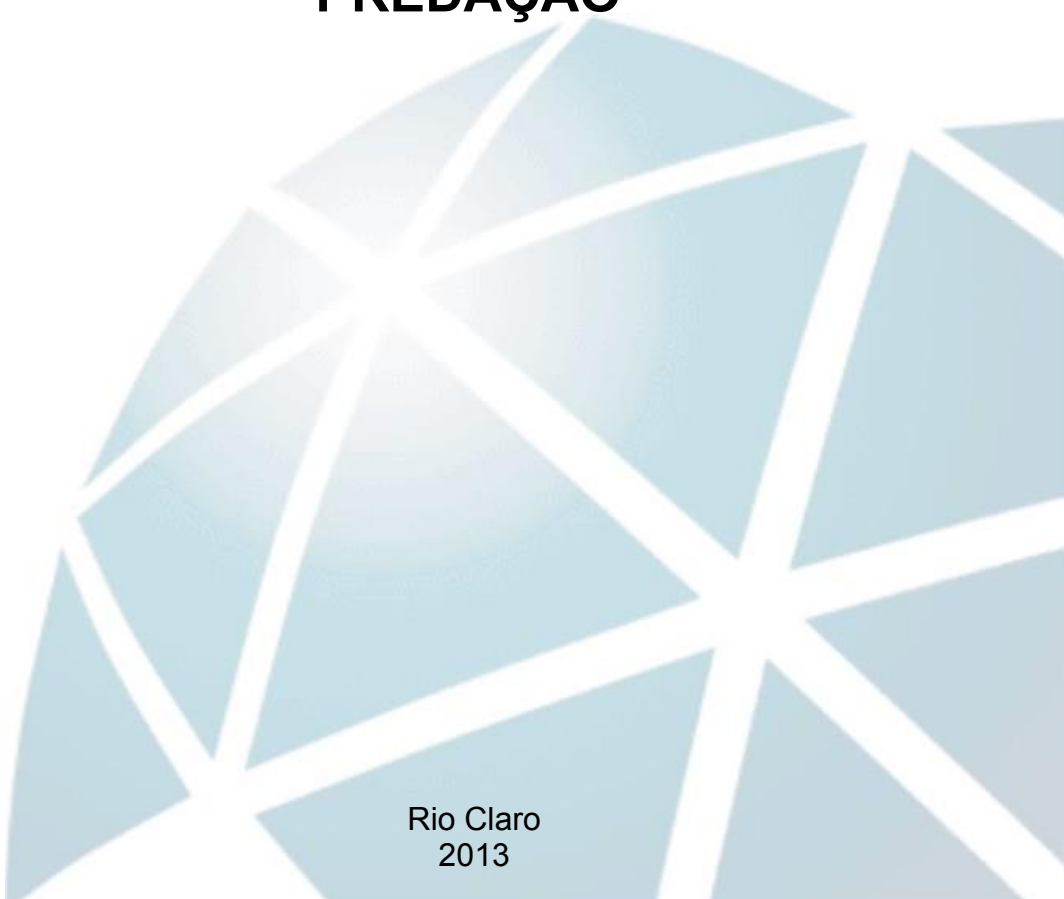

Ciências Biológicas

BIANCA FAZIO RIUS

EVOLUÇÃO DO CICLO VITAL DE *POECILIA VIVIPARA* (CYPRINODONTIFORMES: POECILIIDAE) EM UM GRADIENTE DE PREDACÃO



Rio Claro
2013

BIANCA FAZIO RIUS

EVOLUÇÃO DO CICLO VITAL DE *POECILIA VIVIPARA*
(CYPRINODONTIFORMES: POECILIIDAE) EM UM GRADIENTE DE
PREDAÇÃO

Orientador: Prof. Dr. Márcio Silva Araújo

Trabalho de Conclusão de Curso apresentado
ao Instituto de Biociências da Universidade
Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho” -
Câmpus de Rio Claro, para obtenção do grau
de Bacharela e Licenciada em Ciências
Biológicas.

Rio Claro
2013

575 Rius, Bianca Fazio
R615e Evolução do ciclo vital de *Poecilia vivipara*
(Cyprinodontiformes: Poeciliidae) em um gradiente de
predação / Bianca Fazio Rius. - Rio Claro, 2013
25 f. : il., figs., gráfs., tabs., fots.

Trabalho de conclusão de curso (bacharelado - Ciências
Biológicas) - Universidade Estadual Paulista, Instituto de
Biociências de Rio Claro

Orientador: Márcio Silva Araújo

1. Evolução (Biologia). 2. Ecologia evolutiva. 3.
Reprodução. 4. Restinga de Jurubatiba. 5. Adaptação. I.
Título.

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente aos meus pais e à minha família, que fizeram com que tudo que alcancei até o momento fosse possível. Por todo o apoio, amor, carinho e dedicação.

Ao meu orientador pelo belo trabalho que desenvolve e que possibilitou que este fosse realizado. Por todos os seus ensinamentos e pelo aprendizado que pude ter durante a minha iniciação científica. Ensinamentos e aprendizados estes que levarei para a vida toda.

Agradeço a todos os meus grandes amigos de infância que sempre foram e sempre serão de suma importância na minha vida. Por todas as nossas gargalhadas sem fim.

Agradeço a todas as pessoas maravilhosas com quem eu morei durante a minha graduação e que se tornaram a minha segunda família. Pelos momentos incríveis que pude compartilhar com cada uma delas e que me tornaram quem eu sou hoje.

Agradeço a todos os meus amigos de sala. Não tenho palavras para descrever o quão enriquecedor foi conviver com pessoas tão incríveis durante estes cinco anos.

Por fim agradeço a todas as pessoas especiais que passaram pela minha vida e que me transformaram de alguma forma.

RESUMO

O presente estudo teve como objetivo testar previsões da teoria sobre a influência da predação na evolução dos ciclos vitais. Como modelo de estudo, foram estudadas populações do peixe *Poecilia vivipara* que habitam o Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba, no sistema lagunar Norte-Fluminense, estado do Rio de Janeiro. Neste sistema lagunar, *P. vivipara* está sujeita à predação por peixes piscívoros (e.g. a traíra *Hoplias malabaricus*) em parte das lagoas, mas está livre destes predadores em outras lagoas. Foram estudadas três lagoas em que *P. vivipara* coexiste com seus predadores piscívoros e três em que estes estão ausentes. A ictiofauna das seis lagoas foi amostrada através de redes de arrasto e espinhel. Em laboratório, as fêmeas e os machos de *P. vivipara* foram dissecados para remoção de suas gônadas. As gônadas das fêmeas foram categorizadas em seis diferentes estágios de desenvolvimento. A partir do terceiro estágio, os embriões foram contados e medidos (maior diâmetro). Os exemplares de *P. vivipara* e suas gônadas foram secos em estufa a 60°C e pesados em balança analítica (0,01 mg). Os aspectos do ciclo vital analisados foram: (1) investimento reprodutivo das fêmeas (massa gonadal/massa total da fêmea); (2) índice gonadossomático dos machos (massa gonadal/massa total do macho); (3) fecundidade (número de embriões); (4) comprimento médio dos embriões; e (5) massa seca média dos embriões (massa gonadal/fecundidade). O efeito da predação foi testado com uma ANCOVA aninhada, com regime de predação (alta intensidade, baixa intensidade), população de origem (aninhada dentro do regime de predação) e coleta como variáveis independentes, e massa somática e estágio embrionário como covariáveis. De acordo com o previsto pela teoria, as fêmeas dos ambientes de baixa predação apresentaram embriões maiores, mas, contrariando as previsões teóricas, também apresentaram maior fecundidade e tendência a maior investimento reprodutivo. O fato de essas fêmeas terem melhor condição corpórea do que as fêmeas dos ambientes de alta predação sugere que outros fatores ecológicos (e.g. produtividade primária) são tão importantes quanto a predação na evolução dos ciclos vitais.

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO	4
2 OBJETIVOS	7
3 MATERIAL E MÉTODOS	8
3.1 Área de estudo.....	8
3.2 Coleta de dados	9
<i>3.2.1 Coleta dos exemplares.....</i>	<i>9</i>
<i>3.2.2 Caracterização do ciclo vital</i>	<i>10</i>
3.3 Análise dos dados.....	11
4 RESULTADOS	13
5 DISCUSSÃO	19
6 CONCLUSÃO.....	21
REFERÊNCIAS	22

1 INTRODUÇÃO

O ciclo vital de um organismo se caracteriza pelos seus padrões de crescimento, armazenamento de energia e reprodução (Begon *et al.* 2006; Futuyma 1998). Estes padrões se expressam, por exemplo, na idade em que o organismo atinge a maturidade, no número e frequência dos eventos reprodutivos, no número e tamanho de seus filhotes e em seu investimento reprodutivo (proporção de recursos disponíveis devotados à reprodução, em oposição ao crescimento e manutenção). Muitos desses componentes dos ciclos vitais são caracterizados pela presença de *trade-offs*, em que o investimento em um componente necessariamente implica a diminuição no investimento em outro componente, já que recursos devotados a um componente estão indisponíveis a outro (Begon *et al.* 2006). Entre os mais comumente verificados, estão aqueles envolvendo a relação entre reprodução e crescimento somático, entre esforço reprodutivo e longevidade e a relação entre fecundidade (número de filhotes) e o tamanho dos filhotes (Roff 2002; Stearns 1992).

Esses componentes dos ciclos vitais, por sua vez, determinam o valor adaptativo (*fitness*) dos indivíduos, já que influenciam diretamente o número de seus descendentes. Uma consequência desse fato é que esses mesmos componentes respondem à seleção natural imposta por fatores bióticos e abióticos (Roff 2002; Stearns 1992; Stearns 2000). Dessa forma, o estudo dos ciclos vitais pode contribuir para a compreensão do processo de evolução adaptativa (aquela causada pela seleção natural) em populações naturais (Reznick & Travis 2001).

A teoria sobre os ciclos vitais prevê que um aumento nas taxas de mortalidade dos indivíduos adultos de uma população favorecerá maturidade sexual precoce e maior fecundidade, em comparação a populações com menores taxas de mortalidade (Stearns 1992). Em virtude de um possível *trade-off* entre número e tamanho dos filhotes, esse aumento de fecundidade seria conseguido à custa da diminuição do tamanho médio dos filhotes. Essas previsões têm recebido algum suporte empírico em estudos mostrando que populações sujeitas a alta pressão de predação sobre indivíduos adultos apresentam maturidade precoce e maior investimento reprodutivo do que populações sujeitas a menor pressão de predação (Reznick & Endler 1982; Reznick *et al.* 1990; Reznick *et al.* 1996; Zandonà *et al.* 2011). Por exemplo, em populações do peixe poecilídeo *Poecilia reticulata* habitando riachos contendo predadores piscívoros, os indivíduos atingiam a maturidade sexual mais cedo (com tamanho

menor) e apresentavam maior investimento reprodutivo do que os indivíduos de populações em locais que não continham esses predadores (Reznick & Endler 1982).

Diversas espécies de peixes estão sujeitas a gradientes naturais de predação, em que diferentes populações de uma mesma espécie estão sujeitas a diferentes intensidades de predação exercida por peixes piscívoros (Langerhans 2006; Langerhans & Reznick 2009). Entre elas, os peixes da família Poeciliidae têm sido um importante sistema modelo em estudos dos efeitos da predação sobre a evolução dos ciclos vitais, devido, entre outras características, à sua ampla distribuição, grande abundância local e à presença de viviparidade (Endler 1995; Magurran 2005; Reznick *et al.* 2008), o que permite a fácil quantificação de parâmetros reprodutivos de interesse (e.g. fecundidade). Esses estudos têm demonstrado que os ciclos vitais de populações de poecilídeos evoluem em resposta a gradientes naturais de predação em geral na direção esperada pela teoria (Downhower *et al.* 2000; Jennions & Telford 2002; Reznick *et al.* 1990). Não se sabe ainda qual a generalidade desse padrão, o que depende do acúmulo de estudos envolvendo outras espécies e sistemas.

O poecilídeo *Poecilia vivipara* (Bloch & Schneider 1801) (Figura 1) é um peixe vivíparo de pequeno porte (2-5 cm de comprimento), que se distribui amplamente por toda a costa Atlântica da América do Sul e é facilmente encontrado nas margens das lagoas, canais e rios da Planície Quaternária do Norte Fluminense. Nessa região, encontra-se o Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba (PARNA Jurubatiba) uma área de 14.860 ha. Existem, nessa área, cerca de duas dezenas de lagoas que, em função da origem e do aporte hídrico, diferem substancialmente quanto à morfometria, propriedades físico químicas e composição biótica (Rocha *et al.* 2004). Uma característica marcante deste sistema lagunar é a grande variação de salinidade entre as lagoas (Caliman *et al.* 2010). À semelhança de outros poecilídeos (Meffe & Snelson 1989), *P. vivipara* é bastante tolerante a variações de salinidade, ocorrendo ao longo de todo o espectro de salinidade desse sistema; por outro lado, seus principais predadores são peixes piscívoros tipicamente dulcícolas (e.g. *Hoplias malabaricus*, *Hoplerithrynus unitaeniatus*), ocorrendo apenas em lagoas de baixíssima ou nenhuma salinidade (Caramaschi *et al.* 2004). Estudos envolvendo aspectos reprodutivos e morfológicos de *P. vivipara* sugerem a existência de um gradiente natural de predação sobre *P. vivipara* neste sistema lagunar (Neves & Monteiro 2003; Gomes Jr. & Monteiro 2007, 2008). Dessa forma, esse sistema representa um experimento natural que cria a possibilidade de testar hipóteses oriundas da teoria sobre a influência da predação sobre os ciclos vitais de populações naturais sujeitas a diferentes regimes de predação.

Figura 1- Exemplo de uma fêmea grávida de *Poecilia vivipara*.



Fonte: Foto tirada pela autora.

2 OBJETIVOS

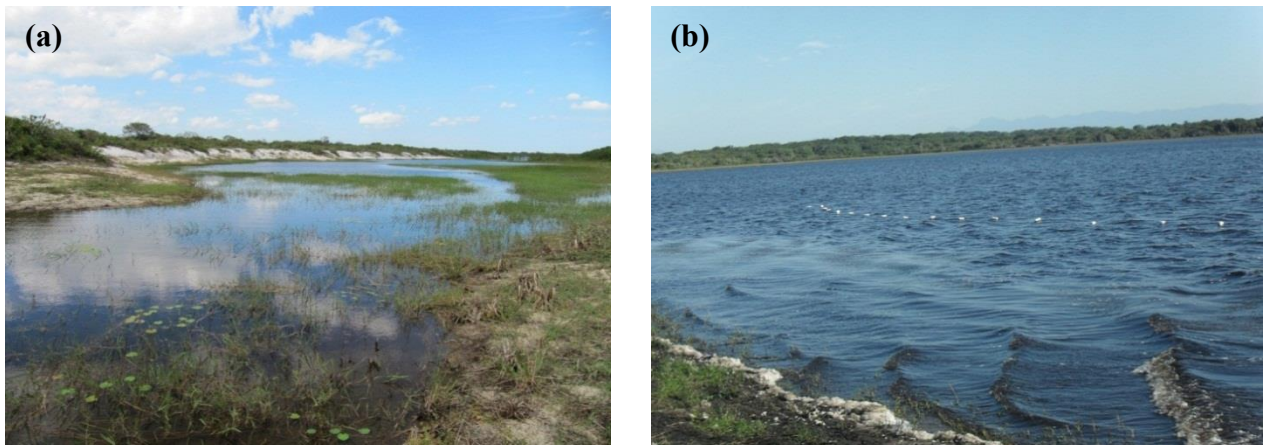
O presente estudo teve como objetivo investigar a influência da predação na evolução do ciclo vital utilizando o poecilídeo *Poecilia vivipara* como modelo de estudo. Investigamos a variação das características dos ciclos vitais de populações de *P. vivipara* que habitam lagoas com diferentes regimes de predação e assim testamos a hipótese de que populações vivendo em lagoas contendo piscívoros apresentam maior investimento reprodutivo do que populações onde os piscívoros não estão presentes. Esse maior investimento reprodutivo se daria por meio de maior fecundidade e embriões de tamanho menor. A confirmação dessas hipóteses (i) traria suporte empírico à teoria sobre a evolução dos ciclos vitais, (ii) contribuiria para o estabelecimento da generalidade do efeito da predação sobre os ciclos vitais em populações animais em geral e, em particular, populações de peixes poecilídeos e (iii) indicaria a presença de um *trade-off* entre fecundidade e tamanho médio dos indivíduos da prole.

3 MATERIAL E MÉTODOS

3.1 Área de estudo

No presente projeto, foram estudadas populações de *Poecilia vivipara* que habitam lagoas pertencentes ao PARNA Jurubatiba, no sistema lagunar Norte-Fluminense. Foram escolhidas seis lagoas (cada lagoa corresponde a uma população) com base na presença de *P. vivipara* e de seus predadores piscívoros. Foram escolhidas lagoas em todo o espectro de salinidade, três contendo predadores piscívoros e três em que estes estão ausentes, possivelmente devido às altas salinidades; *P. vivipara* é presente nas seis lagoas (Figura 2). Também foram avistadas aves piscívoras na área de estudo, tais como a fragata (*Fregata magnificens*), a garça-branca-grande (*Ardea alba*), o biguá (*Phalacrocorax brasilianus*), a gaivota (*Larus dominicanus*) e o talha-mar (*Rynchop sníger*), no entanto, como as espécies observadas foram avistadas em todas as lagoas coletadas, nós supomos que a pressão de predação exercida por elas está distribuída igualmente pelas lagoas. A Tabela 1 sumariza os resultados das amostragens de piscívoros, indicando que três das lagoas escolhidas de fato contêm piscívoros e em três delas eles não estão presentes.

Figura. 2: Duas lagoas do PARNA Jurubatiba habitadas por *Poecilia vivipara*. **(a):** Cabiúnas, lagoa de água doce contendo predadores piscívoros. **(b):** Maria Menina, lagoa de água salobra em que predadores piscívoros não estão presentes.



Fonte: Araújo (2010)

Nota: Fotos tiradas pelo orientador Márcio Silva Araújo em 2010 no Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba. Fotos não publicadas.

3.2 Coleta de dados

3.2.1 Coleta dos exemplares

Os exemplares a serem utilizados no presente projeto foram coletados em julho de 2011 (estação seca) e janeiro de 2012 (estação chuvosa). Foram feitas coletas nas duas estações em virtude da marcada sazonalidade do sistema, em que o volume das lagoas, suas salinidades e a densidade de piscívoros podem variar de uma estação para outra, com consequências desconhecidas sobre a reprodução de *P. vivipara*.

A ictiofauna das seis lagoas foi amostrada através de redes de arrasto (*P. vivipara*) e espinhel (piscívoros). As redes de arrasto utilizadas foram do tipo “trawl”, com 1,5m de altura, 5m de largura e malha de 0,5mm de entre-nós. Os arrastos foram feitos na porção marginal das lagoas em trechos de 50m. Para amostragem dos piscívoros foi usado, em cada lagoa, um espinhel contendo 50 anzóis iscados com os Cyprinodontiformes presentes nessas lagoas (*P. vivipara*, *Jenynsia multidentata* e *Phalloptycus januarius*). O espinhel foi colocado sempre ao entardecer e retirado na manhã seguinte, em função do hábito crepuscular e noturno das espécies alvo. Como esperado, *P. vivipara* foi amostrada em todas as lagoas, enquanto que os piscívoros apenas foram encontrados em três das lagoas (Cabiúnas, Bezerra e Pitanga; Tabela1). Vale salientar que foi feita análise do conteúdo estomacal de todos os piscívoros coletados (dados não publicados), confirmando que essas espécies são predadoras efetivas de *P. vivipara* neste sistema lagunar.

Tabela 1- Salinidades registradas e número de piscívoros amostrados com espinhel nas seis lagoas estudadas, na estação seca (julho de 2011) e na estação chuvosa (janeiro de 2012). *H. mala*: *Hoplias malabaricus*; *H. uni*: *Hoplerythrinus unitaeniatus*; *P. stri*: *Parauchenipterus striatulus*. Sal.: salinidade; ppm: partes por mil.

Estação/Lagoa	Sal (ppm)	Piscívoros		
		<i>H. mala</i>	<i>H. uni</i>	<i>P. stri</i>
Julho 2011				
Cabiúnas	0,2	6		4
Bezerra	2,9	16	2	
Pitanga	19,3			
Pires	26,8			
Catingosa	22,6			
Maria Menina	36,2			
Janeiro 2012				
Cabiúnas	0,1	3		12
Bezerra	1,8			
Pitanga	0,2			
Pires	27,3			
Catingosa	17,3			
Maria Menina	29			

Fonte: Tabela elaborada pela autora.

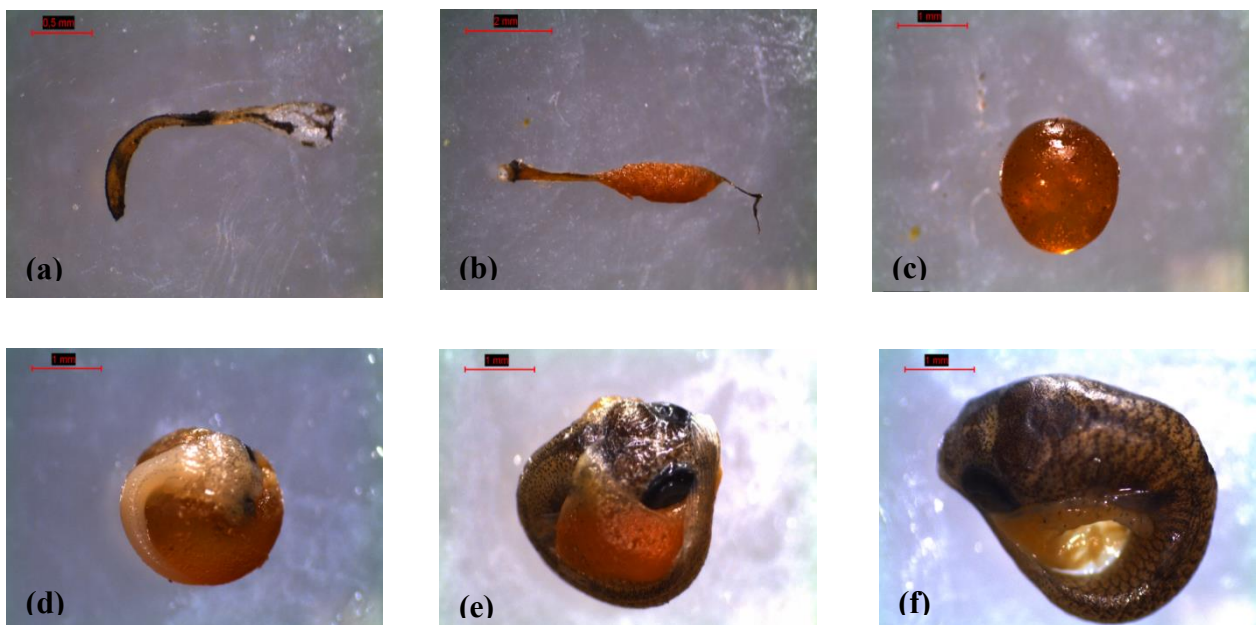
Nota: Exemplares adicionais foram amostrados com rede de arrasto nas lagoas Pitanga (*H. unitaeniatus*: 9), Cabiúnas (*H. malabaricus*: 2; *Oligosarcus hepsetus*: 9) e Bezerra (*H. malabaricus*: 9).

3.2.2 Caracterização do ciclo vital

Em laboratório, as fêmeas e os machos de *P. vivipara* foram dissecados para obtenção das gônadas e retirada do trato digestivo. As gônadas das fêmeas foram examinadas em lupa estereoscópica e categorizadas em seis diferentes estágios com base no seu desenvolvimento (Gomes 2008): (1) gônadas não desenvolvidas; (2) gônadas contendo ovócitos opacos não fertilizados; (3) gônadas contendo ovos repletos de vitelo de coloração âmbar, sem estruturas embrionárias visíveis; (4) gônadas contendo ovos com estruturas embrionárias visíveis, pequena pigmentação esbranquiçada na parte dorsal do embrião, olhos presentes, mas não formados completamente; (5) gônadas contendo ovos com embriões com intensa pigmentação, olhos completamente formados e pouca quantidade de vitelo; (6) gônadas contendo ovos com embriões completamente formados, muito pouco ou nenhum vitelo (Figura 3). Nas gônadas contendo ovos a partir do estágio 3, os embriões foram contados e

medidos (maior diâmetro) na lupa, com uso de retículo micrométrico, pois fêmeas que possuem ninhadas nestes estágios identificados são consideradas grávidas (Gomes Jr. 2008). Algumas fêmeas apresentaram mais de um estágio embrionário em suas gônadas; quando este era o caso, o estágio considerado era resultado de uma média ponderada calculada através do número de embriões multiplicado pelo seu respectivo estágio embrionário e dividido pelo número total de embriões. Todos os exemplares e suas respectivas gônadas foram secos em estufa a 60°C e pesadas em balança analítica (0,01 mg) para obtenção da massa seca.

Figura 3 - Os seis diferentes estágios de desenvolvimento gonadal e embrionário de *P. vivipara* identificados no estudo, sendo **(a)** estágio 1: gônada não desenvolvida; **(b)** estágio 2: gônada contendo ovócitos opacos não fertilizados; **(c)** estágio 3: ovo contendo vitelo de coloração âmbar, sem estruturas embrionárias visíveis; **(d)** estágio 4: ovo contendo embrião com estruturas embrionárias visíveis, pequena pigmentação esbranquiçada na parte dorsal do embrião, olhos presentes mas não formados completamente; **(e)** estágio 5: ovo contendo embrião com intensa pigmentação, olhos completamente formados, pouca quantidade de vitelo; **(f)** estágio 6: ovo contendo embrião completamente formado, praticamente sem vitelo.



Fonte: Fotos tiradas pela autora.

3.3 Análise dos dados

As lagoas amostradas foram divididas em dois regimes de predação: alta intensidade de predação, correspondendo às lagoas em que os piscívoros estão presentes (Cabiúnas, Bezerra e Pitanga), e baixa intensidade de predação, correspondendo às lagoas em que os piscívoros estão ausentes (Pires, Catingosa e Maria Menina). As seguintes variáveis foram comparadas entre os regimes de predação: (1) investimento reprodutivo (massa gonadal/massa total da

fêmea), em que a massa total corresponde à massa somática + a massa gonadal; (2) índice gonadossomático dos machos (massa gonadal/massa total do macho); (3) fecundidade (número de embriões); (3) comprimento médio dos embriões; (4) massa seca média dos embriões (massa gonadal/fecundidade). Essas variáveis foram comparadas entre os regimes de predação por meio de uma ANCOVA aninhada, em que o regime de predação (alta e baixa intensidade), a população de origem (aninhada dentro do regime de predação) e a coleta (julho de 2011 e janeiro de 2012) foram as variáveis independentes; e a massa somática e o estágio embrionário foram as covariáveis. A variável “coleta” foi adicionada a todos os modelos estatísticos como variável independente com o objetivo de controlar os possíveis efeitos da sazonalidade. Quando essa variável não foi significativa, ela foi retirada do modelo. A massa somática foi usada como covariável no caso do teste envolvendo a fecundidade, já que esta é influenciada pelo tamanho da fêmea (Reznick *et al.* 1996). O estágio de desenvolvimento embrionário foi usado como covariável no caso dos testes envolvendo o investimento reprodutivo das fêmeas e as medidas de tamanho dos embriões, pois estas variáveis são influenciadas pelo estágio de desenvolvimento embrionário. Todas as variáveis foram transformadas (por arcosseno da raiz quadrada [asen-rq] ou logaritmo natural [ln]) para satisfazer a suposição de normalidade dos testes. Os modelos estatísticos testados foram:

1. $\text{asen-rq}(\text{investimento reprodutivo}) = \text{EE} + \text{RP} + \text{POP}(\text{RP}) + \text{COL} ;$
2. $\text{asen-rq}(\text{índice gonadossomático}) = \text{RP} + \text{POP} + \text{COL};$
3. $\ln(\text{fecundidade}) = \ln(\text{massa somática}) + \text{RP} + \text{POP}(\text{RP}) + \text{COL};$
4. $\ln(\text{comprimento médio dos embriões}) = \text{EE} + \text{RP} + \text{POP}(\text{RP}) + \text{COL};$
5. $\ln(\text{massa média dos embriões}) = \text{EE} + \text{RP} + \text{POP}(\text{RP}) + \text{COL};$

onde EE = estágio embrionário, RP = regime de predação, COL = coleta e POP(RP) = população de origem, aninhada dentro do regime de predação. Todas as análises foram feitas no programa SYSTAT13.

4 RESULTADOS

Não houve efeito significativo do regime de predação sobre o investimento reprodutivo das fêmeas (Tabela 3; Figura 4). No entanto, como é possível observar (Figura 4), as fêmeas do regime de baixa predação apresentaram tendência a um maior investimento reprodutivo, contrariando as previsões oriundas da teoria. Da mesma forma, no caso da fecundidade não houve diferença significativa entre os diferentes regimes de predação (Tabela 3; Figura 4), mas as fêmeas do regime de baixa predação apresentaram tendência a maior fecundidade (Figura 4). Os embriões do regime de baixa predação mostraram-se significativamente maiores quando comparados aos do regime de alta predação, tanto em relação ao comprimento (Tabela 3; Figura 5) quanto em relação à massa (Tabela 3; Figura 5). Quanto à condição corpórea, as fêmeas do regime de baixa predação mostraram-se com uma condição corpórea (calculada como os resíduos da regressão entre a massa corpórea e o comprimento padrão dos indivíduos) significativamente melhor quando comparadas às fêmeas do regime de alta predação, tanto em relação à sua massa total (Tabela 3; Figura 6), que é a massa somática somada à massa gonadal, quanto à sua massa somática (Tabela 3; Figura 6).

Os machos não apresentaram diferenças significativas entre os dois regimes de predação quanto ao índice gonadossomático (Tabela 4; Figura 4). Também não apresentaram diferença significativa entre os regimes de predação em relação à sua condição corpórea, tanto quanto à massa total (Tabela 4; Figura 6) quanto à massa somática (Tabela 4; Figura 6).

Tabela 2: Número total de machos e fêmeas de *P. vivipara* analisados correspondentes a cada lagoa e seus respectivos regimes de predação nas duas coletas realizadas (julho de 2011 e janeiro de 2012).

Coleta/Lagoa	Regime de predação	Sexo	
		Machos	Fêmeas
Julho de 2011			
Cabiunas	Alta	20	27
Bezerra	Alta	33	84
Pitanga	Alta	51	50
Pires	Baixa	21	34
Catingosa	Baixa	24	53
Maria Menina	Baixa	50	51
Janeiro de 2012			
Cabiunas	Alta	15	30
Bezerra	Alta	8	31
Pitanga	Alta	15	28
Pires	Baixa	6	26
Catingosa	Baixa	12	29
Maria Menina	Baixa	10	10

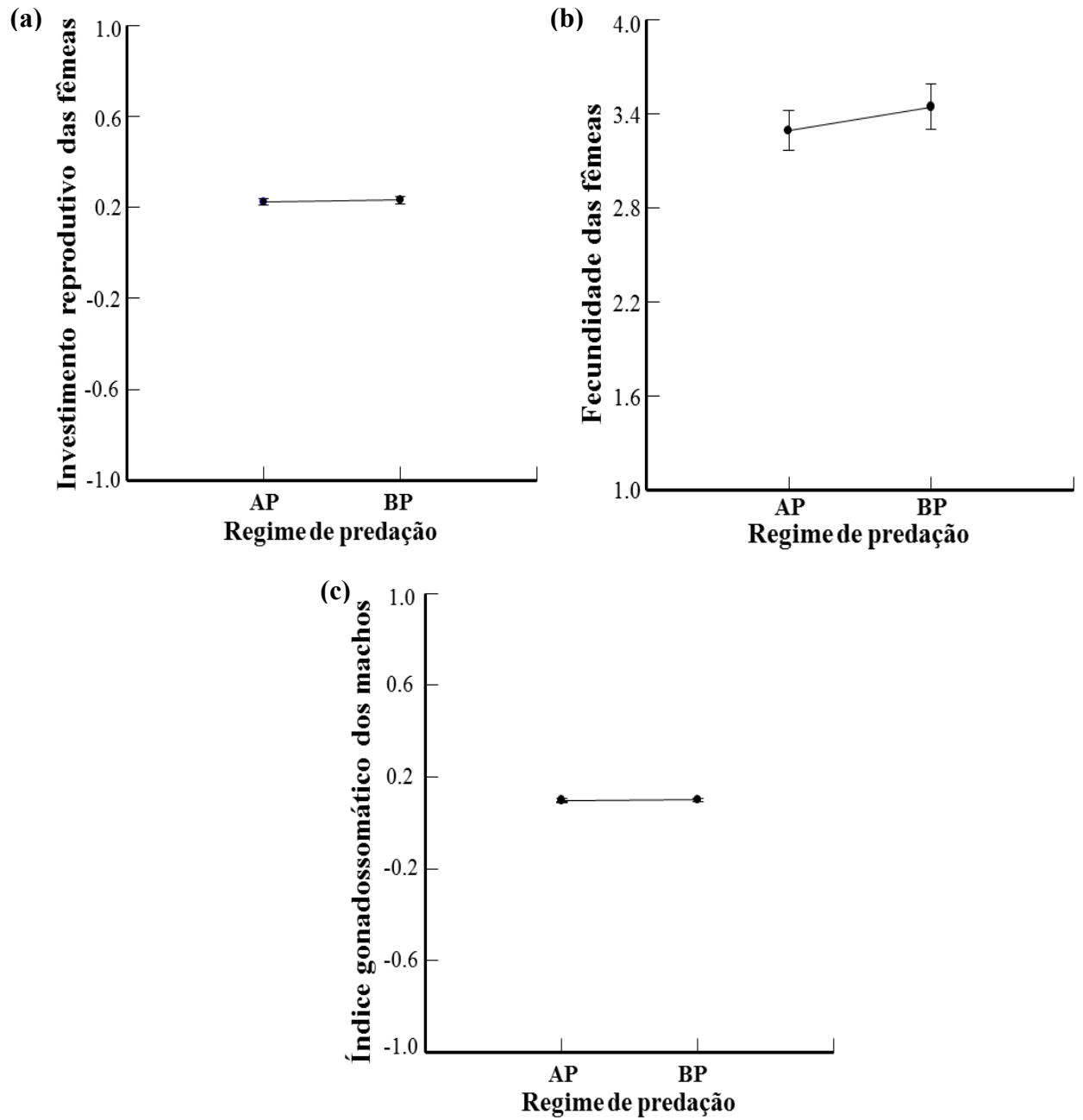
Fonte: Tabela elaborada pela autora.

Tabela 3: Análise de covariância realizada para fêmeas de *P. vivipara* utilizando investimento reprodutivo, fecundidade, comprimento médio dos embriões, massa média dos embriões, e condição corpórea (massa total e massa somática) como variáveis dependentes; regime de predação (alta e baixa intensidade), população de origem (aninhada dentro do regime de predação) e coleta (julho de 2011 e janeiro de 2012) como fatores e massa somática, estágio embrionário e comprimento padrão como covariáveis.

Variável dependente	F	g.l.	P
Fatores/covariáveis			
Investimento Reprodutivo			
Regime de predação	0,788	1;413	0,375
Estágio embrionário	379,127	1;413	< 0,001
Lagoa (Regime de predação)	10,696	4;413	< 0,001
Coleta	31,142	1;413	< 0,001
Fecundidade			
Regime de predação	2,117	1;113	0,148
Ln (Massa somática)	43,842	1;113	< 0,001
Lagoa (Regime de predação)	12,515	4;113	< 0,001
Coleta	33,613	1;113	< 0,001
Comprimento médio dos embriões			
Regime de predação	10,188	1;115	<0,01
Estágio embrionário	185,844	1;115	< 0,001
Lagoa (Regime de predação)	3,884	4;115	< 0,01
Coleta	32,370	1;115	< 0,001
Massa média dos embriões			
Regime de predação	22,020	1;114	<0,001
Estágio embrionário	3,802	1;114	0,054
Lagoa (Regime de predação)	6,015	4;114	< 0,001
Coleta	19,978	1;114	< 0,001
ln (Massa total)			
Regime de predação	4,079	1;410	0,044
ln (Comprimento padrão)	9.200,570	1;410	< 0,001
Lagoa (Regime de predação)	68,405	4;410	< 0,001
Coleta	43,467	1;410	< 0,001
ln (Massa somática)			
Regime de predação	23,493	1;443	< 0,001
ln (Comprimento padrão)	12.295,550	1;443	< 0,001
Lagoa (Regime de predação)	67,061	4;443	< 0,001

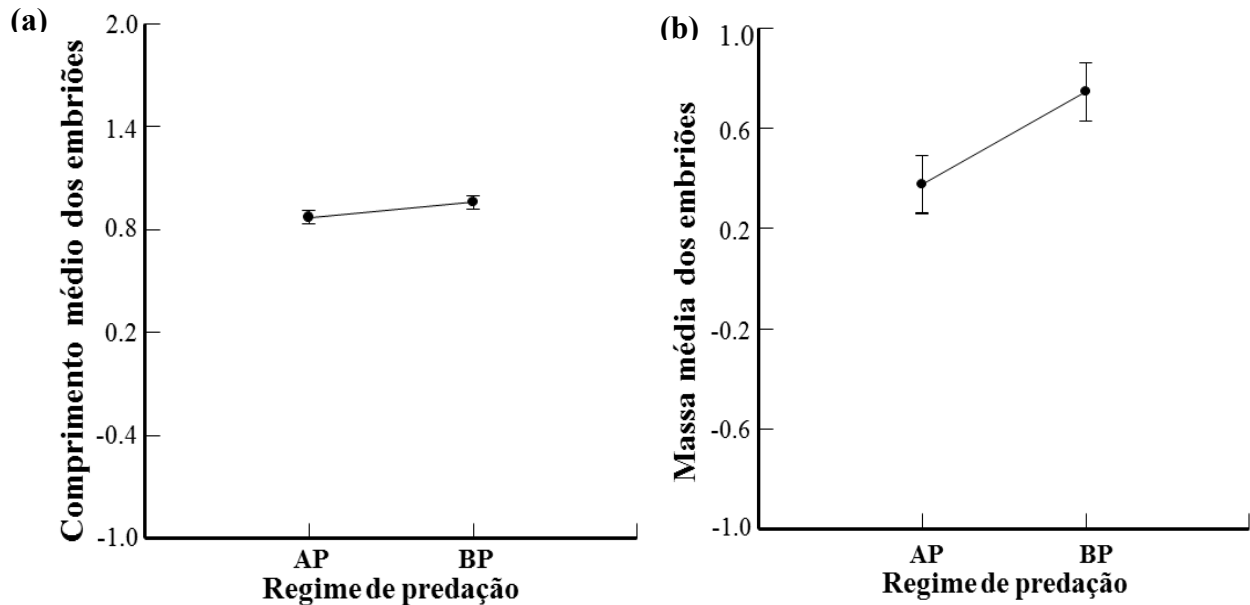
Fonte: Tabela elaborada pela autora.

Figura 4: Investimento reprodutivo (a) e fecundidade (b) de fêmeas e índice gonadossomático (c) de machos de *P. vivipara* nos regimes de alta (AP) e baixa (BP) predação.



Fonte: Gráficos elaborados pela autora.

Figura 5: Comprimento médio (a) e massa média (b) de embriões de fêmeas de *P. vivipara* nos regimes de alta (AP) e baixa (BP) predação.



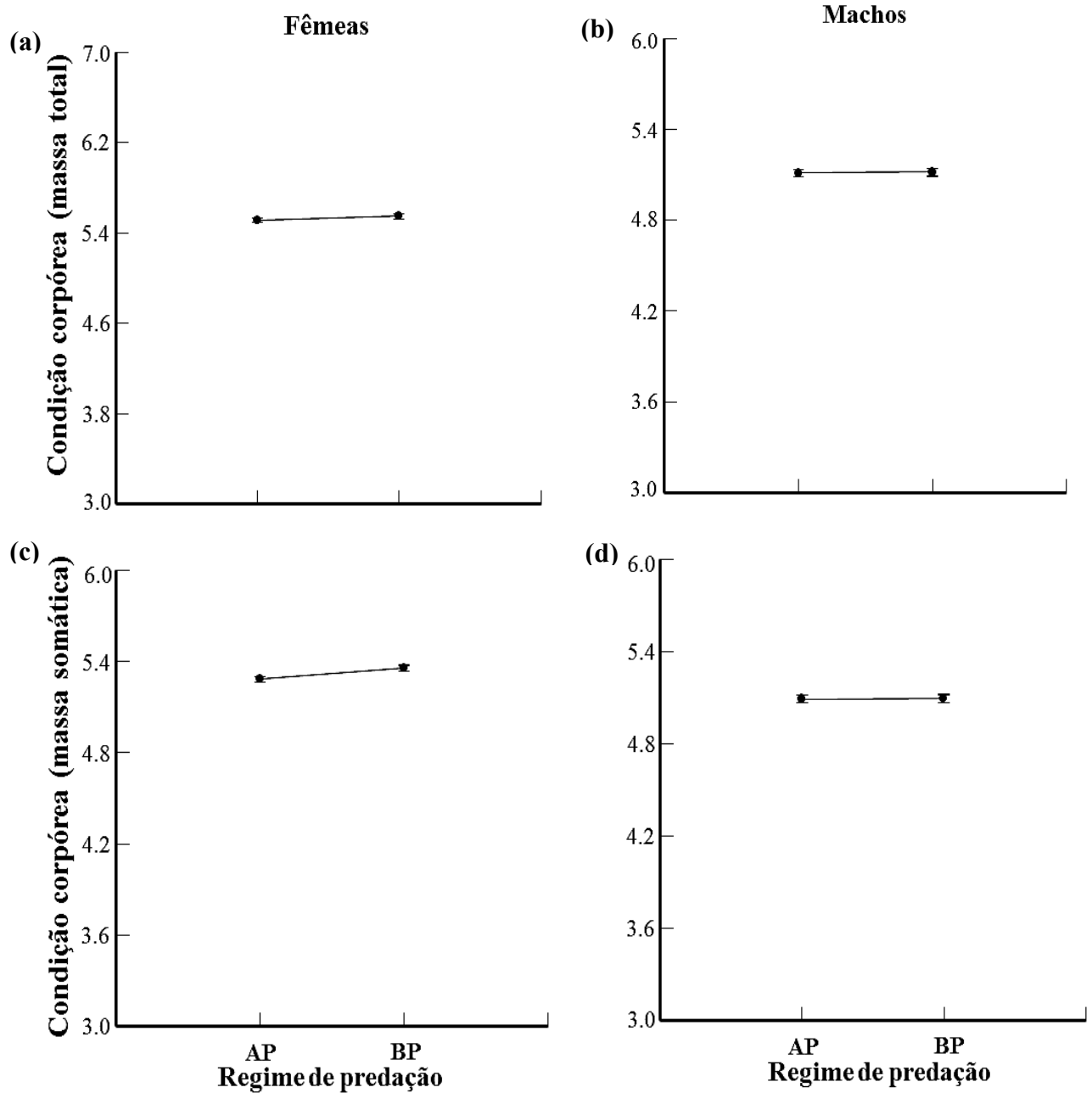
Fonte: Gráficos elaborados pela autora.

Tabela 4: Análise de covariância realizada para machos de *P. vivipara* utilizando índice gonadossomático e condição corpórea (massa total e massa somática) como variáveis dependentes; regime de predação (alta e baixa intensidade), população de origem (aninhada dentro do regime de predação) e coleta (julho de 2011 e janeiro de 2012) como fatores e comprimento padrão como covariável.

Variável dependente	F	g.l.	P
Fatores/covariável			
Índice gonadossomático			
Regime de predação	0,19	1;254	0,663
Lagoa (Regime de predação)	3,097	4;254	0,016
Coleta	17,398	1;254	< 0,001
ln (Massa total)			
Regime de predação	0,093	1;254	0,761
ln (Comprimento padrão)	5.896,37	1;254	< 0,001
Lagoa (Regime de predação)	46,263	4;254	< 0,001
ln (Massa somática)			
Regime de predação	0,032	1;258	0,859
ln (Comprimento padrão)	6.069,69	1;258	< 0,001
Lagoa (Regime de predação)	45,418	4;258	< 0,001

Fonte: Tabela elaborada pela autora.

Figura 6: Condição corpórea de fêmeas (a e c) e de machos (b e d) de *P. vivipara* nos regimes de alta (AP) e baixa (BP) predação. O fator de condição corpórea foi estimado utilizando a massa total (a e b) e a massa somática (c e d).



Fonte: Gráficos elaborados pela autora.

5 DISCUSSÃO

A teoria sobre os ciclos vitais prevê que um aumento nas taxas de mortalidade dos indivíduos adultos de uma população favorecerá a maturidade sexual precoce, maior fecundidade e maior investimento reprodutivo, em comparação com populações com menores taxas de mortalidade (Stearns 1992). Em virtude de um possível *trade-off* entre número e tamanho dos filhotes – ditado pelas restrições energéticas dos indivíduos –, esse aumento de fecundidade seria conseguido à custa da diminuição do tamanho médio dos filhotes. Essas previsões têm recebido algum suporte empírico em estudos mostrando que populações sujeitas a altas pressões de predação sobre indivíduos adultos apresentam maturidade precoce e maior investimento reprodutivo, além de apresentarem maior fecundidade e filhotes menores quando comparados a populações sujeitas a baixa pressão de predação (Reznick & Endler 1982; Reznick *et al.* 1990; Reznick *et al.* 1996; Zandonà *et al.* 2011).

As diferenças encontradas no presente trabalho no que diz respeito ao tamanho dos embriões confirmam as previsões da teoria: indivíduos de ambientes de baixa pressão de predação apresentaram embriões maiores, tanto em termos de comprimento quanto de massa. De fato, trabalhos teóricos e empíricos argumentam que o valor adaptativo relacionado ao tamanho do embrião depende fortemente do grau de competição no ambiente (Bashey 2008). Ambientes de baixa predação são dominados pela competição, já que a densidade populacional da presa tende a ser maior (Wootton 1974) e a alta densidade de coespecíficos intensificaria a competição intraespecífica por recursos (Zandonà *et al.* 2011). Dessa forma, filhotes maiores seriam vantajosos quando os recursos alimentares são escassos e a competição intensa (e.g. ambientes de baixa predação), mas traz pouca vantagem quando a comida é abundante e há pouca competição (e.g. ambientes de alta predação; Bashey, 2008).

Contrariando as expectativas teóricas de um possível *trade-off* entre número e tamanho dos embriões, os ambientes de baixa predação, além de apresentarem embriões maiores, também apresentaram maiores fecundidades e uma tendência de maior investimento reprodutivo quando comparados a ambientes de alta predação. Esses resultados sugerem que outros fatores além das taxas de mortalidade podem ter um papel importante na evolução dos ciclos vitais das populações de presas. Entre esses fatores, a disponibilidade de recursos alimentares parece ter um papel importante (Zandonà *et al.* 2011), já que está estritamente relacionado com a aquisição nutricional e energética dos indivíduos. Além disso, os predadores podem alterar o comportamento de suas presas em termos do uso do habitat e do

horário de atividade (Magurran 2005), potencialmente reduzindo o consumo de recursos alimentares (Werner *et al.* 1983). Por exemplo, um experimento demonstrou que *Poecilia reticulata*, na presença de *Hoplias malabaricus* (um piscívoro de hábitos crepusculares e noturnos), move-se para a borda das lagoas após o anoitecer, e o seu forrageamento praticamente cessa (Fraser *et al.* 2004).

A teoria sobre a evolução dos ciclos vitais supõe que as quantidades energéticas disponíveis para populações ao longo dos gradientes de predação são as mesmas. Nossos resultados referentes à condição corpórea dos indivíduos sugerem que a quantidade energética disponível aos indivíduos nas lagoas de baixa predação é maior do que aquela das lagoas de alta predação. Esse padrão pode ser gerado por dois mecanismos não excludentes. Em primeiro lugar, é possível que a produtividade primária dos ambientes de baixa predação seja maior do que a dos ambientes de alta predação, o que resultaria em maior oferta de alimento. Em segundo lugar, efeitos indiretos da presença dos predadores poderiam restringir o uso do ambiente e a duração da atividade de forrageamento nas lagoas contendo piscívoros. Como consequência desses dois mecanismos, as taxas de forrageamento seriam maiores nas lagoas sem piscívoros, o que explicaria por que as fêmeas nesses ambientes apresentaram tendência a maior investimento reprodutivo e maior fecundidade.

6 CONCLUSÃO

Os ciclos vitais evoluem como resposta a múltiplos agentes de seleção. Os predadores podem afetar a evolução dos ciclos vitais de suas presas, aumentando as taxas de mortalidade destas últimas. Outros fatores, no entanto, como efeitos indiretos da predação e a produtividade dos ecossistemas, também podem atuar sobre os ciclos vitais (Zandonà *et al.* 2011). Como previsto pela teoria, as fêmeas nos ambientes sem predadores apresentaram embriões maiores (tanto em comprimento quanto em massa). Contudo, contrariando a teoria, as fêmeas nesses ambientes apresentaram tendência a maior investimento reprodutivo e maior fecundidade. Finalmente, a melhor condição corpórea das fêmeas nesses ambientes sugere maiores taxas de forrageamento. Nossos resultados podem ser reconciliados com a teoria se considerarmos possíveis efeitos indiretos da predação e diferenças ecossistêmicas (e.g. produtividade primária) entre as lagoas correspondentes aos diferentes regimes de predação.

REFERÊNCIAS

- Bashey, F. (2008) Competition as a selective mechanism for larger offspring size in guppies. *Oikos*, 117: 104-113.
- Begon M., Townsend C.R. & Harper J. L. (2006). *Ecology: from individuals to ecosystems*. 4 ed. Blackwell Publishing.
- 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: 803-814.
- Caramaschi E.P.; Sánchez-Botero J.I.; Hollanda-Carvalho P.; Brandão C.A.S.; Soares C.L.; Novaes J.L.C. & Bartolette R. (2004). Peixes das lagoas costeiras do Norte Fluminense. In: *Pesquisas de Longa Duração na Restinga de Jurubatiba: Ecologia, História Natural e Conservação*. (eds. Rocha C.F.D.; Esteves F.A.; Scarano F.R.). RIMA, São Carlos.
- Downhower J.F.; Brown L.P.; Matsui M.L. (2000). Life history variation in female *Gambusia hubbsi*. *Environmental Biology of Fishes*, 59: 415-428.
- Endler J.A. (1995). Multiple-trait coevolution and environmental gradients in guppies. *Trends in Ecology and Evolution*, 10: 22-29.
- Fraser, D.F.; Gilliam, J.F.; Akkara, J.T.; Albanese, B.W. & Snider, S.B. (2004). Night feeding by guppies under predator release: effects on growth and daytime courtship. *Ecology*, 85: 312-319.
- Futuyma D.J. (1998). *Evolutionary Biology*. 3 ed. Sinauer Associates, Inc.
- Gomes Jr. J.L. & Monteiro L.R. (2007). Size and fecundity variation in populations of *Poecilia vivipara* Block & Schneider (Teleostei; Poeciliidae) inhabiting an environmental gradient. *Journal Fish Biology*, 71: 1799-1809.
- Gomes Jr. J.L. & Monteiro L.R. (2008). Morphological divergence patterns among populations of *Poecilia vivipara* (Teleostei Poeciliidae): test of an ecomorphological paradigm. *Biological Journal of the Linnean Society of London*, 9: 799-812.
- Gomes Jr J.L. (2008). *Evolução de Estratégias Reprodutivas e Taxas de Divergência em Populações de Poecilia vivipara (Teleostei, Poeciliidae) na Planície Quaternária da Região Norte Fluminense*. In: Universidade Estadual Norte Fluminense, Goytacazes, Rio de Janeiro.
- Jennions M.D. & Telford S.R. (2002). Life-history phenotypes in populations of *Brachyrhaphis episcopi* (Poeciliidae) with different predator communities. *Oecologia*, 132: 44-50

- Langerhans R.B. (2006). Evolutionary consequences of predation: avoidance, escape, reproduction, and diversification. In: *Predation in organisms: a distinct phenomenon* (ed. Elewa A.M.T.). Springer-Verlag Heidelberg, p. 177-220.
- Langerhans R.B. & Reznick D.N. (2009). Ecology and evolution of swimming performance in fishes: predicting evolution with biomechanics. In: *Fish locomotion: an etho-ecological perspective* (eds. Domenici P. & Kapoor B.G.). Science Publishers Enfield, p.200-248.
- Magurran A.E. (2005). *Evolutionary Ecology: Trinidadian Guppy*. Oxford University Press.
- Meffe G.K. & Snelson F.F. (1989). *Ecology and evolution of livebearing fishes (Poeciliidae)*. Prentice-Hall, Inc.
- Neves F.M. & Monteiro L.R. (2003). Body shape and size divergence among populations of *Poecilia vivipara* in coastal lagoons of south-eastern Brazil. *Journal Fish Biology*, 63: 928-941.
- Reznick D.N. & Endler J.A. (1982). The impact of predation on life history evolution in Trinidadian guppies (*Poecilia reticulata*). *Evolution*, 36: 160-177.
- Reznick D.A.; Bryga H. & Endler J.A. (1990). Experimentally induced life-history evolution in a natural population. *Nature*, 346: 357-359.
- Reznick D.N.; Rodd H.F. & Cardenas M. (1996). Life-History Evolution in Guppies (*Poecilia reticulata*: Poeciliidae) IV. Parallelism in life-history phenotypes. *American Naturalist*, 147: 319-338.
- Reznick D. & Travis J. (2001). Adaptation. In: *Evolutionary Ecology: Concepts and Case Studies*. (eds. Fox C.W., Roff D.A. & Fairbairn D.J.). Oxford University Press, p. 44-57.
- Reznick D.N.; Ghalambor C.K. & Crooks K. (2008). Experimental studies of evolution in guppies: a model for understanding the evolutionary consequences of predator removal in natural communities. *Molecular Ecology*, 17: 97-107.
- Rocha C.F.D.; Esteves F.A. & Scarano F.R. (2004). *Pesquisas de Longa Duração na Restinga de Jurubatiba: Ecologia, História Natural e Conservação*. RIMA, São Carlos.
- Roff D.A. (2002). *Life History Evolution*. Sinauer Associates.
- Stearns S. C. (1992). *The Evolution of Life Histories*. Oxford University Press.
- Stearns S.C. (2000). Life history evolution: successes, limitations, and prospects. *Naturwissenschaften*, 87: 476-486.
- Werner, E.E.; Gilliam, J.F.; Hall, D.J. & Mittelbach, G.G. (1983). An experimental test of the effects of predation risk on habitat use in fish. *Ecology*, 64: 1540-1548.
- Wootton, J.T. (1974) The nature and consequences of indirect effects in ecological communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 25: 443-466
- Zandonà E.; Auer S.K.; Kilham S.S.; Howard J.L.; López-Sepulcre A.; O'Connor M.P.; Bassar R.D.; Osorio A.; Pringle M.C. & Reznick D.N. (2011). Diet quality and prey

selectivity correlate with life histories and predation regime in Trinidadian guppies.
Functional Ecology, 25: 964-973.

Prof. Dr. Márcio Silva Araújo

Bianca Fazio Rius