrais sem ocorrência de indivíduos foram removidos das análises. A análise multivariada de permutação foi conduzida através do programa PERMANOVA (Anderson 2005), enquanto que as demais análises estatísticas foram conduzidas no ambiente R (R Core Team 2012).

Figura 2. Representação esquemática da Partição da variação na matriz de abundância das espécies da macrofauna bêntica (Y) entre os dois conjuntos de variáveis explanatórias X e W. A fração [a] corresponde à porcentagem de variação explicada exclusivamente pelas variáveis ambientais. A interseção [b] representa a porcentagem de variação explicada pelo efeito compartilhado dos preditores ambientais e espaciais. Fração [c] representa a variação explicada exclusivamente pelos preditores espaciais. (Adaptado de Legendre *et al.* 2005).



3 RESULTADOS

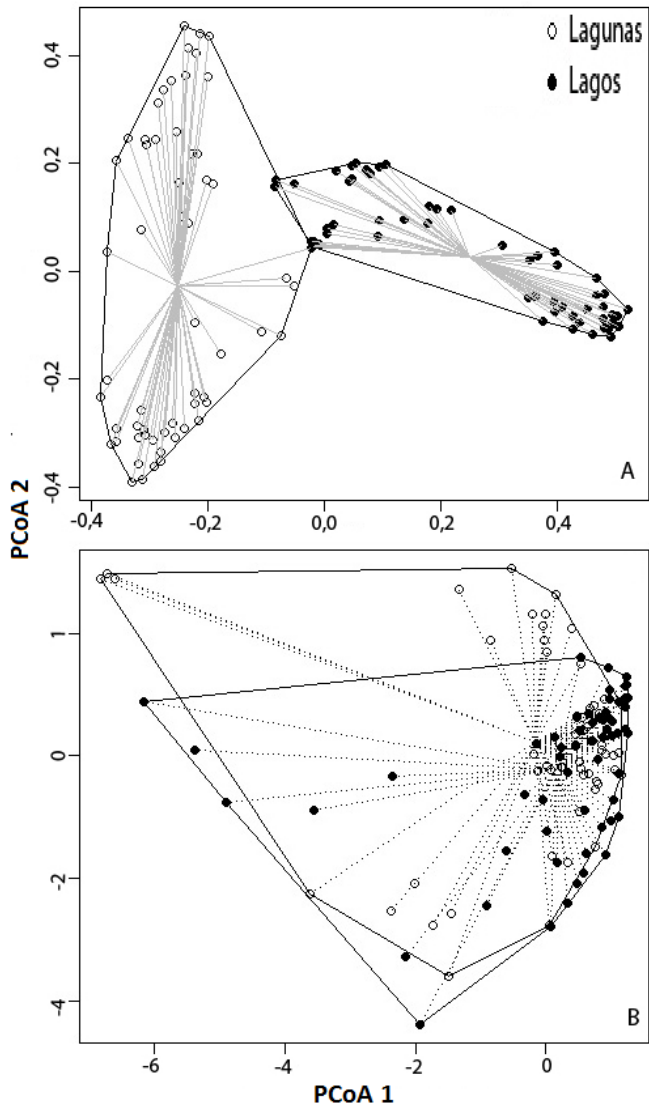
Ao longo das lagoas costeiras foram coletados 59457 indivíduos representantes de 109 espécies, distribuídas em 51 famílias, 9 classes e 6 filos de macroinvertebrados bentônicos. No geral, Mollusca foi o grupo mais representativos em termos de abundância de indivíduos. Enquanto que em termos de riqueza de espécies Insecta (Chironomidae) e Annelida (Oligochaeta e Polychaeta) foram os grupos mais expressivos. Lagos e lagunas apresentaram comunidades diferentes em termos de riqueza e abundância de espécies, apresentando os lagos uma riqueza taxonômica relativamente maior que as lagunas, contendo 61% do total de táxons registrados. O contrário ocorreu em termos de abundância, a qual foi mais elevada nas lagunas (69% do total de indivíduos). Dentre os táxons registrados, 41 tiveram suas ocorrências restritas as lagunas e 55 foram exclusivas dos lagos, sendo que apenas 13 táxon foram comuns a ambos os tipos de sistemas costeiros. Insecta esteve mais presentes nos lagos, juntamente com os Oligochaeta, ao passo que nas lagunas Polychaeta e Crustacea foram mais expressivos (Apêndice 1).

A análise multivariada de permutação detectou diferenças significativas na estrutura da macrofauna bêntica entre o conjunto de lagos e de lagunas ($F_{(1,18)}=11,98$; $P=0,0001$). Na figura 3A pode-se observar esta dissimilaridade na composição taxonômica através da disposição dos polígonos, os quais não estão sobrepostos, evidenciando assim a separação da macrofauna entre estes sistemas. Da mesma forma, a análise demonstrou haver diferenças na composição taxonômica entre os locais dentro de cada tipo de sistema ($F_{(18,20)}=3,83$; $P=0,0001$) e entre as regiões internas e externas dentro destes locais ($F_{(20,80)}=3,48$; $P=0,0001$). Já para às variáveis ambientais (Apêndice 2) o teste demonstrou não haver diferenças significativas entre lagos e lagunas ($F_{(1,18)}=0,80$; $P=0,5518$). A sobreposição dos polígonos (Figura 3B) ressalta esta similaridade quanto aos atributos ambientais nestes dois tipos de sistemas. Por outro lado, foram detectadas diferenças no padrão de distribuição das variáveis ambientais entre os locais dentro destes sistemas ($F_{(18,20)}=2,65$; $P=0,0001$), assim como entre as regiões de amostragem de cada local ($F_{(20,80)}=7,36$; $P=0,0001$). A análise multivariada de dispersão (Figura 3) demonstrou que a distância média dos pontos amostrais em relação ao ponto médio de cada grupo (centroide) foi semelhante entre lagos e lagunas, seja para os dados das espécies ($F=0,0041$; $P=0,94$) como para as variáveis ambientais ($F=3,526$; $P=0,062$).

As porcentagens de explicação das variações ambientais e espaciais foram diferentes para cada um dos três grupos taxonômicos selecionados para cada tipo de ambiente aquático (Tabela 2). Os testes de permutação para as análises de redundância foram significativos tanto para os dados ambientais quanto espaciais. A partição dos componentes ambientais e espaciais explicativos da variação diferiu dependendo do táxon e do sistema costeiro investigado. Em geral, a distribuição dos táxons colonizadores das lagunas foram mais limitadas pelas distâncias espaciais. A distribuição dos táxons que ocupam os lagos mostrou variação dependendo do grupo taxonômico analisado.

Nas lagunas, para as assembleias de Polychaeta as variáveis ambientais retidas após o procedimento de seleção (*forward selection*) foram material biogênico, areia muito fina e biodetrito, ao passo que os filtros espaciais selecionados foram aqueles relacionados com as maiores amplitude espaciais. Estas variáveis explicaram 37% ($R^2_{y|x,w|adj}=0,366$; $P=0,0002$) da variação encontrada na estrutura desta comunidade. O componente puramente ambiental explicou 6% ($R^2_{y|x,w|adj}=0,062$; $P=0,001$), enquanto que a fração somente espacial

Figura 3. Análise de dispersão permutacional para os dados de abundância de espécies da macrofauna bêntica (A) e para as variáveis ambientais do sedimento (B) das lagoas e lagos costeiros do sul do Brasil.



foi responsável por 17% da variação ($R^2_{y|x,w|adj} = 0,168$; $P=0,0002$). A porcentagem da variação compartilhada entre as variáveis ambientais e espaciais foi de 13% ($R^2_{y|x,w|adj} = 0,134$). A distribuição dos Polychaetas *Sigambra grubii* e *Capitella* esteve mais associada à presença de sedimentos com presença de material biogênico enquanto que *Heteromastus similis*, *Nephtys fluviatilis* e *Laeonereis acuta* demonstraram preferência por sedimentos com maiores concentrações de biodetrito (Figura 4A).

Para as assembleias de Crustacea as variáveis ambientais selecionadas foram material biogênico, areia muito fina e argila. Dos 17 PCNMs gerados 9 foram selecionados. Estas variáveis preditivas explicaram 47% ($R^2_{y|x,w|adj} = 0,467$; $P=0,0002$) da variação encontrada. O componente puramente ambiental representou apenas 10% do total de variação explicada ($R^2_{y|x,w|adj} = 0,096$; $P=0,001$), ao passo que a fração puramente espacial foi responsável por 37% da variação ($R^2_{y|x,w|adj} = 0,367$; $P=0,0002$). A porcentagem da variação dada pelas variáveis ambientais estruturadas espacialmente foi menor que 1%, sendo esta fração pouco representativa em relação às demais ($R^2_{y|x,w|adj} = 0,003$). O tanaidáceo *Kalliapseudes schubartii* dominou numericamente e foi o crustáceo mais presente nas lagunas, tendo sua distribuição associada à sedimentos com predomínio de areia muito fina, assim como o anfípoda *Corophium* e os Ostracoda (Figura 4B).

Para a malacofauna das lagunas as variáveis ambientais retidas nas análises foram areia grossa, material biogênico e argila, e os filtros espaciais selecionados foram os PCNMs 1, 2, 3, 13 e 4, do total de 17 gerados. Estas foram as principais variáveis que influenciaram na distribuição da fauna e que juntas explicaram 40% ($R^2_{y|x,w|adj} = 0,402$; $P=0,0002$) da variação. O componente puramente ambiental representou apenas 6% deste total explicado ($R^2_{y|x,w|adj} = 0,059$; $P=0,005$), ao passo que a fração puramente espacial foi responsável por 18% da variação ($R^2_{y|x,w|adj} = 0,183$; $P=0,0002$). A porcentagem da variação dada pelas variáveis ambientais estruturadas espacialmente foi equivalente à 16% ($R^2_{y|x,w|adj} = 0,159$). O gastropoda *Heleobia australis* foi a espécie mais abundante e presente ao longo das lagunas e sua distribuição esteve preferencialmente associada aos sedimentos com presença de material biogênico (Figura 4C).

Nos lagos, as variáveis ambientais preditivas que mais influenciaram na sua distribuição malacofauna foram teor de carbonato e matéria orgânica, material biogênico, silte grosso e cascalho. Os filtros espaciais selecionados foram 7, 1, 2, 4 e 6, indicando também variações nas escalas mais amplas. Para este grupo, as variáveis ambientais e

espaciais também explicaram 40% da variação encontrada ($R^2_{y|x,w|adj}=0,400$; $P=0,0002$). O componente puramente ambiental foi responsável por boa parte desta variação, explicando 21% da mesma ($R^2_{y|x,w|adj}=0,209$; $P=0,0002$) enquanto que a fração puramente espacial foi responsável por apenas 7% da variação ($R^2_{y|x,w|adj}=0,073$; $P=0,002$). O efeito compartilhado das variáveis ambientais e espaciais representou 12% da variação explicada ($R^2_{y|x,w|adj}=0,117$). Os bivalves dominantes numericamente nas amostras, *Cyanocyclus* e *Pisidium*, demonstraram preferência por sedimentos com teores mais elevados de carbonato e com silte grosso e material biogênico, respectivamente (Figura 5A).

Nos lagos, as variações observadas na composição das assembleias de Chironomidae estiveram relacionadas tanto às variáveis ambientais quanto as espaciais. As variáveis ambientais selecionadas foram material biogênico, areia fina, teor de carbonato, silte médio e grosso, areia média e grossa, biodetritos e cascalho. Dos 10 PCNMs gerados 7 foram selecionados (2, 5, 1, 7, 4, 6 e 8). Estas variáveis em conjunto foram responsáveis por explicar 72% da variação encontrada ($R^2_{y|x,w|adj}=0,718$; $P=0,0002$). Desta variação, 27% ($R^2_{y|x,w|adj}=0,272$; $P=0,0002$) deve-se exclusivamente às variáveis ambientais ao passo que 29% corresponde à porcentagem de explicação dada pelo componente puramente ($R^2_{y|x,w|adj}=0,292$; $P=0,0002$). A fração de explicação dada pelas variáveis ambientais estruturadas espacialmente representou 15% da variação explicada ($R^2_{y|x,w|adj}=0,153$). O Chironomidae *Caladomyia ortoni* teve sua distribuição associada à sedimentos com granulometria fina (areia fina) e com presença de biodetritos. Sedimentos mais grosseiros influenciaram na distribuição de *Goldichironomus*, *Djalmabatista* e *Lopescladius*. A distribuição de *Cladotanytarsus* esteve associada a presença de material biogênico no sedimento (Figura 5B).

As variáveis ambientais mais relacionadas com a distribuição das assembleias de Oligochaetas de lagoas foram carbonato, argila, areia média e grossa, e dos 10 filtros espaciais gerados 8 foram selecionados. As variações encontradas na estrutura desta comunidade foram explicadas tanto pelas variáveis ambientais quanto espaciais, perfazendo um total de 52% ($R^2_{y|x,w|adj}=0,520$; $P=0,0002$). O componente puramente espacial foi responsável por boa parte desta explicação, correspondendo 27% ($R^2_{y|x,w|adj}=0,267$; $P=0,0002$). As variáveis ambientais estruturadas espacialmente explicaram 19% ($R^2_{y|x,w|adj}=0,193$) ao passo que as variáveis ambientais sozinhas respondem por apenas 6% deste total de variação explicada ($R^2_{y|x,w|adj}=0,057$; $P=0,0002$). Os oligoquetas *Pristinella* e *Dero* tiveram sua distribuição associada à sedimentos mais argilosos, ao passo que *Megadrili* ocorreu

preferencialmente em sedimentos com predomínio de areia grossa. Sedimentos com teores mais elevados de carbonato influenciaram na distribuição de *Pristina* (Figura 5C).

4 DISCUSSÃO

As variações detectadas na estrutura e composição da comunidade macrobêntica são reflexos das variáveis ambientais e espaciais mensuradas, assim como de variáveis ambientais estruturadas ao longo do espaço geográfico. A gênese destes sistemas costeiros moldou os aspectos fisiográficos da paisagem, assim como as características ambientais dos sedimentos bentônicos dos lagos e lagunas costeiras. Esta paisagem é constituída por uma matriz sedimentológica sobre a qual se observam diferentes manchas de habitats (lagos e lagunas) com características ambientais variáveis e, principalmente, com comunidades bênticas distintas. Lagos e lagunas diferiram entre si em relação à estrutura e composição de espécies. No entanto, a dispersão na composição das assembleias dos lagos foi similar a das lagunas. Por outro lado, estes sistemas não diferiram entre si em relação às variáveis ambientais. Da mesma forma, a variância na distribuição das características do sedimento dos lagos foi semelhante a das lagunas, ou seja, a heterogeneidade ambiental dos dois tipos de sistema não difere significativamente.

Com isso, pode-se inferir que embora a riqueza taxonômica seja diferente dentre os lagos e lagunas e entre estes sistemas, a dispersão de táxons dentro deles se dá de forma semelhante, ou seja, ambos possuem a mesma diversidade beta ao longo da paisagem. Como a estruturação das comunidades bênticas ao longo da paisagem é determinada tanto pelos fatores relativos ao espaço quanto ao ambiente, estes fatores, embora em porcentagens relativas diferenciadas sugerem a combinação de processos neutros e relativos ao nicho atuando como condutores da diversidade beta na região. A mudança na composição de táxons entre os tipos de sistemas investigados (com o predomínio de Insecta e Oligochaeta nos lagos e de Polychaetas e Crustacea nas lagunas) indica diferenças na estrutura da comunidade bêntica de lagos e de lagunas, porém a estruturação dos táxons dentro das comunidades de cada sistema se dá de forma similar, sendo a diversidade beta regulada pela atuação conjunta dos fatores ambientais e espaciais (Weiher & Keddy 2001; Cottenie 2005; Pandit 2009). Desta forma, independente da assembleia considerada, indivíduos capazes de dispersar e alcançar um

Tabela 2 Resultados da partição da variação baseados nas Análises de Redundância (RDA) para os principais grupos da macrofauna benthica das lagunas e lagos costeiros do sul do Brasil.

Conjunto de dados	Significância do modelo "Reduce Model"		Variáveis retidas na RDA			Frações		
	P ambiental	P espacial	Ambientais	Espaciais	[a]	[b]	[c]	
LAGUNAS								
Polychaetas	0,0002	0,0002	material biogênico, areia muito fina, biodetrito	2, 3, 4, 12, 8, 1, 5, 11	0,06	0,13	0,17	
Crustacea	0,0002	0,0002	areia muito fina, material biogênico, areia grossa	1, 2, 4, 5, 10, 8, 12, 9, 3	0,1	0,00	0,37	
Mollusca	0,0002	0,0002	areia grossa, material biogênico, argila	1, 2, 3, 13, 4	0,06	0,16	0,18	
Mollusca	0,0002	0,0002	carbonato, material biogênico, silte grosso, cascalho, matéria orgânica	7, 1, 2, 4, 6	0,21	0,12	0,07	
Chironomidae	0,0002	0,0002	material biogênico, areia fina, carbonato, silte médio, areia média, areia grossa, biodetrito, silte grosso, cascalho	2, 5, 1, 7, 4, 6, 8	0,28	0,14	0,29	
Oligochaeta	0,0002	0,0002	carbonato, argila, areia média, areia grossa	1, 6, 4, 2, 5, 8	0,06	0,19	0,27	
LAGOS								

Figura 4. Plotagem bidimensional da análise de redundância para os dados de abundância taxonômica de Polychaetas (A), Crustacea (B) e Mollusca (C) em relação às variáveis ambientais investigadas em cada laguna costeira do sul do Brasil.

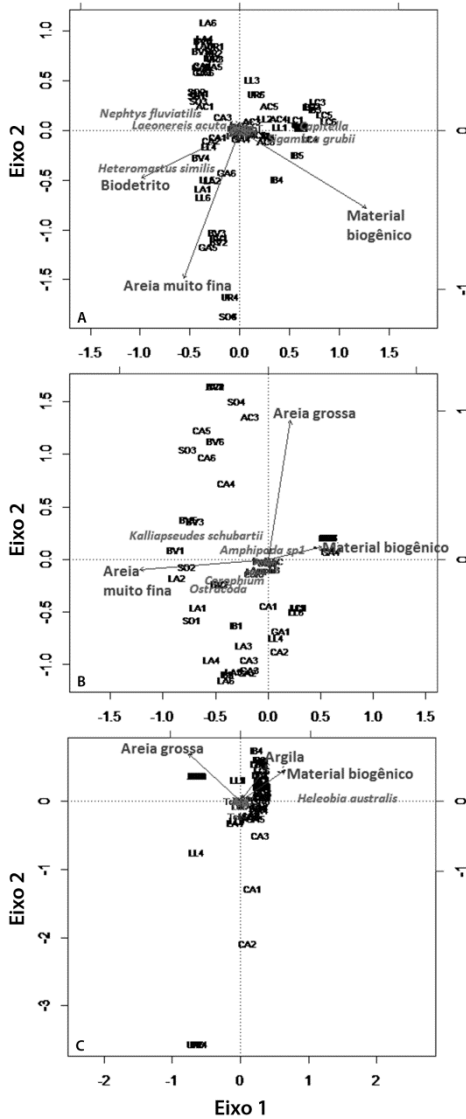
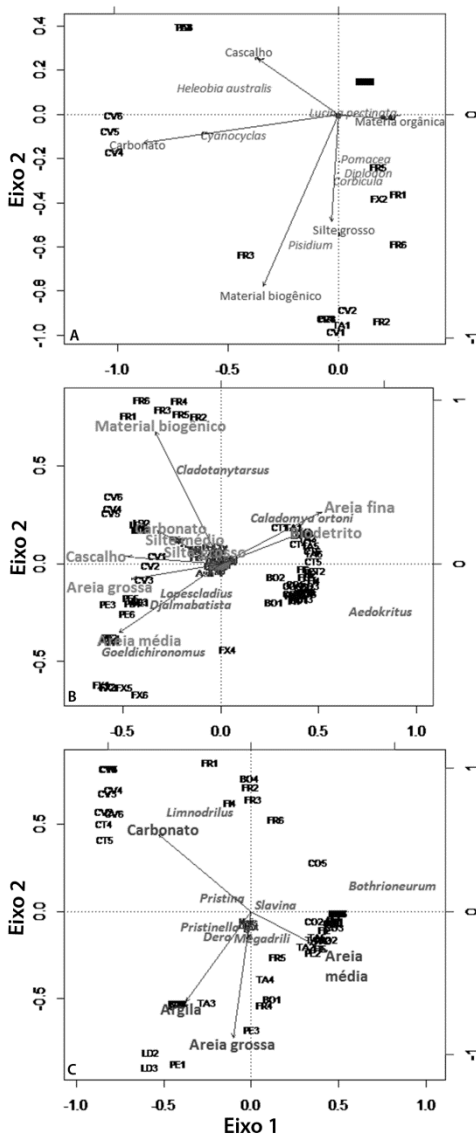


Figura 5. Plotagem bidimensional da análise de redundância para os dados de abundância taxonômica de Mollusca (A), Chironomidae (B) e Oligochaeta (C) em relação às variáveis ambientais investigadas em cada lago costeiro do sul do Brasil.



outro sistema costeiro poderão se estabelecer desde que passem por outro filtro, o ambiental.

O padrão de distribuição da macrofauna bêntica relativo às condições de nicho pressupõe a existência de um ambiente favorável, sobre o qual os organismos podem interagir e repartir recursos (McGill *et al.* 2006). Desta forma, o sucesso da colonização em um novo lago ou laguna depende das condições de nicho preestabelecidas e envolve um número variável de fatores, como a disponibilidade de recursos, interações de espécies e estrutura dos habitats (Leibold & McPeck 2006). Diferenças nas características do sedimento dos lagos e lagoas podem influenciar no grau de variação no espaço de nicho e consequentemente, na distribuição das espécies. Em casos de sobreposição de nicho, espécies com características similares podem se especializar em diferentes condições ambientais para evitar exclusão competitiva (Urban *et al.* 2008). Para espécies mais especialistas, as condições locais do ambiente tendem a ser mais determinantes para a sua distribuição, o que leva a inferência de que uma seleção de espécies está atuando como processo determinante na estrutura e dinâmica destas comunidades (Pandit *et al.* 2009). No entanto, em caso de limitação de recursos, competidores menos adaptados a esta condição ambiental podem dispersar até outros sistemas em busca de habitats mais favoráveis ao seu estabelecimento. Esta elevada dispersão pode suportar a sobreposição de nichos e permitir o estabelecimento de competidores menos adaptados em locais considerados marginais, resgatando assim as populações (Urban *et al.* 2008).

Desta forma, o movimento de indivíduos entre e dentro dos sistemas costeiros pode favorecer a presença de espécies dentro da região e a troca das mesmas entre os diferentes habitats, elevando a diversidade na escala da paisagem (Stendera & Johnson 2005). Porém, esta dinâmica espacial está sujeita aos eventos estocásticos, demográficos e de interações das comunidades, os quais podem impor um limite (filtro) no número de espécies em uma comunidade (Leibold *et al.* 2004). As variáveis espaciais, também conhecidas como filtros, refletem as distâncias geográficas entre lagos e lagoas e podem representar indiretamente variáveis inexploradas (p.ex., dispersão, pulso de recrutamento, resistência e persistência larval), determinando assim o padrão espacial encontrado (Borcard & Legendre 2002; Dray *et al.* 2006; Griffith & Peres-Neto 2006; Peres-Neto & Legendre 2010; Landeiro 2012). Os processos espaciais refletem a presença de limites à dispersão da macrofauna bêntica dentro dos sistemas analisados. Estes limites podem ser impostos tanto pelos modos de dispersão das espécies

(Zilli & Marchese 2011) quanto pelo grau de conectividade dos mesohabitats (Declerck *et al.* 2011) e em ambos os casos podem ser acentuados pelos eventos estocásticos e randômicos. Quando consideramos que os modos de dispersão variam entre as assembleias e que o grau de conectividade difere entre os sistemas costeiros, mais de um modelo de dinâmica pode emergir na estruturação das comunidades bênticas. A dispersão da macrofauna nestes sistemas vai além da colonização (recrutamento) do substrato. Ela ocorre primariamente na coluna da água, tem um grande componente passivo e envolve percursos em grandes distâncias (Palmer *et al.* 1996). Além disso, as vias disponíveis para que as espécies possam migrar de um corpo d'água ao outro são a aquática, a terrestre e a aérea.

Nesse contexto, dentre as lagunas, como a conectividade via oceano adjacente é maior, os limites físicos de dispersão aparentam ser menos expressivos em provocar variações na estrutura das comunidades. Desta forma, a conexão entre as lagunas via oceano adjacente facilitaria a troca de indivíduos entre elas, de forma que o fluxo de água pode transportar organismos passivamente ou através de migrações intencionais, sobre distâncias mais amplas. Embora as barreiras física da paisagem aparentam ser menores dado a conectividade marinha, distúrbios aleatórios do ambiente marinho podem impor limites à dispersão da fauna sobre longas distâncias, o que justificaria o elevado poder de explicação das distâncias espaciais na estruturação das três assembleias analisadas em separado. O hidrodinamismo nestes ambientes influencia os padrões espaciais ao determinar a distribuição principalmente das larvas planctônicas de Polychaeta, Crustacea e Mollusca em largas escalas, através das correntes oceânicas ou arrastadas para dentro das enseadas pelas variações da maré. Desta forma, apesar da possibilidade destes organismos dispersarem o movimento da água influencia nos padrões espaciais ao determinar a distribuição das larvas sobre distâncias geográficas mais amplas (Trush 1991) o que pode impor limites para a chegada dos organismos em outras lagunas bem como ao seu estabelecimento.

No caso das assembleias de Polychaeta, o componente espacial foi responsável por mais da metade da variação explicada. Parte desta explicação pode ser reflexo da fração representada pelas variáveis ambientais estruturadas no espaço, as quais podem corresponder à variáveis que não foram diretamente exploradas. A salinidade pode ser uma delas, de forma que este parâmetro varia ao longo destes sistemas devido às influências da maré, sendo um fator determinante da abundância e composição de espécies da macrofauna bêntica (Pech *et al.*

2007, Pérez-Ruzafa *et al.* 2010). A estocasticidade ambiental determinada pelas oscilações nas concentrações de salinidade no interior das lagunas podem repercutir em mudanças na composição e no número de espécies dentro destas comunidades (Fonseca & Netto 2006). Aumentos nas concentrações de salinidade nas lagunas podem favorecer o recrutamento de juvenis de espécies marinhas, como os poliquetas (Bemvenuti & Colling 2010) ao passo que períodos de baixa salinidade podem provocar a mortalidade destes grupos e resultar em mudanças na composição da macrofauna nestes locais. Estes eventos permitem assumir a presença de processos neutros como os principais vetores da diversidade beta nesta metacomunidade.

No caso de Crustacea, as variações na estrutura da comunidade devem-se quase que exclusivamente aos processos espaciais. Nestes sistemas, a composição e abundância da carcinofauna foram determinadas pela presença do tanaidáceo *Kalliapseudes schubartii*. As fêmeas desta espécie desenvolvem seus embriões e larvas em uma bolsa marsupial de onde emergem juvenis totalmente desenvolvidos ou em estágios larvais bem avançados (Pennafirme & Souza-Gomes 2009). A ausência de fases larvais na coluna d'água e a capacidade limitada de locomoção dos juvenis e dos adultos, faz com que a sua distribuição e abundância seja bastante dependente do transporte passivo. Neste caso, manchas de macroalgas filamentosas à deriva podem ser vetores potenciais da distribuição destes crustáceos na região estuarina das lagunas (Bemvenuti & Colling, 2010). No caso dos Mollusca, a predominância em termos de abundância e frequência do gastropoda *Heleobia australis* pode refletir o padrão espacial encontrado. A reprodução em elevadas densidades desta espécie facilita uma rápida recolonização de áreas despovoadas, sob uma dinâmica populacional de fonte e dreno. Densidade elevadas desta espécie também foram registradas em mesohabitats mais conectados entre si (Zilli & Marchese 2011). Esta espécie apresenta tamanho corporal diminuto e sua habilidade de reter ar na concha define sua alta capacidade de dispersão regional através das massas d'água (Echeverría *et al.* 2010), sugerindo um efeito de massa como regulador da diversidade beta nestas comunidades. No caso aqui observado, esta elevada dispersão pode driblar os efeitos impostos pelas condições ambientais locais, no entanto, a persistência das populações em manchas depende dos fatores afetados pelas taxas de colonização, como a distância entre as manchas e o número de manchas em uma dada região. Desta forma, lagunas mais próximas tendem a abrigar comunidades mais similares através das migrações em massa, sendo a persistência das populações nas novas

lagunas dependentes do balanço local entre mortalidade e recolonização, assim como do transporte entre áreas fontes (doadoras) e dreno (receptoras).

Já para os sistemas de lagos, a menor conectividade existente entre eles permite visualizá-los como manchas de habitats mais isoladas quando comparados com as lagunas, o que sugeriria uma maior influência dos processos espaciais na estruturação desta metacomunidade. Neste viés, organismos bênticos residentes nestes ambientes teriam sua distribuição limitada pela paisagem terrestre e pelas distâncias geográficas entre os habitats, sendo o sucesso de colonização de novos lagos dependente do balanço das habilidades competitivas e de dispersão das espécies. No entanto, os modos diferenciados de dispersão dos grupos taxonômicos analisados podem implicar em uma atuação conjunta de diferentes tipos de dinâmicas conduzindo a diversidade beta ao longo destes ambientes.

Como entre os lagos os percursos aparentam ser maiores, dados os limites físicos impostos pela paisagem terrestre, organismos aquáticos com modo de dispersão passivo, como no caso dos Oligochaetas e Bivalves (Zilli & Marchese 2011) tendem a apresentar chances menores de alcançar novos lagos, elevando desta forma o efeito do controle espacial como estruturador da assembleia. Por outro lado, estes organismos podem desenvolver ovos ou cistos de resistência (Bohonak & Jenkins 2003) e serem conduzidos a esmo de um lago a outro de forma passiva, seja pela ação do vento, ou através de organismos terrestres ou aéreos, que ao predarem os organismos bênticos atuam como vetores dos mesmos (Munguia *et al.* 2011; Zilli & Marchese 2011; Horváth *et al.* 2012). Considerando que nesses casos a dispersão pode ser esporádica e dependente de fatores externos (físicos e/ou biológicos), essas assembleias tendem a ter suas estruturas determinadas por uma dinâmica de manchas. Ao mesmo tempo, a baixa conectividade hidrológica dentre estes sistemas pode refletir em um espectro menor de condições ambientais e recursos, sendo a estrutura destas comunidades influenciadas pelas condições locais dos habitats, as quais podem selecionar determinadas espécies como no caso de *Pristinella* e *Dero* tiveram sua distribuição associada à sedimentos mais argilosos, ao passo que *Megadrili* ocorreu preferencialmente em sedimentos com predomínio de areia grossa.

Este comportamento também seria esperado no caso da malacofauna dos lagos, uma vez que representantes deste grupo podem desenvolver fase de diapausa e estarem mais sujeitos à modos passivos de dispersão (Munguia *et al.* 2011), sugerindo assim uma maior

influência dos processos espaciais na estruturação destas comunidades. Porém, os resultados apontam que as variações encontradas na distribuição da fauna são melhor explicadas pelas variáveis ambientais. As maiores abundâncias da malacofauna dos lagos esteve representada pela classe Bivalvia. A forma de vida deste grupo pode justificar o padrão ambiental encontrado uma vez que este grupo é mais sésseis em termos de locomoção, apresentando uma relação mais estreita com as características ambientais do sedimento. O próprio desenvolvimento de estágios de dormência favorece a persistência de ovos no sedimento durante períodos prolongados de diapausa, até que o ambiente se torne favorável para a eclosão dos organismos (Bohonak & Jenkins 2003). Ambientes bentônicos com presença de carbonato, silte e material biogênico podem promover uma dinâmica de seleção de espécies como preferência a este tipo de sedimento, como foi o caso de *Cyanocyclus* e *Pisidium*, ressaltando assim o papel das condições do nicho em moldar estas comunidades.

Já no caso das assembleias de Chironomidae, tanto as variáveis ambientais quanto as espaciais influenciaram na estruturação das comunidades ao longo dos lagos costeiros. Insetos aquáticos como estes cujos adultos são alados (De Bie *et al.* 2012), têm um maior potencial de atingirem lagos novos e mais distantes, suavizando assim os efeitos espaciais impostos pelos limites à dispersão. Considerando que dentro deste grupo a emergência dos adultos ocorram em massa (Anderson *et al.* 2012) e que os táxons possuam a mesma capacidade de dispersão, a dinâmica das comunidades estará sujeita aos eventos estocásticos. Ainda assim, uma vez que as espécies atingem novos lagos, as condições de nicho encontradas passam a ser determinantes para o estabelecimento e desempenho das mesmas nestes novos habitats (Higuti & Takeda 2002; Callisto *et al.* 2007; Trivinho-Strixino 2011). Fato este sustentado pela distribuição de algumas espécies associadas preferencialmente a um tipo de sedimento (p.ex., *Caladomya ortonii*, *Goeldichironomus*, *Djalmabatista*, *Lopescladius* e *Cladotanytarsus*). Estes resultados sugerem que o controle imposto pelas condições do nicho tem íntima relação com os limites de dispersão na determinação do padrão de substituição espacial da macrofauna bêntica. Considerando a necessidade de encontrarem condições favoráveis para seu estabelecimento e sucesso evolutivo, processos neutros podem coocorrer com eventos de sorteio de espécies, que selecionam as espécies mais adaptadas pra colonizar determinado lago, atuando conjuntamente na estruturação desta metacomunidade.

REFERÊNCIAS

- Anderson M. J. (2001) A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology* **26**, 32- 46.
- Anderson M. J. (2004) PERMDISP: a FORTRAN computer program for permutational analysis of multivariate dispersions (for any two-factor ANOVA design) using permutational test. In *Department of Statistic, University of Auckland, New Zealand*. p. 11.
- Anderson M. J. (2005) PERMANOVA: a FORTRAN computer program for permutational multivariate analysis of variance. In *Department of Statistic, University of Auckland, New Zealand*. pp. 1–24.
- Anderson M. J., Crist T. O., Chase J. M. *et al.* (2011) Navigating the multiple meanings of β diversity: a roadmap for the practicing ecologist. *Ecology letters*, **14**(1), 19–28.
- Anderson M. J., Ellingsen K. E. & McArdle B. H. (2006) Multivariate dispersion as a measure of beta diversity. *Ecology letters*, **9**(6), 683–93.
- Anderson T. J., Stelzer R. S. Drecktrah H. G. & Eggert S. L. (2012) Secondary production of Chironomidae in a large eutrophic lake: implications for lake sturgeon production. *Freshwater Science*, **31**(2), 365–378.
- Bemvenuti C. E. & Colling L. A. (2010) As comunidades de macroinvertebrados bentônicos. In: *O Estuário da Lagoa dos Patos: Um século de transformações* (eds Seeliger U. & Odebrecht C.). Universidade Federal do Rio Grande, Rio Grande. pp. 101-114.
- Blanchet F. G., Legendre P. & Borcard D. (2008) Forward selection of explanatory variables. *Ecology*, **89**(9), 2623–2632.
- Bohonak A. J. & Jenkins D. G. (2003) Ecological and evolutionary significance of dispersal by freshwater invertebrates. *Ecology Letters*, **6**, 783–796.
- Borcard D. & Legendre P. (2002) All-scale spatial analysis of ecological data by means of principal coordinates of neighbour matrices. *Ecological Modelling*, **153**, 51 – 68.
- Borcard D., Legendre P. & Drapeau P. (1992) Partialling out the Spatial Component of Ecological Variation. *Ecology*, **73**(3), 1045–1055.
- Callisto M., Gonçalves Jr J.F. & Graça M. A. S. (2007) Leaf litter as a possible food source for chironomids (Diptera) in Brazilian and Portuguese head water streams. *Revista Brasileira de Zoologia*, **24**(2), 442–448.
- Cottenie K. (2005) Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics. *Ecology letters*, **8**(11), 1175–82.

- De Bie T., Meester L. De, Brendonck L. *et al.* (2012) Body size and dispersal mode as key traits determining metacommunity structure of aquatic organisms. *Ecology letters*, 1–8.
- Declerck S. A. J., Coronel J. S., Legendre P. & Brendonck L. (2011) Scale dependency of processes structuring metacommunities of cladocerans in temporary pools of High-Andes wetlands. *Ecography*, **34**, 296–305.
- Diniz-Filho J. A. F., Siqueira T., Padiá A. A. *et al.* (2012) Spatial autocorrelation analysis allows disentangling the balance between neutral and niche process in metacommunities. *Oikos*, **121**, 201–210.
- Dray S., Legendre P. & Peres-Neto P. R. (2006) Spatial modelling: a comprehensive framework for principal coordinate analysis of neighbour matrices (PCNM). *Ecological Modelling*, **196**, 483–493.
- Echeverría C. A., Neves R. A. F., Pessoa L. A., Paiva P. C. (2010) Spatial temporal distribution of the gastropod *Heleobia australis* in a eutrophic estuarine system suggest a metapopulation dynamics. *Natural Science*, **2**(8):860-867.
- Esteves F. A. (1998) Lagoas costeiras: origem, funcionamento e possibilidades de manejo. In: *Ecologia das lagoas costeiras do Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba e do Município de Macaé (RJ)* (eds Esteves, F.A.). Rio de Janeiro: PEM/UFRJ. p. 63-87.
- Esteves F. A., Caliman A., Santangelo J. M. *et al.* (2008) Neotropical coastal lagoons: an appraisal of their biodiversity, functioning, threats and conservation management. *Brazilian journal of biology*, **68** (4, Suppl), 967–981.
- Fonseca G. & Netto S. A. (2006). Shallow sublitoral benthic communities of the Laguna Estuarine System, South Brazil. *Brazilian Journal of Oceanography*, **54**(1), 41-54.
- Gianuca A. T., Baztazini V. A. G., Dias R. A., Hernández M. I. M. (2013) Independent and shared effects of environmental features and space driving avian community beta diversity across a coastal gradient in southern Brazil. *Austral Ecology*, doi:10.1111/aec.12023.
- Griffith D. A. & Peres-Neto P. R. (2006) Spatial modeling in ecology: the flexibility of eigenfunction spatial analyses. *Ecology*, **87**(10), 2603–13.
- Gross M. G. (1971) Carbon determination. In: *Carver, R.E. Procedures in Sedimentary Petrology*. New York: Wiley Interscience, pp. 49-94.
- Heino J. (2000) Lentic macroinvertebrate assemblage structure along gradients in spatial heterogeneity, habitat size and water chemistry. *Hydrobiologia*, **418**, 229–242.

- Higuti J. & Takeda A. M. (2002) Spatial and temporal variation in densities of chironomid larvae (Diptera) in two lagoons and two tributaries of the upper Paraná River floodplain, Brazil. *Brazilian journal of biology*, **62**(4B), 807–818.
- Horn Filho N. O. (2003) Setorização da província costeira de SC em base aos aspectos geológicos, geomorfológicos e geográficos. *Geosul*, **18**(35), 71–98.
- Horváth Z., Ferenczi M., Móra A. *et al.* (2012) Invertebrate food sources for waterbirds provided by the reconstructed wetland of Nyirkai-Hany, northwestern Hungary. *Hydrobiologia*, **697**, 59–72.
- Hutchinson G. E. (1957) Concluding remarks. *Cold Spring Harbour Symposium on Quantitative Biology* **22**, 415–427.
- Kjerfve B. (1994). *Coastal Lagoons Processes*. New York: Elsevier Scientist Publisher.
- Landeiro V. L., Bini L. M., Melo A. S. *et al.* (2012) The roles of dispersal limitation and environmental conditions in controlling caddisfly (Trichoptera) assemblages. *Freshwater Biology*, **57**, 1554–1564.
- Legendre P. (2008) Studying beta diversity: ecological variation partitioning by multiple regression and canonical analysis. *Journal of plant ecology*, **1**(1), 3–8.
- Legendre P., Borcard D. & Peres-Neto P. R. (2005) Analyzing beta diversity: partitioning the spatial variation of community composition data. *Ecological Monographs*, **75**(4), 435–450.
- Legendre P. & Gallagher E. D. (2001) Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia*, **129**, 271–280.
- Legendre P. & Legendre L. (1998) *Numerical Ecology*. Second English edition: Eisevier Science B.V., Amsterdam.
- Leibold M. A., Holyoak M., Mouquet N. *et al.* (2004) The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters*, **7**(7), 601–613.
- Leibold M. A. & McPeck M. A. (2006) Coexistence of the niche and neutral perspectives in community ecology. *Ecology*, **87**(6), 1399–1410.
- Leibold M. A. & Norberg J. (2004) Biodiversity in metacommunities: Plankton as complex adaptive systems? *Limnology and Oceanography*, **49**(4, part 2), 1278–1289.
- Logue J. B., Mouquet N., Peter H. Hillebrand H. & The Metacommunity Working Group (2011) Empirical approaches to metacommunities: a review and comparison with theory. *Trends Ecol. Evol.* **26**(9), 482–491.

- McArdle B. H. & Anderson M. J. (2001) Fitting multivariate models to community data: a comment on distance-based redundancy analysis. *Ecology*, **82**, 290–297.
- McGill B. J., Enquist B., Weiher E. & Westoby M. (2006) Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution*, **21**(4), 178–185.
- Munguia P., Osman R. W., Hamilton J., Whitlatch R. & Zajac R. (2011) Changes in habitat heterogeneity alter marine sessile benthic communities. *Ecological Applications*, **21**(3), 925–935.
- Okuda T., Noda T., Yamamoto T. *et al.* (2010) Contribution of environmental and spatial processes to rocky intertidal metacommunity structure. *Acta Oecologica*, **36**(4), 413–422.
- Palmer M. A., Allan J. D. & Butman C. A. (1996) Dispersal as a regional process affecting the local dynamics of marine and stream benthic invertebrates. *Trends in ecology & evolution*, **11**, 322–326.
- Pandit S. N., Kolasa J. & Cottenie K. (2009) Contrasts between habitat generalists and specialists: an empirical extension to the basic metacommunity framework. *Ecology* **90**(8), 2253–2262.
- Pech D., Ardisson P. L. & Hernández-Guevara N. A. (2007) Benthic community response to habitat variation: a case of study from a natural protected area, the Celestum coastal lagoon. *Continental Shelf Research*, **27**, 2523–2533.
- Pennafirme S. & Souza-Gomes A. (2009) Population biology and reproduction of *Kalliapseudes schubartii* Mañé-Garzón, 1949 (Peracarida, Tanaidacea) in a Tropical Coastal Lagoon, Itaipu, Southeastern Brazil. *Crustaceana*, **82** (12): 1509–1526(18).
- Peres-Neto P. R., Legendre P., Dray S., Borcard D. (2006) Variation partitioning of species data matrices: estimation and comparison of fractions. *Ecology*, **87**(10), 2614–25.
- Peres-Neto P. R. & Legendre P. (2010) Estimating and controlling for spatial structure in the study of ecological communities. *Global Ecology and Biogeography*, **19**(2), 174–184.
- Pérez-Ruzafa A., Marcos C., Pérez-Ruzafa I. M. & Pérez-Marcos M. (2010) Coastal lagoons: “transitional ecosystems” between transitional and coastal waters. *J. Coast. Conserv.* Springer.
- R Core Team (2012) *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Found. Stat. Computing, Vienna.
- Ricklefs R. E. & Schluter D. (1993) Species diversity: regional and historical influences. In: *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives* (eds Ricklefs, R.E. & Schluter, D.) pp. 350–363. Chicago: University of Chicago Press.

- Rojas-Ahumada D. P., Landeiro V. L. & Menin M. (2012) Role of environmental and spatial processes in structuring anuran communities across a tropical rain forest. *Austral Ecology*, **37**, 865–873.
- Rosindell J., Hubbell S. P., He F., Harmon L.J. & Etienne R. (2012) The case for ecological neutral theory. *Trends in ecology & evolution*, **27**(4), 203–208.
- Smith T. W. & Lundholm J. T. (2010) Variation partitioning as a tool to distinguish between niche and neutral processes. *Ecography*, **33**, 648–655.
- Stendera S. E. S. & Johnson R. K. (2005) Additive partitioning of aquatic invertebrate species diversity across multiple spatial scales. *Freshwater Biology*, **50**, pp.1360–1375.
- Suguo K. (1973). *Introdução a Sedimentologia*. São Paulo: EDUSP.
- Tagliapietra D., Sigovini M. & Ghirardini A. V. (2009) A review of terms and definitions to categorise estuaries , lagoons and associated environments. *Marine And Freshwater Research*, **60**, 497–509.
- Teske P. R. & Wooldridge T. H. (2003) What limits the distribution of subtidal macrobenthos in permanently open and temporarily open/closed South African estuaries? Salinity vs. sediment particle size. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **57**(1-2), 225–238.
- Thrush S. F. (1991) Spatial Patterns in Soft-bottom communities. *Trends in Ecology & Evolution* **6**(3), 75-79.
- Trivinho-Strixino S. (2011) *Larvas de Chironomidae. Guia de identificação*. São Carlos, Depto Hidrobiologia/Lab. EntomologiaAquática/UFSCar.
- Urban M. C., Leibold M. A., Amarasekare P. *et al.* (2008) The evolutionary ecology of metacommunities. *Trends in ecology & evolution*, **23**(6), 311–317.
- Weiher E. & Keddy P. (2001) *Ecological Assembly Rules: Perspectives, Advances, Retreats*. Cambridge University Press, New York.
- Winegardner A. K., Jones B. K., Ng I. S. Y., Siqueira T., Cottenie K. (2012) The terminology of metacommunity ecology. *Trends in ecology & evolution*, **27**(5), 253–254.
- Zilli F. L. & Marchese M. R. (2011) Patterns in macroinvertebrate assemblages at different spatial scales. Implications of hydrological connectivity in a large floodplain river. *Hydrobiologia*, **663**, 245–257.

APÊNDICE A – Tabela de abundância total (ind. 0.018 m²; n=18) dos táxons da macrofauna béntica encontrados nos sistemas costeiros do sul do Brasil. Siglas representam as Lagunas: AC = Acaraí, BV = Barra Velha, LC = Lagoa da Conceição, LL = Lagoinha do Leste, GA = Garopaba, IB = Ibiraquera, LA = Laguna, CA = Camacho, UR = Urussanga, SO = Sombrio; e os Lagos: PE = Peri, LD = Lagoa Doce, FI = Figueirinha, CO = Corrente, BO = Bonita, FX = Faxinal, FR = Farofa, CV = Caverá, CT = Cortada, TA = Tapera

TAXON	LAGUNAS										LAGOS									
	AC	BV	LC	LL	GA	IB	LA	CA	UR	SO	PE	LD	FI	CO	BO	FX	FR	CV	CT	TA
ANELÍDIA																				
POLYCHAETA																				
Nereididae																				
<i>Alitta succinea</i>	0	0	5	0	0	500	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ceratonereis excisa</i>	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Laeonereis acuta</i>	30	262	143	171	96	467	113	583	449	30	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Ophelidae																				
<i>Armanida</i>	0	0	29	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Spiroidae																				
<i>Apoptironospio davyi</i>	0	0	0	0	0	0	2	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Dispio</i>	0	0	0	0	0	0	0	36	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Paraptironospio</i>	1	46	0	0	0	25	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Polysdora</i>	0	0	18	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

APÊNDICE A (continuação) – Tabela de abundância total (ind. 0,018 m²; n=18) dos táxons da macrofauna bêntica encontrados nas Lagoas Costeiras do Sul do Brasil. Siglas representam as Lagunas: AC = Acaraí, BV = Barra Velha, LC = Lagoa da Conceição, LL = Lagoinha do Leste, GA = Garopaba, IB = Ibiraguera, LA = Laguna, CA = Camacho, UR = Urussanga, SO = Sombrio; e os Lagos: PE = Peri, LD = Lagoa Doce, FI = Figueirinha, CO = Corrente, BO = Bonita, FX = Faxinal, FR = Farofa, CV = Caverá, CT = Cortada, TA = Tapera

TAXON	LAGUNAS										LAGOS									
	AC	BV	LC	LL	GA	IB	LA	CA	UR	SO	PE	LD	FI	CO	BO	FX	FR	CV	CT	TA
Orbitidae																				
<i>Scoloplos (Scoloplos)</i>	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pilargidae																				
<i>Sigambra grubii</i>	0	0	91	22	0	42	3	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Syllidae	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
CLITELLATA																				
HIRUDINOMDEA																				
<i>Hirudinia</i>	0	0	0	7	0	299	3	0	0	3	0	0	1	0	1	3	2	11	1	1
OLIGOCHAETA																				
<i>Megadril</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	3	0	6	1	59	4	71	1	0	0
Naididae																				
<i>Dero</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	12	0	0	3	0	27	3	28
<i>Nais</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	1	0	0	0	0	0	0	0

APÊNDICE A (continuação) – Tabela de abundância total (ind. 0,018 m²; n=18) dos táxons da macrofauna bêntica encontrados nas Lagoas Costeiras do Sul do Brasil. Siglas representam as Lagunas: AC = Acaraí, BV = Barra Velha, LC = Lagoa da Conceição, LL = Lagoinha do Leste, GA = Garopaba, IB = Ibitaquera, LA = Laguna, CA = Camacho, UR = Urussanga, SO = Sombrio; e os Lagos: PE = Peri, LD = Lagoa Doce, FI = Figueirinha, CO = Corrente, BO = Bonita, FX = Faxinal, FR = Farofa, CV = Caverá, CT = Cortada, TA = Tapera

TAXON	LAGUNAS										LAGOS									
	AC	BV	LC	LL	GA	IB	LA	CA	UR	SO	PE	LD	FI	CO	BO	FX	FR	CV	CT	TA
CRUSTACEA																				
MALACOSTRACA																				
Percarida																				
Tanaidacea																				
<i>Kallinapseudes schubarti</i>	23	366	0	0	0	0	202	421	0	29	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Sinelebus cf. stanfordi</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2828	0	0	0	1518	560	35	0	0	0
Amphipoda																				
<i>Amphipoda</i> sp. 1	2	0	0	0	0	1	107	51	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Amphipoda</i> sp. 2	0	0	0	0	0	0	30	23	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Amphipoda</i> sp. 3	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Corophiidae																				
<i>Corophium</i>	0	247	3	1172	131	0	84	139	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Isopoda																				

APÊNDICE A (continuação) – Tabela de abundância total (ind. 0,018 m²; n=18) dos táxons da macrofauna bêntica encontrados nas Lagoas Costeiras do Sul do Brasil. Siglas representam as Lagunas: AC = Acaraí, BV = Barra Velha, LC = Lagoa da Conceição, LL = Lagoinha do Leste, GA = Garopaba, IB = Ibitaquera, LA = Laguna, CA = Camacho, UR = Urussanga, SO = Sombrio; e os Lagos: PE = Peri, LD = Lagoa Doce, FI = Figueirinha, CO = Corrente, BO = Bonita, FX = Faxinal, FR = Farofa, CV = Caverá, CT = Cortada, TA = Tapera

TÁXON	LAGUNAS										LAGOS									
	AC	BV	LC	LL	GA	IB	LA	CA	UR	SO	PE	LD	FI	CO	BO	FX	FR	CV	CT	TA
Ceratopogonidae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	5	3	12	23	5	0	0	7
Chaoboridae																				
<i>Chaoborus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	6	0	0	0	0	0	0	0
Chironomidae																				
<i>Aedkrinus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	308	1334	1298	85	11	0	1018	1205
<i>Aebeum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	40	0	0	0	0	0	0	0	6	0
<i>Apedilum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Chironomus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	1	0	0	0	32	1	0	67	0
<i>Cladophna</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	1	2	7
Complexo <i>Hannichia</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0
<i>Cryptochironomus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8	0	8	30	30	8	16	1	0	0
<i>Fissimentum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	5	25	13	65	7	53	0	1
<i>Goeldichironomus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	76	0	0	2	2	2282	0	0	4	1

APÊNDICE A (continuação) – Tabela de abundância total (ind. 0,018 m²; n=18) dos táxons da macrofauna bêntica encontrados nas Lagoas Costeiras do Sul do Brasil. Siglas representam as Lagoas: AC = Acaraí, BV = Barra Velha, LC = Lagoa da Conceição, LL = Lagoinha do Leste, GA = Garopaba, IB = Ibiraquera, LA = Laguna, CA = Camacho, UR = Urussanga, SO = Sombrio; e os Lagos: PE = Peri, LD = Lagoa Doce, FI = Figueirinha, CO = Corrente, BO = Bonita, FX = Faxinal, FR = Farofa, CV = Caverá, CT = Cortada, TA = Tapera

TAXON	LAGUNAS													LAGOS									
	AC	BV	LC	LL	GA	IB	LA	CA	UR	SO	PE	LD	FI	CO	BO	FX	FR	CV	CT	TA			
<i>Gredichironomus holoprasinus</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1		
<i>Nilothama</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8	2	0	4	1	47	13	0	0	0	0		
<i>Parachironomus cf. longistilus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	4	0	1	0	0		
<i>Pelomus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	1	1	0	0	0	0	0	0	1	41		
<i>Phaenopspectra</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
<i>Polypedilum sp.1</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	61	1	2	0	0	32	29	5	8	4	0		
<i>Polypedilum sp. 2</i>	0	1	0	10	4	942	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
<i>Riethia</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	224	0	0		
<i>Xenochironomus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
<i>Caladomya cf. ortoni</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	6	0	3	1	33	1	126	827	0		
<i>Caladomya</i> tipo II	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0		
<i>Cladotanytarsus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	169	11	0	0	0		
<i>Paratanytarsus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	2	0	1	0	0	0		

APÊNDICE A (continuação) – Tabela de abundância total (ind. 0,018 m²; n=18) dos táxons da macrofauna bêntica encontrados nas Lagoas Costeiras do Sul do Brasil. Siglas representam as Lagunas: AC = Acaraí, BV = Barra Velha, LC = Lagoa da Conceição, LL = Lagoinha do Leste, GA = Garopaba, IB = Ibiraquera, LA = Laguna, CA = Camacho, UR = Urussanga, SO = Sombrio; e os Lagos: PE = Peri, LD = Lagoa Doce, FI = Figueirinha, CO = Corrente, BO = Bonita, FX = Faxinal, FR = Farofa, CV = Caverá, CT = Cortada, TA = Tapera

TAXON	LAGUNAS										LAGOS									
	AC	BV	LC	LL	GA	IB	LA	CA	UR	SO	PE	LD	FI	CO	BO	FX	FR	CV	CT	TA
<i>Tanytarsus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	90	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Stempellina</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	31	18	0	6	0	0	0	0
<i>Coronourea</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8	0	0	0	0	0
<i>Cricotopus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Lopescladius</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	173	0	0	1	0	32	3	1	0	0
<i>Thienemanniella</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	2	0	0	0	0
<i>Ablabesmia</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6	5	0	1	0	2	3	3	0	0
<i>Coelotanytus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	18	1	0	0	5	0	0	4	0	1	1
<i>Diadimbouria</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	47	2	4	0	9	255	0	33	0	0
<i>Labrundinea</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1
<i>Nemodius</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Procladius</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Tanytus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	58	0	0

APÊNDICE A (continuação) – Tabela de abundância total (ind. 0,018 m²; n=18) dos táxons da macrofauna bêntica encontrados nas Lagoas Costeiras do Sul do Brasil. Siglas representam as Lagunas: AC = Acaraí, BV = Barra Velha, LC = Lagoa da Conceição, LL = Lagoinha do Leste, GA = Garopaba, IB = Ibiraquera, LA = Laguna, CA = Camacho, UR = Urussanga, SO = Sombrio; e os Lagos: PE = Peri, LD = Lagoa Doce, FI = Figueirinha, CO = Corrente, BO = Bonita, FX = Faxinal, FR = Farofa, CV = Caverá, CT = Cortada, TA = Tapera

TAXON	LAGUNAS										LAGOS									
	AC	BV	LC	LL	GA	IB	LA	CA	UR	SO	PE	LD	FI	CO	BO	FX	FR	CV	CT	TA
<i>Gomphidae</i>																				
<i>Physlocycla</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	0	4	0	0	0	0
<i>Aphylla</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Aeshnidae</i>																				
<i>Coryphaea cf. perrensi</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Prooneuridae</i>																				
<i>Neoneura</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0
Trichoptera																				
<i>Leptoceridae</i>																				
<i>Oecetis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	7	0	0
<i>Hidropilidae</i>																				
<i>Oxyethira</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	3	0	0
<i>Polycentropodidae</i>																				

APÊNDICE A (continuação) – Tabela de abundância total (ind. 0,018 m²; n=18) dos táxons da macrofauna bêntica encontrados nas Lagoas Costeiras do Sul do Brasil. Siglas representam as Lagunas: AC = Acaraí, BV = Barra Velha, LC = Lagoa da Conceição, LL = Lagoinha do Leste, GA = Garopaba, IB = Ibiraquera, LA = Laguna, CA = Camacho, UR = Urussanga, SO = Sombrio; e os Lagos: PE = Peri, LD = Lagoa Doce, FI = Figueirinha, CO = Corrente, BO = Bonita, FX = Faxinal, FR = Farofa, CV = Caverá, CT = Cortada, TA = Tapera

TÁXON	LAGUNAS										LAGOS									
	AC	BV	LC	LL	GA	IB	LA	CA	UR	SO	PE	LD	FI	CO	BO	FX	FR	CV	CT	TA
<i>Lucina pectinata</i>	0	0	24	4	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Sphaeriidae																				
<i>Pisidium</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	26	0	2
Solecurtidae																				
<i>Togatus plebeius</i>	0	0	5	0	0	1	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Tellinidae																				
<i>Tellina (Angulus) varicolor</i>	0	0	0	0	0	0	0	58	352	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Tellina (Eurytellina) lineata</i>	0	0	16	6	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Tellina</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Hyridae																				
<i>Diplodon</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	9	0	0	0
GASTROPODA																				
Amnulinidae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0

APÊNDICE B – Tabela de valores médios (n=6) de porcentagem granulométrica, teor de matéria orgânica e carbonato e peso seco de biodeétrito e material biogênico encontrados nos sistemas costeiros do sul do Brasil. Siglas representam as Lagunas: AC = Acaraí, BV = Barra Velha, LC = Lagoa da Conceição, LL = Lagoinha do Leste, GA = Garopaba, IB = Ibiraguera, LA = Laguna, CA = Camacho, UR = Urussanga, SO = Sombrio; e os Lagos: PE = Peri, LD = Lagoa Doce, FI = Figueirinha, CO = Corrente, BO = Bonita, FX = Faxinal, FR = Fafófa, CV = Caverá, CT = Cortada, TA = Tapera

	LAGUNAS														LAGOS								
	AC	BV	LC	LL	GA	IB	LA	CA	UR	SO	PE	LD	FI	CO	BO	FX	FR	CV	CT	TA			
Cascalho	1,51	0,00	3,27	0,02	0,01	0,35	0,07	0,02	0,00	0,63	11,9	5,27	0,05	0,02	0,20	0,01	0,56	0,30	0,00	0,09			
Areia muito grossa	7,06	0,01	0,38	0,31	0,12	0,11	0,07	0,05	0,00	0,27	8,94	2,62	0,10	0,18	0,34	0,02	0,15	0,14	0,01	0,12			
Areia grossa	26,1	0,35	0,54	2,27	0,52	0,26	0,21	0,33	0,03	0,49	11,8	6,91	2,00	0,28	0,35	1,26	0,68	0,30	0,02	0,20			
Areia média	33,2	10,1	9,57	12,8	8,29	5,31	4,97	15,6	1,99	2,86	13,3	11,3	23,7	4,93	10,3	53,9	7,84	7,35	0,86	1,44			
%	6	8	21,9	62,6	80,4	79,8	78,6	83,0	70,8	77,1	43,2	47,2	51,5	33,8	83,4	85,0	43,1	83,9	84,8	91,0	91,0		
Areia fina	7	8	4	9	9	8	7	0	4	6	7	7	9	7	0	4	4	6	4	9			
Areia muito fina	24,3	5	4,62	2,38	2	10,4	9,37	2	21,7	5,26	5,05	39,1	2,35	8,57	4,59	3	10,2	3,46	1,59	6,30	5,49	8,06	6,82
Siltite grosso	1,19	1,05	0,21	0,54	0,31	0,43	0,45	0,67	1,24	3,79	0,00	1,00	0,16	0,35	0,23	0,03	0,13	1,17	0,00	0,08			
Siltite médio	1,25	0,41	0,03	0,43	0,54	0,06	0,12	0,09	15,4	2,00	0,00	3,13	0,20	0,15	0,01	0,02	0,08	0,17	0,00	0,00			
Siltite fino	1,08	0,30	0,06	0,18	0,27	0,13	0,10	0,06	18,0	1,18	0,00	10,6	0,19	0,05	0,03	0,00	0,10	0,00	0,00	0,00			
									3			3											

APÊNDICE B (continuação) – Tabela de valores médios (n=6) de porcentagem granulométrica, teor de matéria orgânica e carbonato e peso seco de biodetrito e material biogênico encontrados nas Lagoas Costeiras do Sul do Brasil. Siglas representam as Lagoas: AC = Acaraí, BV = Barra Velha, LC = Lagoa da Conceição, LL = Lagoinha do Leste, GA = Garopaba, IB = Ibiraquera, LA = Laguna, CA = Camacho, UR = Urussanga, SO = Sombrio; e os Lagos: PE = Peri, LD = Lagoa Doce, FI = Figueirinha, CO = Corrente, BO = Bonita, FX = Faxinal, FR = Farofa, CV = Caverá, CT = Cortada, TA = Tapera

	LAGUNAS													LAGOS						
	AC	BV	LC	LL	GA	IB	LA	CA	UR	SO	PE	LD	FI	CO	BO	FX	FR	CV	CT	TA
Silte muito fino	0,86	0,18	0,04	0,14	0,15	0,16	0,09	0,02	8,31	0,91	0,00	7,64	0,10	0,02	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00
Argila	2,07	0,49	0,83	0,96	0,69	0,75	1,38	0,79	6,68	1,50	0,00	8,97	0,25	0,32	0,06	0,00	0,21	0,22	0,00	0,16
Matéria orgânica	1,58	0,74	0,76	1,09	1,32	0,76	0,78	0,56	13,58	2,58	0,35	21,73	1,11	1,11	6,30	0,23	3,05	1,51	0,18	0,98
Carbonato	0,00	0,00	4,97	0,33	0,00	0,35	0,11	0,33	0,00	0,82	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01	0,00	0,00	0,27	0,00	0,00
Biodetrito	2,03	4,57	0,18	0,00	6,26	1,92	2,76	10,71	1,42	12,76	0,00	2,69	6,78	3,32	4,20	2,01	2,32	4,45	4,30	7,39
Material biogênico	0,22	0,00	84,93	0,00	0,09	5,03	1,52	0,23	0,26	12,81	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	14,94	4,03	0,06	0,00