
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA,
EVOLUÇÃO E BIODIVERSIDADE

EFEITO DO REGIME DE PREDACÃO SOBRE O TAMANHO E A FORMA
DO GONOPÓDIO DE *Poecilia vivipara* (Cyprinodontiformes, Poeciliidae)

RAFAEL BIM ONGARO PINHEIRO

Dissertação apresentada ao
Instituto de Biociências do Câmpus
de Rio Claro, Universidade
Estadual Paulista, como parte dos
requisitos para obtenção do título
de Mestre em Ecologia, Evolução e
Biodiversidade.

Rio Claro - SP
Fevereiro - 2021

**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA, EVOLUÇÃO E
BIODIVERSIDADE**

**EFEITO DO REGIME DE PREDÇÃO SOBRE O TAMANHO E A FORMA
DO GONOPÓDIO DE *Poecilia vivipara* (Cyprinodontiformes, Poeciliidae)**

RAFAEL BIM ONGARO PINHEIRO

**Orientador:
Dr. Márcio Silva Araújo**

Dissertação apresentada ao
Instituto de Biociências do Câmpus
de Rio Claro, Universidade
Estadual Paulista, como parte dos
requisitos para obtenção do título
de Mestre em Ecologia, Evolução e
Biodiversidade.

**Rio Claro - SP
Fevereiro - 2021**

P654e Pinheiro, Rafael Bim Ongaro
Efeito do regime de predação sobre o tamanho e a forma do gonopódio de *Poecilia vivipara* (Cyprinodontiformes, Poeciliidae) / Rafael Bim Ongaro Pinheiro. -- Rio Claro, 2021
48 p. : il., tabs., fotos

Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista (Unesp), Instituto de Biociências, Rio Claro
Orientador: Márcio Silva Araújo

1. Ecologia animal. 2. Predação (Biologia). 3. Morfologia (Biologia). I. Título.

Sistema de geração automática de fichas catalográficas da Unesp. Biblioteca do Instituto de Biociências, Rio Claro. Dados fornecidos pelo autor(a).

Essa ficha não pode ser modificada.

CERTIFICADO DE APROVAÇÃO

TÍTULO DA DISSERTAÇÃO: EFEITO DO REGIME DE PREDÇÃO SOBRE O TAMANHO E A FORMA DO GONOPÓDIO DE *Poecilia vivipara* (Cyprinodontiformes, Poeciliidae)

AUTOR: RAFAEL BIM ONGARO PINHEIRO

ORIENTADOR: MARCIO SILVA ARAUJO

Aprovado como parte das exigências para obtenção do Título de Mestre em ECOLOGIA E BIODIVERSIDADE, área: Biodiversidade pela Comissão Examinadora:

Prof. Dr. MARCIO SILVA ARAUJO (Participação Virtual)
Departamento de Biodiversidade / UNESP - Instituto de Biociências de Rio Claro - SP

Profa. Dra. ANA CRISTINA PETRY (Participação Virtual)
Instituto de Biodiversidade e Sustentabilidade / Universidade Federal do Rio de Janeiro - Macaé / RJ

Prof. Dr. MARCO AURELIO PIZO FERREIRA (Participação Virtual)
Departamento de Biodiversidade / UNESP - Instituto de Biociências de Rio Claro - SP

Rio Claro, 25 de fevereiro de 2021

AGRADECIMENTOS

Aos meus pais, Sandra e Marcelo pelo amor e apoio incondicional para que eu conseguisse concluir este trabalho. Sem o apoio e amor de vocês isso não seria possível. Obrigado por estarem sempre presentes.

Aos meus avós Neide, Jorge e Felipe e Nadir (in memoriam) pelo amor e incentivo nos estudos ao longo de minha vida. Sem eles eu também não teria conseguido.

Ao meu orientador, Márcio Silva Araújo, por suas contribuições para o meu desenvolvimento profissional e pessoal.

A professora Ana Petry por ter me recebido em Macaé e pela confiança depositada neste trabalho. Ainda, agradeço a professora Ana por toda contribuição ao longo deste trabalho. Agradeço também a Ariadne, Julia e o professor Michael pela ajuda durante minha estadia em Macaé.

Ao professor José Paulo Guadanucci que gentilmente disponibilizou a lupa de seu laboratório para a realização de parte deste trabalho.

Aos meus amigos José, Estêvão e Gabriel. Obrigado pela convivência, pelo aprendizado e pelo amadurecimento que compartilhamos em nossa república.

A Leticia pelas conversas tão significativas e que ajudaram a me reencontrar.

A Fernanda cuja companhia, apoio e carinho foram essenciais para que este trabalho se concretizasse. Sua presença tornou este processo mais leve e enriquecedor.

As professoras e os professores que participaram de minha formação.

Agradeço a todas as pessoas que contribuíram de alguma forma ao longo deste trabalho.

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001

RESUMO

A predação é um fator que só recentemente foi considerado relevante para a diversificação morfológica da genitália masculina. As hipóteses deste trabalho baseiam-se no fato de que o risco de predação atuaria como um fator significativo para a diferenciação morfológica da genitália, pois o risco de predação poderia interferir no comportamento sexual dos indivíduos na presença de predadores, selecionando genitálias com morfologia que desempenhe a cópula mais eficientemente. Utilizando populações de *Poecilia vivipara* coletadas no sistema de lagoas do Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba, estado do Rio de Janeiro, que habitam lagoas cuja presença e abundância de peixes piscívoros variam, testamos se (i) machos de populações que habitam lagoas com baixo risco de predação apresentam genitálias com comprimentos menores; (ii) as genitálias dos machos não apresentam diferenças em suas áreas, independente do risco de predação; e (iii) machos de populações sujeitas a um alto risco de predação, apresentam a ponta da genitália com forma mais fina e alongada em relação aos machos de lagoas que apresentam um baixo risco de predação. Observamos que machos de ambientes com baixo risco de predação apresentaram genitálias com área maior em relação a machos de ambientes com alto risco de predação. O comprimento da genitália e a forma da ponta distal da genitália não variaram significativamente entre as lagoas independente do risco de predação, ainda que tenha sido possível observar uma tendência de pontas da genitália mais finas e alongadas em machos de ambientes com alto risco de predação. As populações, apesar de independentes entre si, podem não estar isoladas tempo o suficiente para a diversificação das genitálias masculinas. Mesmo em se tratando de um sistema de acasalamento furtivo, é possível que as fêmeas exerçam preferência por determinados machos, influenciando a morfologia de sua genitália.

Palavras-chave: evolução da genitália, gonopódio, lagoas costeiras, risco de predação

ABSTRACT

Predation has only recently been considered relevant in understanding the morphological divergence in male genitalia. We hypothesized that predation risk would act as a significant factor for the morphological divergence in male genitalia, because predators could interfere in the sexual behavior of individuals, resulting in the selection of a genitalia morphology that performs copulation more efficiently. We studied populations of *Poecilia vivipara* collected in the coastal lagoons of the Restinga de Jurubatiba National Park, in the state of Rio de Janeiro, where the presence and abundance of piscivores vary, to test whether (i) males that live in low predation risk lagoons would present shorter genitalia; (ii) the males' genitalia would show no differences in their areas, regardless of predation risk; and (iii) males in lagoons with high predation risk would present the distal tip of the genitalia with a thinner and more elongate shape when compared to males in low predation risk lagoons. We observed that males in low predation lagoons presented genitalia with larger areas than males in high predation lagoons. Genitalia length and the shape of the distal tip of the genitalia did not vary significantly among lagoons with divergent predation risk, although we observed a trend of thinner and more elongate tips of the genitalia of males in high predation lagoons. Despite of being independent, the studied populations may not be isolated long enough for a significant morphological divergence in male genitalia. In addition, even in a furtive mating system, females may prefer to mate with certain males, influencing male genitalia morphology.

Keywords: coastal lagoons, genital evolution, gonopodium, predation risk

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO	6
2. OBJETIVOS	12
3. MATERIAL E MÉTODOS	12
3.1. Área de estudo	12
3.2. Exemplares utilizados	14
3.3. Obtenção dos dados do comprimento e área do gonopódio	14
3.4. Obtenção dos dados morfométricos da ponta distal do gonopódio	17
3.5. Análise dos dados morfológicos	19
4. RESULTADOS	21
4.1. ANCOVA - comprimento do gonopódio	21
4.2. ANCOVA - área do gonopódio	22
4.3. MANCOVA - forma da ponta distal do gonopódio	23
5. DISCUSSÃO	25
5.1. Comprimento do gonopódio	25
5.2. Área do gonopódio	30
5.3. Forma da ponta distal do gonopódio	32
6. CONSIDERAÇÕES FINAIS	35
7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	36
8. APÊNDICE	43

1. INTRODUÇÃO

Espécies cuja fecundação é interna apresentam grande diversidade da morfologia genital dos machos, mesmo entre espécies próximas (EBERHARD, 1985, 1996, HOSKEN e STOCKLEY, 2004). A seleção sexual pós-cópula é a principal hipótese considerada para justificar esta grande diversidade genital dos machos (ARNQVIST e ROWE, 2002; EBERHARD, 2010). Diversos processos são evocados para explicar tamanha diversidade genital através da seleção sexual pós-cópula, como competição espermática i.e. favorecimento de genitálias masculinas que removam o esperma de concorrentes durante a cópula, escolha críptica da fêmea i.e. machos cujas genitálias melhor estimulam a fêmea teria seu esperma favorecido por escolha da fêmea, e conflito sexual sobre a fertilização entre machos e fêmeas i.e. favorecimento de determinadas morfologias de genitálias masculinas, para controle da copulação, mesmo que seja custosa para o sexo oposto (HOSKEN e STOCKLEY, 2004; ARNQVIST, 2006; SIMMONS et al., 2009).

Fatores ecológicos devem ser considerados como possíveis promotores da diversidade morfológica da genitália masculina, através de alterações de forças seletivas atuando sobre as populações (LANGERHANS, 2016; BOTERO e RUBENSTEIN, 2012, SCHWARTZ e HENDRY, 2007). A seleção natural pode agir sobre a genitália dos machos e ser responsável pela sua variação morfológica (LANGERHANS, 2016; GACK e PESCHKE, 2005; LANGERHANS et al., 2005; HOUSE et al., 2013). Há o pressuposto clássico de que o efeito da seleção natural sobre a genitália dos machos é pouco considerado, pois em grande parte dos *taxa* a genitália masculina é retrátil, ficando exposta apenas no momento da copulação. Assim, a genitália não apresentaria custos significativos para a sobrevivência dos machos (EBERHARD, 1985; 1993). Existe o pressuposto de que apenas caracteres sexuais secundários estariam sujeitos aos efeitos da seleção natural, desconsiderando os caracteres sexuais primários (ARNQVIST, 1997). Porém, em espécies cuja genitália não pode ser retraída, esse órgão, ao ficar

constantemente exposto, pode apresentar custos para a performance de locomoção do indivíduo, podendo impactar em sua sobrevivência (HOUSE et al., 2013; LANGERHANS et al., 2005; RAMOS et al., 2004).

A predação pode apresentar alto custo para a cópula, devido a diminuição da vigilância, respostas de escape menos eficiente e conspicuidade durante a cópula (GWYNNE, 1989; KEMP, 2012). Espécies da família Poeciliidae são modelos para estudos relacionados à evolução da genitália por ação da predação. Machos dessa família de peixes apresentam gonopódio, uma modificação da nadadeira anal, responsável pela inseminação interna da fêmea. Essa estrutura não pode ser retraída, e seu tamanho, em relação ao comprimento do corpo do macho, varia entre espécies (CHAMBERS, 1987; GHEDOTTI, 2000). Esta família mostra-se uma espécie modelo para estudos sobre diversificação da genitália masculina, por apresentar comportamento promíscuo, fecundação interna via gonopódio, além de habitarem ambientes que variam quanto ao grau de predação (ROSEN e BAILEY, 1963; JENNIONS e KELLY, 2002; LANGERHANS e DEWITT, 2004; LANGERHANS, 2011).

Fêmeas da espécie *Gambusia affinis* apresentaram uma preferência por copular com machos que possuem gonopódios de maior área (LANGERHANS et al., 2005). Essa espécie de poecílídeo realiza *display*, possibilitando que a fêmea cheque a genitália do macho pré-cópula, e exerça a seleção sexual por gonopódios com áreas maiores (LANGERHANS et al., 2005). Contudo, genitálias com maior área acarretam maior arrasto, e, dessa forma, diminuiriam sua performance natatória (LANGERHANS et al., 2005). O grau de predação é um fator que favorece, portanto, determinados tipos de natação, as quais são influenciadas por estruturas morfológicas dos peixes, impactando sua performance natatória (LANGERHANS e REZNICK, 2009; DOMENICI et. al., 2008). Em ambientes com alto risco de predação por piscívoros, por exemplo, o modo de natação “instável” (*unsteady swimming*), caracterizado por arranques rápidos, mudanças bruscas na direção

e de velocidade, para evadir predadores, tende a ser favorecido (LANGERHANS, 2010; WEBB, 1986; LANGERHANS e MAKOWICZ, 2009). Ao desempenhar uma evasão de um ataque de predador, através do modo de natação “instável”, machos com gonopódios de maior área apresentaram menor valor adaptativo, ao desempenhar uma performance natatória menor durante a evasão, devido ao arrasto oriundo da maior área do gonopódio. Dessa forma, a área do gonopódio estaria submetida a um *trade-off* em espécies que apresentam *display*, entre a seleção natural e a seleção sexual (LANGERHANS et al., 2005).

Entre as espécies de peixe da família Poeciliidae, apenas 4% das espécies utilizam exclusivamente o *display*, enquanto 58% utilizam apenas cópula furtiva, e 38% conseguem desempenhar ambas, a depender dos fatores ecológicos e ambientais (BISAZZA, 1993; LILEY 1966; MARTIN et al., 2010). A “cópula furtiva” (*sneaky mating*), um tipo de cópula coercitiva, é caracterizada pela investida furtiva do macho, com o gonopódio disposto paralelamente ao seu corpo, e direcionado no sentido da fêmea, na tentativa de inseminá-la (ROSEN e TUCKER, 1961). Durante uma investida de um macho por meio de cópulas furtivas, a fêmea pode ser receptiva ou não, e, quando não receptiva, rapidamente foge do macho (HOUDE, 1997). Em cópulas, nas quais há cooperação da fêmea, o sucesso do macho em inseminar a fêmea é, portanto, maior (PILASTRO e BISAZZA, 1999). Dessa forma, a fêmea exerceria influência de escolha sobre a paternidade de sua prole (BISAZZA, et al., 2001).

A presença de predadores pode alterar o comportamento sexual das fêmeas devido ao risco de predação (GLAVASCHI et al., 2020; MATTHEWS, 1998). Por exemplo, fêmeas da espécie *Poecilia reticulata*, previamente colocadas na presença do seu predador (e.g. *Crenicichla alta*), apresentaram comportamento sexual alterado e sofreram, com maior frequência, cópulas furtivas dos machos (EVANS et al., 2002). Além

disso, as fêmeas dessa espécie tendem a fugir mais dos machos, quando a frequência de tentativas de cópula furtiva aumenta (MAGURRAN e SEGHERS, 1994a; 1994b).

Machos com gonopódios de maior comprimento conseguem desempenhar melhor a cópula furtiva, apresentando maior sucesso reprodutivo (HEAD et al., 2017; VEGA-TREJO et al., 2017). Dessa forma, dado que as fêmeas são menos receptivas na presença de predadores, é esperado que um comprimento maior do gonopódio seja favorecido nesse tipo de ambiente. De fato, em três espécies de poecílídeos, os machos, de populações sujeitas à predação, apresentaram gonopódios mais compridos (HORTH et al., 2010; JENNIONS e KELLY, 2002; KELLY et al., 2000).

Uma questão de interesse sobre a cópula das espécies dessa família, é que a região da ponta distal do gonopódio é a porção do órgão que é introduzida diretamente na abertura urogenital das fêmeas, para a transferência espermática. Essa região do gonopódio pode apresentar ornamentos e estruturas ósseas altamente complexas (e.g. ganchos, serras e espinhos; ROSEN e GORDON, 1953; LANGERHANS, 2011). A forma dessa região exerce influência sobre a estabilidade e a duração da cópula (PILASTRO et al., 2007) e a forma dessa região determina a capacidade de transferência espermática e o sucesso de inseminação da fêmea (EVANS et al., 2011). Por exemplo, machos da espécie *Gambusia hubbsi* apresentam a ponta distal do gonopódio mais fina e alongada em comparação à ponta distal da genitália de machos de ambientes sem predadores. Esta forma da ponta do gonopódio seria favorecida, pois aumentaria a precisão e diminuiria o tempo da copulação, uma vez que, na presença de predadores, uma cópula longa aumenta o risco de predação. De modo contrastante, em populações não submetidas à alta predação, os machos poderiam realizar cópulas mais longas (HEINEN-KAY e LANGERHANS, 2013).

Poecilia vivipara é um poecílídeo de comprimento corporal entre 2 e 5 centímetros, de comportamento sexualmente promíscuo, apresenta gonopódio curto, com

comprimento igual ou inferior à 35% de seu comprimento corporal, não apresentando comportamento de *display*. Realiza, portanto, cópula furtiva exclusivamente, podendo haver a cooperação da fêmea (LILEY, 1966; MARTIN et al., 2010).

P. vivipara é uma espécie amplamente encontrada em lagoas no litoral norte fluminense. A presença e abundância de peixes piscívoros nas lagoas do sistema é determinada pela salinidade da lagoa, em alta salinidade há baixa presença de espécies de peixes piscívoros (DI DARIO et al., 2013). O risco de predação foi definido segundo os registros de peixes piscívoros das lagoas do sistema (ARAÚJO et al., 2014; DI DARIO et al., 2013). A suposição é de que a pressão de predação exercida pelos peixes piscívoros sobre *Poecilia vivipara* seja o agente promotor da variação da genitália dos machos entre populações. A pressão de predação por parte de peixes piscívoros exerce grande influência sobre a evolução da morfologia corpórea e genital de Poeciliidae (INGLEY, 2016; LANGERHANS, 2016; LANGERHANS et al., 2004; LANGERHANS e MAKOWICZ, 2009; LANGERHANS e REZNICK, 2009). A predação por piscívoros mostrou ser um fator de variação da história de vida e da forma do corpo de *P. vivipara* entre populações submetidas a um risco de predação divergente (ARAÚJO et al., 2014; RIUS et al., 2019). É importante ressaltar que a predação de *P. vivipara* por aves não pode ser descartada.

No presente estudo espera-se observar uma diferença no comprimento do gonopódio entre os machos que habitam lagoas com regimes de predação contrastantes. Dado o contexto de alto risco de predação e menor cooperação das fêmeas, machos com gonopódios mais compridos seriam favorecidos. Esses machos, conseguiriam introduzir a ponta do gonopódio de uma distância maior, alardeando menos as fêmeas já menos receptivas, aumentando as chances dos machos de inseminá-las (HORTH et al., 2010; JENNIONS e KELLY, 2002; KELLY et al., 2000).

Da mesma maneira, machos de *P. vivipara*, com a ponta distal do gonopódio mais fina e alongada, apresentariam uma taxa de inseminação maior e um menor tempo de copulação por tentativa de cópula, ficando menos expostos a predadores durante a cópula, e, portanto, sendo favorecidos em ambientes com alto risco de predação. Não obstante, os machos dessa espécie podem contar com a cooperação da fêmea em ambientes com baixo risco de predação, portanto, a duração da cópula e a precisão de inseminações rápidas seriam menos relevantes (EVANS et al., 2011; HEINEN-KAY e LANGERHANS, 2013).

O presente trabalho buscou analisar o padrão de variação do tamanho e forma do gonopódio dos machos da espécie *P. vivipara* em populações submetidas a ambientes de baixo e alto risco de predação. Além disso, este é o primeiro trabalho que buscou averiguar este padrão em uma espécie de gonopódio curto (menor ou igual a 35% do comprimento corporal), e que utiliza exclusivamente a cópula furtiva (MARTIN et al., 2010).

Deve ser salientado que, nessa espécie, os machos não realizam *display*, assim sendo, as fêmeas não devem exercer seleção sexual pré-cópula, escolhendo machos com gonopódios de área maior. Por conseguinte, não é esperada a ocorrência de variações significativas entre a área do gonopódio dos machos. Como machos com gonopódios de área menor apresentam maior performance natatória, para o modo de natação “instável”, e não há seleção sexual por gonopódios de área maior, as dimensões dos gonopódios devem ser similares entre os machos, independente do risco de predação. Por fim, este trabalho é relevante para ampliar o conhecimento sobre a importância da predação, como efeito promotor de variações morfológicas de genitália masculina para espécies da família Poeciliidae.

2. OBJETIVOS

O presente trabalho analisou o padrão de variação do comprimento, área e forma do gonopódio da espécie *Poecilia vivipara* em ambientes com alto e baixo risco de predação com o objetivo de testar as seguintes hipóteses:

I – Machos de populações que habitam lagoas com baixo risco de predação apresentarão gonopódios com comprimentos menores.

II- Os gonopódios não apresentarão diferenças em suas áreas, independente do risco de predação.

III – Machos de populações sujeitas a um alto risco de predação, apresentarão a ponta do gonopódio com forma mais fina e alongada em relação aos machos de populações sujeitas a um baixo risco de predação.

3. MATERIAL E MÉTODOS

3.1. Área de estudo

O trabalho foi desenvolvido com machos de *P. vivipara* provenientes de nove lagoas do Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba, litoral norte do estado do Rio de Janeiro, abrangendo os municípios de Macaé, Carapebus e Quissamã. O parque localiza-se em uma área de restinga sobre uma planície arenosa quaternária e com aproximadamente 44 km de comprimento e 10 km de largura, no qual existem 18 lagoas com graus de salinidade distintos. O clima dessa região do Rio de Janeiro é definido como tropical sub-úmido (Aw), com invernos secos e verões chuvosos (ARAÚJO e MACIEL, 1998; KOPPEN, 1931).

Este sistema é composto por uma área de restinga, cujas lagoas foram formadas no Holoceno, devido à transgressão marítima, separando os rios do oceano Atlântico por uma faixa de areia (MARTIN et al., 1997). Neste sistema existem dois tipos de lagoas habitadas por populações de *P. vivipara*: lagoas perpendiculares e lagoas paralelas em

relação ao oceano. As lagoas perpendiculares possuem origem relacionadas à drenagem das áreas ao seu redor. Essas lagoas perpendiculares sofrem menos com flutuações em sua salinidade por serem abastecidas pelos rios e sofrerem menos com a influência marinha, e apresentam peixes piscívoros (e.g. *Hoplias malabaricus*). Já as lagoas paralelas, em relação ao oceano, possuem origem relacionada ao avanço e recuo do nível do mar, e, ao contrário das lagoas perpendiculares, não apresentam peixes piscívoros (CARAMASCHI et al., 2004; DI DARIO et al., 2013; Figura 1). É importante ressaltar, que as populações das utilizadas neste trabalho lagoas são independentes entre si.

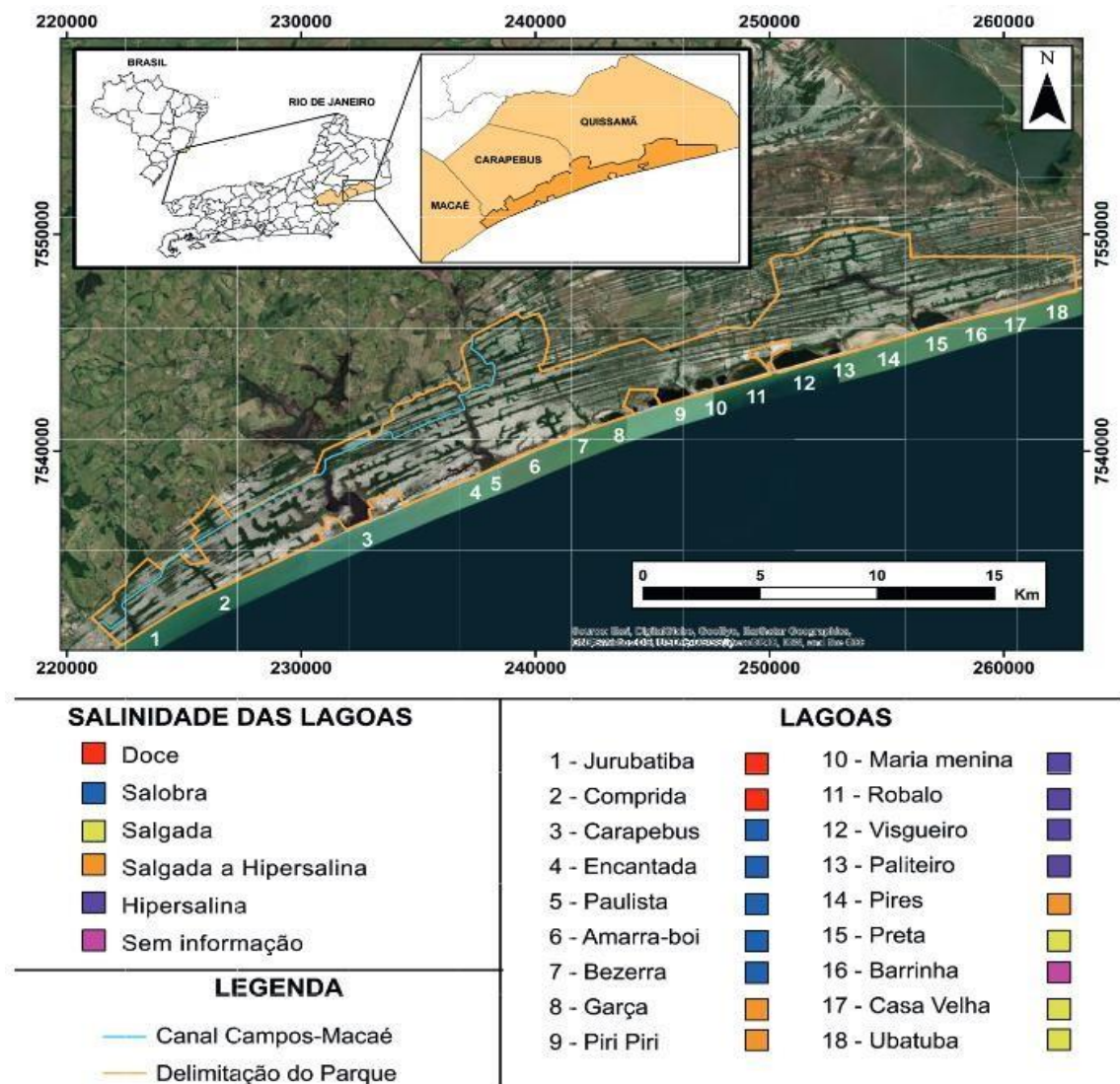


Figura 1. Limites do Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba e suas 18 lagoas, litoral norte do estado do Rio de Janeiro. Adaptado de AZAMBUJA, et al. (2020).

3.2. Exemplos utilizados

Os machos, utilizados nas análises, provêm da coleção biológica do acervo científico do Instituto de Biodiversidade e Sustentabilidade, da Universidade Federal do Rio de Janeiro, *campus* de Macaé, Núcleo em Ecologia e Desenvolvimento Sócio-Ambiental de Macaé (NUPEM/UFRJ). Para tanto, foram utilizadas quatro populações coletadas em lagoas com alto risco de predação (Encantada, Piripiri, Jurubatiba e Preta), e cinco populações provenientes de lagoas com baixo risco de predação (Catingosa, Visgueiro, Robalo, Garças e Maria Menina).

No total, foram utilizados 255 indivíduos, com uma média de 28,43 ($\pm 7,54$) por população, sendo a lagoa de Jurubatiba a que apresentou o maior número de indivíduos ($n = 43$), e a lagoa Encantada o menor número de indivíduos ($n = 16$) fornecidos. Os exemplares utilizados são de coletas que ocorreram em datas distintas, porém, isso não representaria interferência quanto à independência das populações coletadas. Os códigos de cada população utilizada neste trabalho estão na tabela A1, anexada no final do trabalho.

3.3. Obtenção dos dados do comprimento e área do gonopódio

O gonopódio da espécie utilizada neste trabalho é caracterizado por apresentar nove raios, formados por um número de segmentos ósseos que variam quanto aos segmentos entre os indivíduos (PARENTI, 1981; Figura 2).

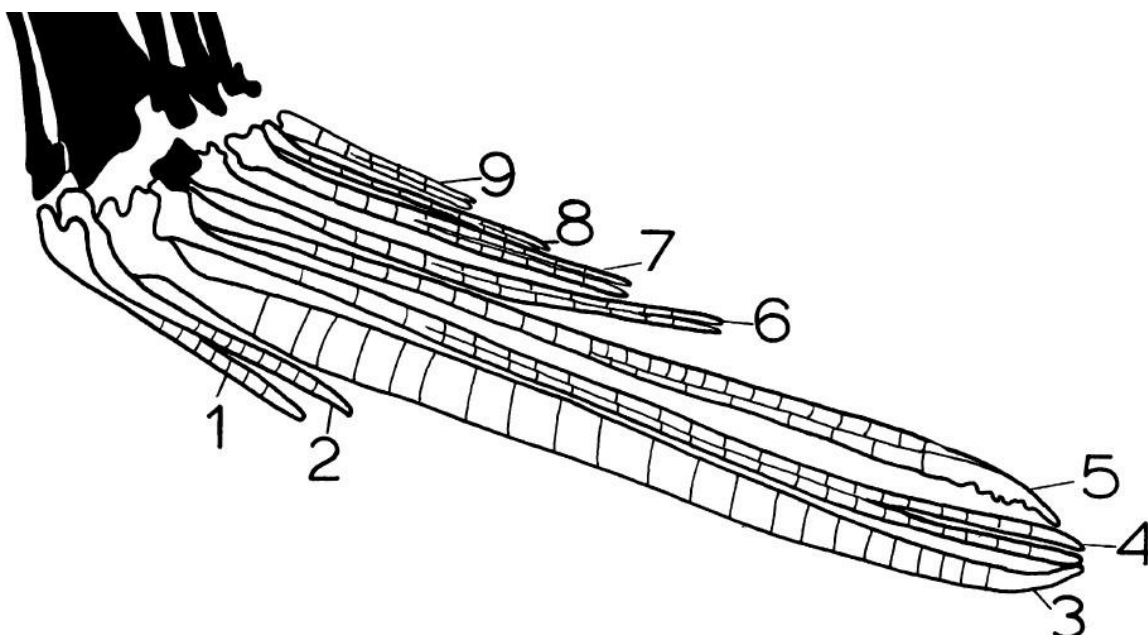


Figura 2. Ilustração esquematizada do gonopódio de *P. vivipara*. O gonopódio apresenta 9 raios, compostos por diversos segmentos ósseos (PARENTI, 1985).

O terceiro raio do gonopódio apresenta um palpo carnososo e uma serra em cada segmento ósseo. A ponta do gonopódio, é composta pelo terceiro, quarto e quinto raio ósseo. O quarto e o quinto raios são compostos por dois conjuntos de segmentos ósseos, um anterior e outro posterior. Os segmentos da região distal do gonopódio apresentam variações morfológicas quanto à forma e número de espinhos (e.g., o quarto segmento posterior é caracterizado por apresentar segmentos com um espinho dorsal, formando uma região denominada *comb*; LOVELESS, 2008; POESER, 2003; Figura 3).

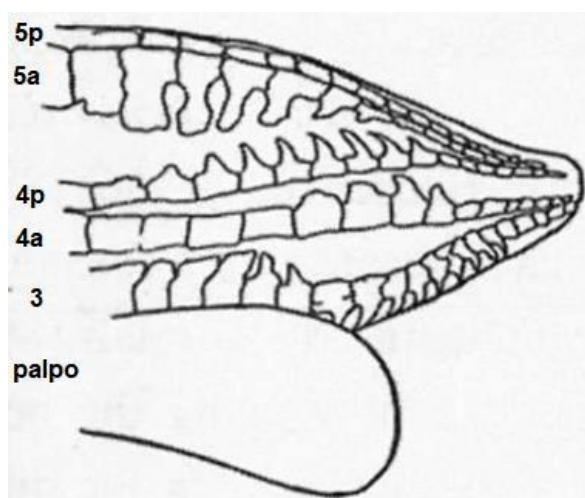


Figura 3. Ilustração esquematizada da região distal do gonopódio de *P. vivipara*. O terceiro raio do gonopódio (3) apresenta serras e um palpo. O quarto e quinto raios são

compostos, apresentando dois conjuntos de segmentos ósseos, um anterior e outro posterior (4a, 4p e 5a, 5p), respectivamente; adaptado de POESER (2003).

O comprimento padrão de cada indivíduo foi medido através de um paquímetro. Os indivíduos foram posicionados em seu lado esquerdo, e o comprimento do gonopódio foi aferido da inserção posterior no corpo do indivíduo, até a extremidade da ponta distal do gonopódio (JENNIONS et al., 2002). O comprimento do gonopódio foi medido (0,01 mm) utilizando um estereomicroscópio óptico ZEISS SteREO Discovery.

O gonopódio de cada indivíduo foi posicionado perpendicularmente ao corpo do mesmo, e fotografado lateralmente (lado esquerdo) através de uma câmera Canon DSLR Rebel T3. A área do gonopódio foi medida a partir das imagens, através do software tpsDIG 2.30 (ROHLF, 2017). A área do gonopódio foi quantificada pelo contorno, delimitado por pontos, desde sua inserção, junto ao corpo do indivíduo, até a região distal. Foi utilizado o mesmo número de pontos para todos os indivíduos, sendo 50 pontos por indivíduo. A base de inserção do gonopódio foi determinada pela linha que conecta a inserção anterior do gonopódio com a inserção do quinto raio do gonopódio (inserção posterior; LANGERHANS et al., 2005; Figura 4).

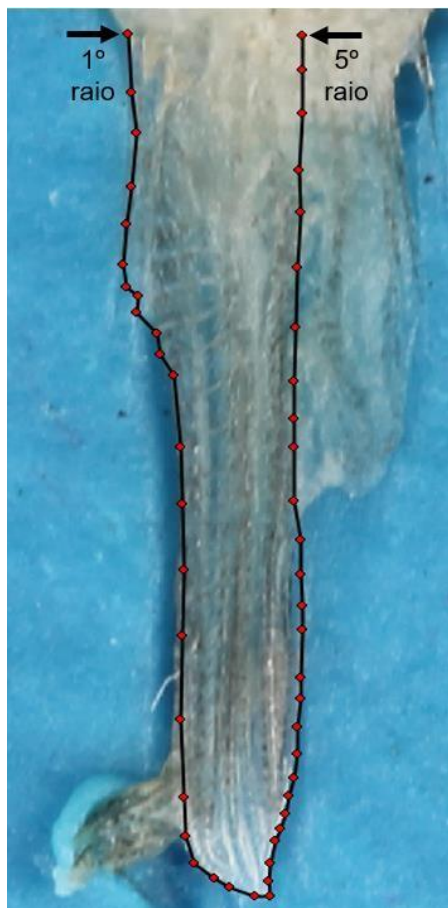


Figura 4. Delimitação da área do gonopódio de um macho de *P. vivipara*, a partir das inserções anterior (primeiro raio ósseo) e posterior (quinto raio ósseo).

3.4. Obtenção dos dados morfométricos da ponta distal do gonopódio

Foram utilizados 62 indivíduos para as análises morfométricas, sendo incluídos na análise apenas os indivíduos que apresentaram total integridade da ponta distal do gonopódio. A ponta distal do gonopódio foi fotografada utilizando um estereomicroscópio modelo Leica M205 A, equipado com uma câmera DMC6200. Foram capturadas dez fotos do lado esquerdo da ponta do gonopódio, com aumento de 100x, e combinadas em uma única foto para cada indivíduo, utilizando o *software* Leica LAS EZ. Nas imagens finais, foram digitalizados 32 marcos anatômicos, e 10 semimarcos anatômicos definidos com o intuito de capturar variações da forma do gonopódio (Figura 5). Os marcos foram estabelecidos respeitando a homologia da posição do marco entre os indivíduos. Por esse motivo, foram inseridos marcos apenas nos segmentos iniciais e finais de cada tipo morfológico dos segmentos. No quinto raio posterior, foram inseridos semimarcos, pois

não foi possível estabelecer a homologia na região do limite dorsal do gonopódio para a inserção de marcos. Foi utilizado o programa TPSDIG2, versão 2.30.

Foram realizadas duas séries de inserções dos marcos anatômicos nas imagens de 30 indivíduos, com um intervalo de uma semana, para se testar a precisão da inserção dos marcos anatômicos. Os marcos anatômicos das duas séries foram submetidos a uma análise PROTEST (PERES-NETO e JACKSON, 2001), que testa a congruência entre os dados multivariados (neste caso, as variáveis de forma obtidas através dos dois eventos de inserção de marcos anatômicos), evitando a ocorrência de erro tipo I. A análise PROTEST foi realizada através do pacote “vegan”, no programa R (R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2016).

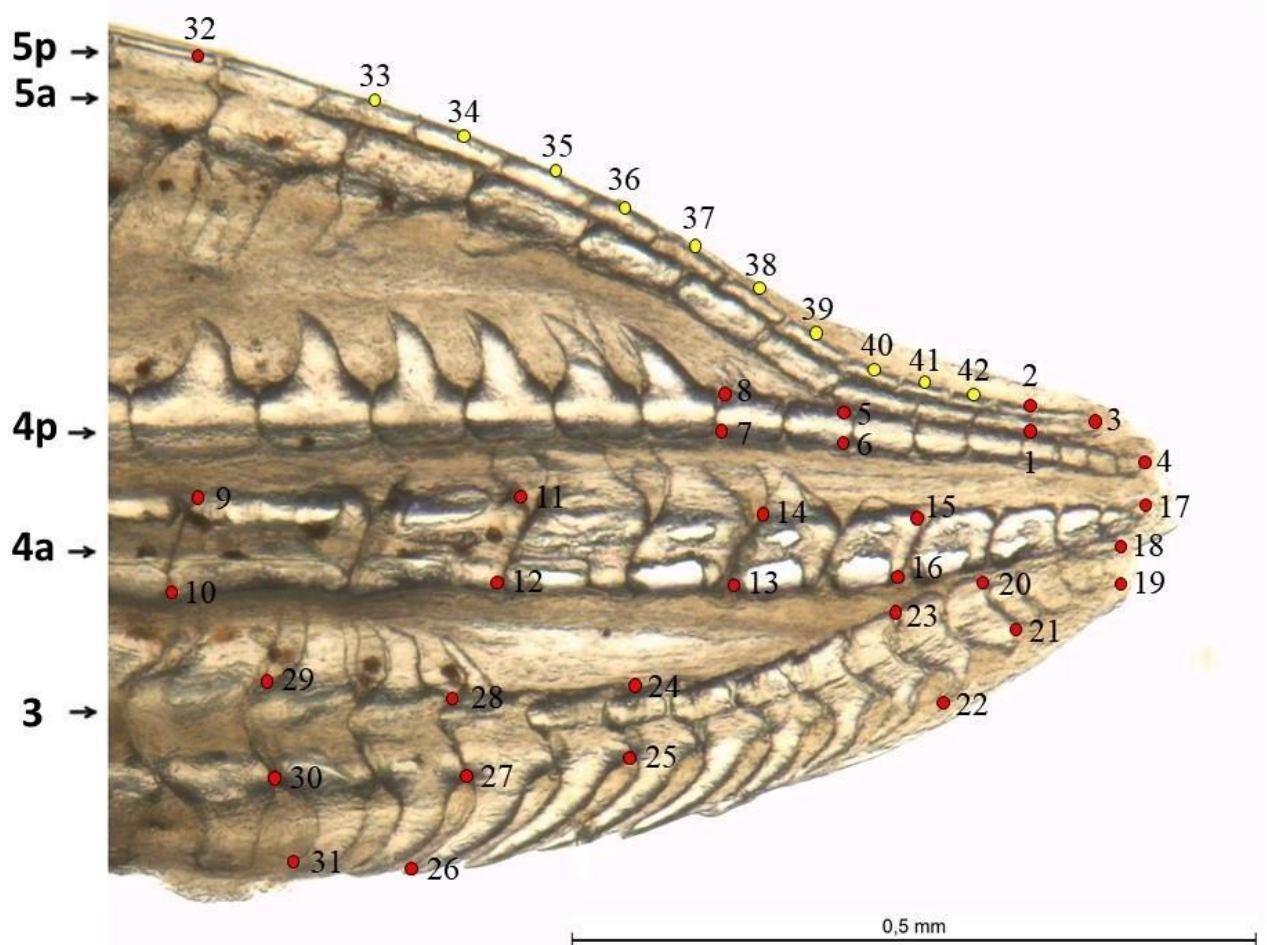


Figura 5. Marcos (em vermelho) e semimarcos (em amarelo) anatômicos, do lado esquerdo da ponta do gonopódio de *P. vivipara*. **3** - terceiro raio ósseo; **4a** - quarto raio ósseo anterior; **4p** - quarto raio ósseo posterior; **5a** - quinto raio ósseo anterior; **5p** - quinto raio ósseo posterior (descrição dos marcos na Tabela A2 no Apêndice).

A fim de se obter as variáveis de forma (deformações relativas, que não apresentam correlações entre si), as coordenadas dos marcos e semimarcos foram submetidas a uma sobreposição de Procrustes generalizada. As diferenças entre as coordenadas derivadas da posição, orientação e escala são removidas durante este processo (ROHLF e SLICE, 1990). Em seguida, foi realizada uma análise de componentes principais (PCA), sobre as coordenadas Procrustes, obtendo-se as deformações relativas. O tamanho da ponta do gonopódio de cada indivíduo foi medido pelo logaritmo do tamanho do centróide (a raiz quadrada do somatório dos quadrados das distâncias de cada marco anatômico ao centróide). Com o intuito de reduzir a dimensionalidade para a análise estatística, foram mantidos os oito primeiros componentes principais, que explicaram, cumulativamente, 90% da variação da forma.

3.5. Análise dos dados morfológicos

O logaritmo natural do comprimento padrão serviu como uma medida do tamanho do corpo, o logaritmo natural do comprimento do gonopódio serviu, por sua vez, como medida do comprimento do gonopódio, e o logaritmo natural da área do gonopódio foi utilizado como medida do tamanho do gonopódio. Para se testar se o comprimento do gonopódio variou entre regimes de predação, foi conduzida uma análise de covariância, controlando o efeito do tamanho do corpo (ANCOVA). O modelo ANCOVA testou os efeitos (i) do logaritmo natural do comprimento padrão (covariável); (ii) do regime de predação (fator fixo); e (iii) da população de origem (fator fixo), aninhada dentro do regime de predação, sobre o logaritmo do comprimento do gonopódio. Para testar diferenças da área do gonopódio, entre regimes de predação, foi conduzida uma análise de covariância, controlando o efeito do tamanho do corpo (ANCOVA). O modelo ANCOVA testou os efeitos (i) do logaritmo natural do comprimento padrão (covariável); (ii) do regime de predação (fator fixo); e (iii) da população de origem (fator fixo), aninhada dentro do regime de predação, sobre o logaritmo da área do gonopódio (LANGERHANS et al., 2005). As

ANCOVAs foram realizadas no programa R através do pacote “lme4” (R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2016).

As diferenças da forma da ponta do gonopódio foram testadas através de uma análise de covariância multivariada (MANCOVA). As deformações relativas representaram as variáveis dependentes. O modelo MANCOVA testou os efeitos (i) logaritmo natural do comprimento padrão, a área residual do gonopódio (resíduos da regressão log-log, entre a área do gonopódio e o comprimento padrão), e o tamanho do centroide da ponta do gonopódio (covariáveis); (ii) do regime de predação (fator fixo); e (iii) da população de origem (fator fixo), aninhada dentro do regime de predação, sobre as deformações relativas (HEINEN-KAY e LANGERHANS, 2013).

Foi realizada ainda uma PCA entre grupos, usando o termo “regime de predação” da MANCOVA para determinar a natureza das diferenças morfológicas (ARAÚJO et al., 2017; MITTEROECKER e BOOKSTEIN, 2011). Foi realizada uma PCA sobre a matriz SSCP (soma de quadrados e produtos cruzados) do termo “regime de predação” da MANCOVA, com o intuito de gerar um vetor de divergência morfológica. Esse vetor representa a combinação linear das deformações relativas que maximiza a diferença no espaço Euclidiano entre os regimes de predação, controlando os efeitos dos outros termos do modelo. Grades de deformação foram geradas por meio de uma regressão multivariada entre as coordenadas Procrustes e o vetor de divergência morfológica, com o intuito de observar a variação da forma da ponta do gonopódio (MITTEROECKER e BOOKSTEIN, 2011). As sobreposições Procrustes, o cálculo do tamanho do centróide e as PCAs foram feitas no do programa MorphoJ 2.0 (KLINGENBERG, 2011). As MANCOVAS foram realizadas pelo programa JMP Pro12.1.0 (SAS INSTITUTE INC., CARY).

4. RESULTADOS

4.1. ANCOVA - comprimento do gonopódio

O tamanho do gonopódio não apresentou diferença significativa entre os regimes de predação (Tabela 1).

Tabela 1. Resultados da ANCOVA examinando a variação do comprimento do gonopódio em machos de *P. vivipara*.

	g.l.	F	p
Log do comprimento padrão	1; 7	540,51	< 0,0001
Regime de predação	1; 7	3,18	0,0756
População [regime de predação]	7; 248	10,43	< 0,0001

Machos de *P. vivipara* de populações de ambiente com baixo risco de predação apresentaram gonopódios mais longos em relação aos machos de populações de lagoas com alto risco de predação (Figura 6).

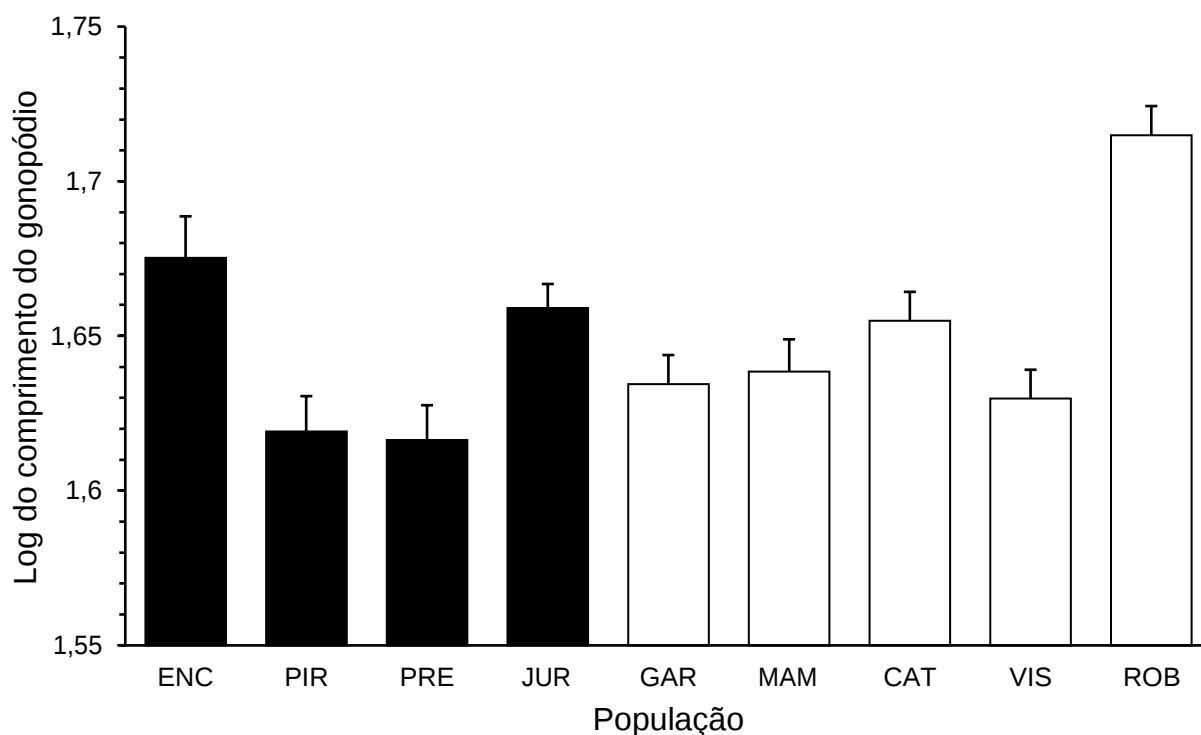


Figura 6. Comprimento do gonopódio de *P. vivipara* nos diferentes regimes de predação (médias ajustadas $\pm$ erro padrão da ANCOVA). Barras em branco representam as populações

ões de lagoas com baixo risco de predação e barras em preto representam populações de lagoas com alto risco de predação. Lagoas: Encantada (ENC), Piri Piri (PIR), Preta (PRE), Jurubatiba (JUR), Garças (GAR), Maria Menina (MAM), Catingosa (CAT), Visgueiro (VIS), Robalo (ROB).

A média do comprimento dos gonopódios dos machos de ambientes com alto risco de predação, foi menor ($5,21 \text{ mm} \pm 0,33 \text{ mm}$, $n = 105$) do que a média dos machos de ambientes com baixo risco de predação ($5,32 \text{ mm} \pm 0,12 \text{ mm}$, $n = 150$), ainda que não significativa ($p > 0,05$). Peixes de ambientes com baixo risco de predação, apresentaram gonopódios 2,07% mais compridos em média, em relação aos machos coespecíficos de populações de ambientes com alto risco de predação.

4.2. ANCOVA - área do gonopódio

A ANCOVA detectou uma variação significativa para a área do gonopódio entre os regimes de predação (Tabela 2).

Tabela 2. Resultados da ANCOVA examinando a variação da área do gonopódio de machos de *P. vivipara*.

	g.l.	F	p
Log do comprimento padrão	1; 7	531,10	< 0,0001
Regime de predação	1; 7	9,99	0,0018
População [regime de predação]	7; 248	3,66	0,0009

Para as populações de *P. vivipara* que habitam lagoas com baixo risco de predação, os machos exibiram gonopódios maiores que os machos de lagoas com alto risco de predação (Figura 7).

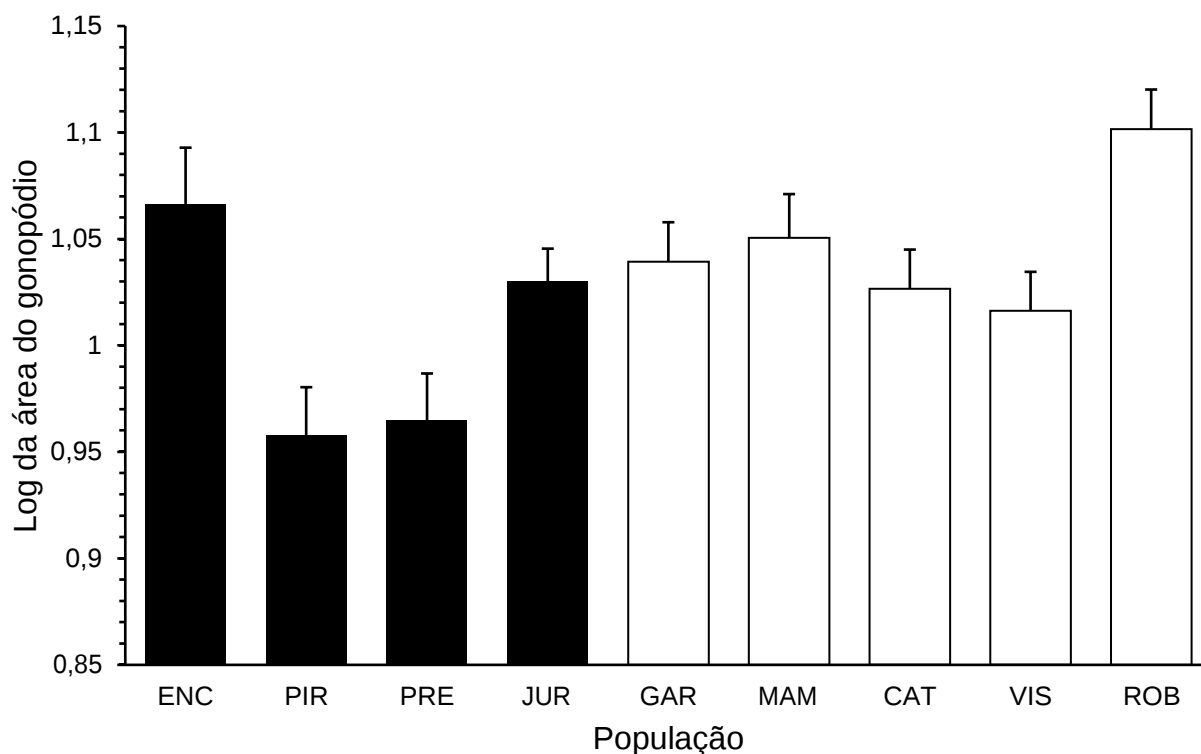


Figura 7. Área do gonopódio de *P. vivipara* nos diferentes regimes de predação (médias ajustadas $\pm$ erro padrão da ANCOVA). Barras em branco representam as populações de lagoas com baixo risco de predação e barras em preto representam populações de lagoas com alto risco de predação. Lagoas: Encantada (ENC), Piri Piri (PIR), Preta (PRE), Jurubatiba (JUR), Garças (GAR), Maria Menina (MAM), Catingosa (CAT), Visgueiro (VIS), Robalo (ROB).

A média da área do gonopódio, das populações de lagoas com alto risco de predação, foi menor ($2,81 \text{ mm}^2 \pm 0,4 \text{ mm}^2$, $n=105$) em relação à média das populações de lagoas com baixo risco de predação ($2,84 \text{ mm}^2 \pm 0,29 \text{ mm}^2$, $n=150$).

4.3. MANCOVA - forma da ponta distal do gonopódio

O resultado da análise PROTEST revelou uma pseudo-correlação de 0,90 ($p < 0,001$), indicando alto nível de precisão durante a inserção dos marcos propostos.

A MANCOVA não detectou variação significativa para a forma da ponta distal do gonopódio de machos independente do risco de predação das lagoas (Tabela 3).

Tabela 3. Resultados da MANCOVA examinando a forma da ponta distal do gonopódio de *P. vivipara*.

	g.l.	<i>F</i>	p
Log do comprimento padrão	8; 43	0,784	0,6188
Regime de predação	8; 43	1,197	0,3234
Tamanho do centróide da ponta distal do gonopódio	8; 43	0,588	0,7825
Área residual do gonopódio	8; 43	1,110	0,3754
População [regime de predação]	56; 236,87	1,536	0,0150

Apesar de a forma da ponta distal do gonopódio de *P. vivipara* não ter variado significativamente entre os regimes de predação, optamos por explorar visualmente a presença de uma possível tendência de variação da forma da ponta distal do gonopódio entre lagoas. É possível observar, a partir da interpretação do vetor de divergência morfológica, uma tendência ao padrão proposto em nossa hipótese inicial. Machos de lagoas com alto risco de predação apresentaram forma média da ponta distal do gonopódio mais fina e alongada (Figura 8).

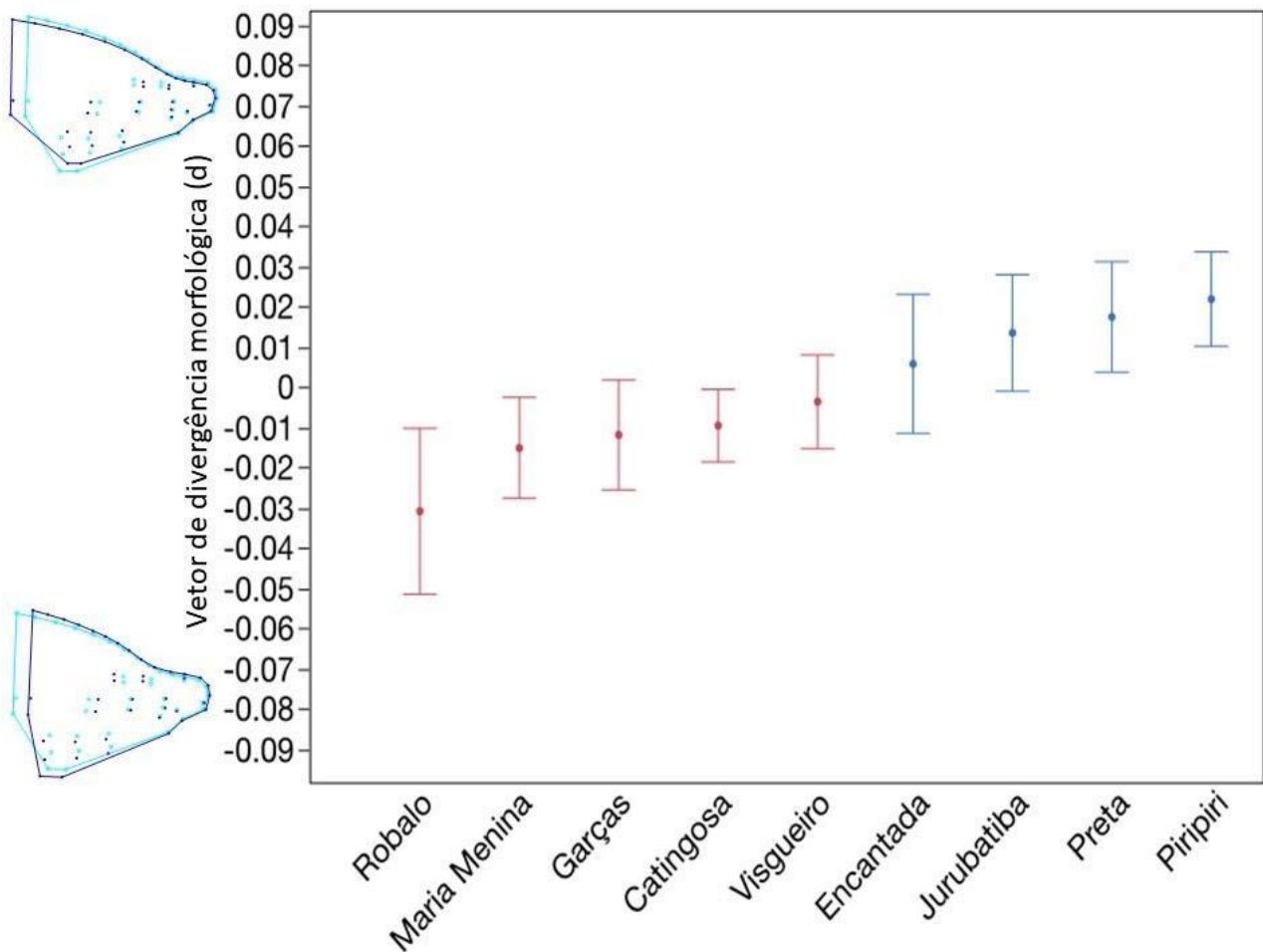


Figura 8. Divergência morfológica da ponta distal do gonopódio de *P. vivipara* entre lagoas com baixo risco de predação (em vermelho) e lagoas com alto risco de predação (em azul), descrita pelo vetor de divergência morfológica (d) derivado do termo “Regime de predação” da MANCOVA. O *wireframe* em azul claro representa a forma de consenso; os *wireframes* em azul escuro representam a mudança da forma ao longo do eixo. Os *wireframes* representados correspondem aos valores de -0,09 e +0,09.

5. DISCUSSÃO

5.1. Comprimento do gonopódio

Os resultados do trabalho demonstraram que os valores médios do comprimento do gonopódio de *Poecilia vivipara* não variaram significativamente entre populações com regimes de predação divergentes. As evidências disponíveis na literatura de que o regime de predação influencia o comprimento do gonopódio dos machos são contrastantes. Os resultados não corroboram a hipótese inicial de que machos que habitam lagoas com alto risco de predação apresentariam gonopódios com maior comprimento do que machos de populações de lagoas com um baixo risco de predação. A ausência de diferença do comprimento médio do gonopódio entre as populações estudadas, que contrastam quanto

ao risco de predação, não corrobora o reportado para outras três espécies de Poeciliidae, *P. reticulata*, *Brachyrhaphis episcopi* e *Gambusia holbrooki* (KELLY et al., 2000; JENNIONS et al., 2002; HORTH et al., 2010). Contudo, foi reportado por Evans et al. (2011), também para *P. reticulata*, a ausência de variações significativas quanto ao comprimento da genitália de machos de populações sob regime de predação contrastantes. O padrão inicialmente proposto também não foi encontrado para a espécie *P. mexicana*, em relação a populações cavernícolas, condição que determinaria ausência de predação e populações de corpos d'água na superfície, condição que determinaria presença de predadores (PLATH e TOBLER, 2006). Recentemente, um novo trabalho não encontrou diferenças no comprimento do gonopódio dos machos de *P. reticulata*, entre regimes de predação contrastantes (DALE BRODER et al., 2020). Ainda sobre *P. reticulata*, há evidência de que o comportamento sexual manteve-se o mesmo, independente do comprimento do gonopódio dos machos e que o comprimento do gonopódio não influenciou no sucesso reprodutivo dos machos (GASPARINI, et al., 2011; KWAN, et al., 2016). Os resultados encontrados para *P. reticulata* e *P. mexicana*, contudo, corroboram o resultado encontrado para as populações de *P. vivipara* neste trabalho, de que o comprimento do gonopódio não apresentou variação independente do regime de predação.

É pertinente ressaltar que não há consenso estabelecido sobre o tamanho da genitália masculina e seu sucesso reprodutivo em poecílídeos. A possível controvérsia fica evidente através de estudos recentes que indicaram que machos com genitálias maiores apresentaram maior sucesso reprodutivo (HEAD et al., 2016; VEGA-TREJO et al., 2017). Contudo, outros estudos indicaram, por sua vez, que há evidências contrárias, de que machos com gonopódios mais longos não apresentariam maior vantagem reprodutiva (BOOKSMYTHE et al., 2016; SATO et al., 2018). É possível que essas conclusões conflitantes resultem de diferenças quanto aos comportamentos reprodutivos de cada espécie e particularidades da dinâmica ambiental do sistema de estudo deste

trabalho.

A resistência à cópula em ambientes com alto risco de predação, por parte das fêmeas, poderia gerar variações no sucesso reprodutivo dos machos. A maior susceptibilidade à predação poderia aumentar a pressão seletiva por machos com gonopódios mais longos, que tenderiam a exercer a cópula furtiva mais eficientemente, ao inseminar, a uma maior distância, fêmeas não receptivas (ENDLER 1987; GAVRILETS e ARNQVIST, 2001; MAGURRAN e SEGHERS, 1994a). Apesar de ser coerente a suposição inicial de que gonopódios com maior comprimento seriam favorecidos em ambientes com alto risco de predação (KELLY et al., 2000; JENNIONS et al., 2002), o resultado obtido neste trabalho não sustenta essa hipótese para *P. vivipara*. O que possibilita presumir, portanto, que outros fatores, além da predação, devem estar agindo para a manutenção de comprimentos de gonopódios similares entre regimes de predação contrastantes.

Uma questão de interesse envolve o fato de que, dentro do gênero *Poecilia*, apenas machos das espécies *P. vivipara* e *P. picta* desempenham o comportamento sexual de “*nudge*”, que é caracterizado pelo contato do focinho do macho, diretamente na cavidade urogenital da fêmea, vibrando a maxila superior (LILEY, 1966). Esse comportamento precede a cópula, induzindo as fêmeas a movimentarem-se subindo e descendo na coluna d’água (LILEY, 1966). Isso poderia indicar receptividade à cópula, por parte das fêmeas. Contudo, esse padrão etológico sexual ainda é pouco conhecido, especialmente em *P. vivipara*. Ainda não é conhecido, por exemplo, se a performance de *nudge* poderia aumentar o sucesso da cópula, aumentando a receptividade das fêmeas. Se o *nudge* de fato indicar receptividade, a coerção da cópula, desempenhada pelos machos, pode não apresentar papel relevante, não favorecendo a seleção de gonopódios longos. Os machos

poderiam ainda captar sinais (e.g. químicos ou visuais) sobre a condição reprodutiva da fêmea, em associação ao comportamento de *nudge*.

Fêmeas de algumas espécies do gênero *Gambusia* e *Poecilia* apresentam manchas em sua região genital. Entende-se que a expressão dessas manchas está associada ao ciclo reprodutivo das fêmeas, sendo proposto que variações dessas manchas poderiam influenciar o comportamento sexual dos machos (LANGERHANS et al., 2011; KODAMA et al., 2008). As fêmeas de *P. vivipara*, por sua vez, também apresentam manchas na região urogenital, que podem ser usadas pelos machos como sinais visuais sobre a receptividade das fêmeas à cópula (LILEY, 1966). Portanto, se os machos de *P. vivipara* podem identificar fêmeas receptivas por essas manchas, gonopódios mais longos não seriam necessariamente favorecidos, pois os machos poderiam contar com a cooperação das fêmeas durante a cópula, diminuindo o papel da coerção durante a cópula.

Também deve ser considerado como outro mecanismo de interesse a produção de feromônios pelas fêmeas de algumas espécies de poecilídeos (e.g. *Gambusia affinis*), o que representaria importante fator de influência sobre a atividade sexual dos machos (PARK e PROPPER, 2002). Assim, mesmo em regimes de alta predação, os machos não precisariam contar com gonopódios mais longos para inseminações mais eficientes, pois encontrariam fêmeas receptivas à cópula, através dos feromônios.

Uma importante peculiaridade quanto ao comportamento sexual de machos de *P. vivipara* diz respeito ao fato de suas investidas não serem rápidas, nem violentas, como em outras espécies do gênero (e.g. *P. reticulata*, *P. parae* e *P. picta*). Ainda, os machos de *P. vivipara* permanecem unidos às fêmeas, durante as cópulas, por um tempo maior do que as outras espécies do gênero citadas (LILEY, 1966). Esse comportamento de *P. vivipara* pode representar outra explicação para a ausência de variações do comprimento do gonopódio entre ambientes com risco de predação divergentes. Uma vez que gonopódios mais longos seriam vantajosos para cópulas rápidas em que não houvesse

receptividade das fêmeas, é possível que as cópulas mais prolongadas de *P. vivipara* possam contribuir para explicar a não ocorrência de seleção favorecendo gonopódios mais longos.

As fêmeas da espécie estudada poderiam atuar na escolha da cópula, seja por resistência ao ato sexual ou por copularem de forma indiscriminada (EBERHARD, 2002). Sucessivas tentativas de cópulas furtivas realizadas pelos machos acarretam custos energéticos para as fêmeas ao evitarem as tentativas de cópula (e.g. perdas de oportunidade de forrageio, exposição aos predadores e relações agonísticas com machos; PLATH et al., 2003; PLATH et al. 2007). Assim, quando os custos energéticos de resistir a cópula superam os custos da cópula em si, as fêmeas podem desempenhar a poliandria por conveniência (“*convenience polyandry*”; THORNHILL e ALCOCK, 1983). Dessa forma, fêmeas que aceitam investidas de cópula diminuiriam a frequência das tentativas de cópulas furtivas e a coerção dos machos, diminuindo também possíveis custos devido às insistentes investidas (HEAD et al., 2015; THORNHILL e ALCOCK, 1983).

A vantagem da poliandria por conveniência dependeria dos custos da própria cópula, causados, especificamente, por injúrias físicas ao trato reprodutivo das fêmeas durante a cópula (CRUDGINGTON e SIVA-JOTHY 2000; BLANCKENHORN et al., 2002). Os ferimentos seriam causados por ornamentos do gonopódio de machos de diferentes espécies de Poeciliidae, como, por exemplo, espécies do gênero *Gambusia* e *Poecilia* (CONSTANTZ, 1984; HORTH, 2003). Contudo, existem divergências sobre as vantagens da poliandria por conveniência, e sobre as condições para que ocorram (BOULTON et al., 2018; FOX et al., 2019; LUBANGA et al., 2018; HEAD e BROOKS, 2006). *P. vivipara* possui gonopódio sem ganchos, garras ou qualquer outra estrutura no quinto raio do gonopódio, como em outras espécies da família (POESER, 2003). Essa característica representaria, possivelmente, menor custo para as fêmeas durante a cópula, em relação

as outras espécies estudadas que apresentam ganchos ou espinhos (PARENTI, 1981; POESER, 2003).

Presume-se que, se os custos da cópula forem menores que os custos das incessantes tentativas de cópulas, realizadas pelos machos, principalmente em lagoas com alto risco de predação, as fêmeas de *P. vivipara* podem tornar-se mais receptivas à cópula, não havendo seleção por gonopódios mais longos, uma vez que as fêmeas apresentariam receptividade indiscriminada (BOULTON et al., 2018). Assim, os machos não sofreriam pressão seletiva quanto ao comprimento do gonopódio, sendo plausível a ausência de variação do comprimento do gonopódio entre machos de *Poecilia vivipara*.

5.2. Área do gonopódio

Machos de ambientes com baixo risco de predação apresentaram uma área do gonopódio significativamente maior que os oriundos de ambientes com alto risco de predação, contrariando a nossa hipótese de que os machos não apresentarão diferenças na área de seus gonopódios, independente do risco de predação. Esse resultado corrobora o que foi observado para a espécie *Gambusia affinis* e *G. hubbsi*, cujos machos provenientes de ambientes livres de predadores apresentaram áreas maiores de seus gonopódios, em relação a machos que habitavam ambientes com predadores (LANGERHANS et al., 2005). Neste caso, essa variação ocorre devido às fêmeas de *G. affinis* e *G. hubbsi* preferirem copular com machos que apresentam gonopódios com maior área. Contudo, machos de *G. affinis* que possuem genitálias com maior área apresentaram menor velocidade de arranque, o que implica menor capacidade de evasão durante ataques de predadores (LANGERHANS et al., 2005). Essa característica reduziria, portanto, o valor adaptativo de gonopódios com maior área em ambientes com predadores. Dessa maneira, a área do gonopódio resulta de um *trade-off* entre a seleção sexual das fêmeas e o elevado custo representado por gonopódios maiores em ambientes com predadores. É importante ressaltar que para *G. holbrooki* o tamanho do

gonopódio não foi um fator que afetou a performance natatória dos machos (BOOKSMYTHE, 2016). Não esperávamos observar os resultados similares encontrados para *G. affinis* e *G. hubbsi*, uma vez que não foi reportado, até o momento, comportamento de escolha sobre os machos pelas fêmeas de *P. vivipara*, especialmente pelo fato de que o único tipo de cópula é através da cópula furtiva desempenhada pelos machos (MARTIN et al. 2010). Porém, nossos resultados podem indicar um possível grau de escolha das fêmeas de *P. vivipara*.

É pouco conhecido o grau de importância da escolha e preferência das fêmeas por machos, como fator de influência para o sucesso reprodutivo em espécies cujos machos desempenham apenas a cópula furtiva (KOKKO, 2005; MULLER et al., 2011). Mesmo em espécies que se reproduzem apenas através da cópula por coerção dos machos (i.e., cópula furtiva), como *G. holbrooki*, as fêmeas apresentam escolha sobre o tamanho corporal e do gonopódio, preferindo a associação com machos que apresentem as maiores dimensões (KAHN, et al., 2009; BISAZZA et al., 2001). Esse resultado indica que a escolha realizada por fêmeas seria uma forma de seleção mesmo em espécies dominadas pela coerção sexual dos machos, sendo que a escolha pode interferir de maneira efetiva na variação da morfologia da genitália masculina (EBERHARD, 2002). Não obstante, a preferência sexual, demonstrada por fêmeas, não impediria que elas fossem inseminadas por cópulas furtivas contra sua vontade. Porém, ao associarem-se aos machos com características desejáveis, elas possibilitariam que cópulas furtivas sejam realizadas por esses machos (KAHN et al., 2009; WILEY e POSTON, 1996).

É possível que fêmeas de *P. vivipara* selecionem machos com gonopódios de área maior. Contudo, em ambientes com alto risco de predação, os custos locomotores da maior área, por resultar em maior arrasto, acarretariam maior vulnerabilidade desses machos a ataques de predadores. O arrasto diminuiria a velocidade de arranque do início em c (“c-start”), um comportamento de evasão utilizado diante de predadores

(DOMENICI, 2010). Portanto, a maior área do gonopódio de machos de lagoas com baixo risco de predação encontrada para *P. vivipara* corrobora o que já foi reportado para *G. affinis* e *G. hubbsi* (LANGERHANS et al., 2005). O resultado, portanto, indica uma possível preferência das fêmeas de *P. vivipara* sobre o tamanho dos gonopódios, uma vez que o padrão encontrado para as lagoas estudadas reflete o balanço entre a preferência da fêmea por gonopódios maiores e a seleção natural favorecendo gonopódios menores em ambientes com alto risco de predação. Caso as fêmeas de *P. vivipara* também exerçam escolha sobre o tamanho corporal e do gonopódio dos machos, como reportado para *G. holbrooki* e *G. affinis* (BISAZZA et al., 2001; KAHN et al. 2009; PLATH et al., 2019), a variação da área média do gonopódio encontrada neste trabalho mostra-se coerente. Dessa forma, nossos resultados podem ser explicados devido a uma seleção pré-cópula, exercida por fêmeas de *P. vivipara*, que manifestariam preferência por machos com gonopódios e tamanho corporal maiores. Os gonopódios com dimensões maiores acarretariam desvantagens aos machos, em populações de lagoas com alto risco de predação, sendo uma explicação plausível para a variação da área do gonopódio observada entre populações de *P. vivipara*.

5.3. Forma da ponta distal do gonopódio

O resultado da MANCOVA demonstra que o efeito regime de predação não foi significativo para a variação da forma da ponta distal dos gonopódios. Esses resultados não corroboram o que já foi registrado para *P. reticulata* e *G. hubbsi*. Nessas espécies, as pontas distais dos gonopódios de machos de populações com predadores, variaram em relação aos de machos oriundos de ambientes sem predadores (EVANS et al., 2011; HEINEN-KAY e LANGERHANS, 2013; HEINEN-KAY et al., 2014). É interessante ressaltar que a forma do gonopódio variou de maneira contrastante para ambas as espécies. Assim, machos de *P. reticulata*, amostrados em ambiente com alto risco de predação, apresentaram a ponta distal do gonopódio mais curta, em relação aos machos

de lagoas sem predadores (EVANS et al., 2011). Enquanto, para *G. hubbsi*, a ponta distal do gonopódio de machos oriundos de ambientes com presença de predadores foi mais fina e alongada, em relação aos machos de ambientes com ausência de predadores (HEINEN-KAY e LANGERHANS, 2013). Ainda, há a evidência de que diferentes formas da ponta distal do gonopódio de *Poecilia reticulata* não influenciam o sucesso de cópula (GASPARINI et al., 2011). Deve-se compreender, portanto, que, aparentemente, não existiria uma relação entre uma única forma distal do gonopódio e a eficiência de cópula.

Neste estudo, foi proposta a hipótese de que a ponta distal do gonopódio estaria associada ao sucesso de fertilização da fêmea durante cópulas furtivas, essencialmente rápidas. Dessa maneira, a forma mais fina e alongada do gonopódio desempenharia este tipo e cópula mais eficientemente (HEINEN-KAY e LANGERHANS, 2013). A cópula de *P. vivipara* foi descrita, entretanto, como mais demorada que as de outras espécies do mesmo gênero, possivelmente porque os machos, quando ligados pelo gonopódio às fêmeas durante a cópula, fazem movimentos de “busca” com suas genitálias, realizando movimentos com os gonopódios ainda introduzidos nas fêmeas (LILEY, 1966). É plausível, por conseguinte, que, se o tempo de cópula e os movimentos de busca forem suficientes para os machos inseminarem as fêmeas eficientemente, mesmo na presença de predadores, a forma da ponta distal do gonopódio não variaria substancialmente entre regimes de predação. Não obstante, a ponta distal do gonopódio de *P. vivipara* é diferente de espécies em que já foram conduzidas análises morfométricas. Por exemplo, a ponta do gonopódio de *P. vivipara* não apresenta gancho ou espinho na região distal do gonopódio, ao contrário de, por exemplo, *Poecilia reticulata* e *Gambusia hubbsi* (EVANS et al., 2011; HEINEN-KAY e LANGERHANS 2013; POESER, 2003).

Devemos salientar que o gancho da região distal do gonopódio possui grande relevância para a taxa de transferência espermática apenas para fêmeas não receptivas da espécie *Poecilia reticulata* (KWAN et al., 2013). Como a cópula de *P. vivipara* é mais

prolongada que das demais espécies do gênero (LILEY, 1966), associada ao provável grau de escolha das fêmeas sobre a cópula, é possível que a forma do gonopódio de *P. vivipara* não seja uma característica sob seleção, principalmente dada a diferença estrutural da ponta distal do gonopódio e o as variações comportamentais de *P. vivipara* em relação às demais espécies estudadas até então.

Apesar da ausência de variações significativas entre as populações estudadas, sob regimes de predação distintos, foi possível observar uma tendência do padrão proposto em nossa hipótese inicial. Ou seja, em ambientes com baixo risco de predação, a ponta do gonopódio tenderia a ser mais curta e mais alta, enquanto que em lagoas com alto risco de predação ela tenderia a ser mais baixa e alongada. É possível que, nas lagoas cujo risco de predação é alto, a pressão de predação não seja forte o suficiente sobre os machos de *P. vivipara*. Além disso, é possível que as populações analisadas neste estudo sejam jovens, oriundas de eventos recentes de colonização. Por exemplo, foi reportada a variação na ponta distal do gonopódio entre populações de três espécies do gênero *Gambusia*. Algumas dessas populações estão isoladas, devido à ação antrópica, há 35-50 anos (HEINEN-KAY et al., 2014). É possível que as populações de *P. vivipara* não tenham tido tempo para acumular diferenças morfológicas suficientes na ponta distal do gonopódio, que são selecionadas pelo ambiente, para que o padrão da forma tenha se tornado mais pronunciado, uma vez que a alta pluviosidade em diferentes anos na área de estudo pode ter possibilitado a ocorrência de elevado fluxo gênico entre as lagoas estudadas por nós.

É importante ressaltar que as lagoas deste estudo são independentes entre si. Porém, durante o período chuvoso, o sistema pode apresentar um pulso de inundação que conecta lagoas próximas, e que, portanto, venha a facilitar a homogeneização de fatores bióticos e abióticos (MACEDO-SOARES et al., 2010). Em períodos de acentuada pluviosidade, algumas lagoas deste sistema podem se conectar (SÁNCHEZ-BOTERO et

al., 2009). O fato de *P. vivipara* ser uma espécie que suporta grandes variações da salinidade, sendo encontrada em 16 lagoas desse sistema límnico, torna plausível a hipótese de homogeneização da forma do gonopódio (DI DARIO et al., 2013). O aumento de conectividade, em decorrência da pluviosidade, facilitaria a migração de indivíduos de *P. vivipara*, oriundos de ambientes com diferentes regimes de predação. Essa dinâmica possibilitaria a permanência de alelos vindos de outros ambientes, influenciando adaptações locais (HENDRY e TAYLOR, 2004; LENORMAND, 2002; NOSIL e CRESPI, 2004). Essa migração poderia permitir que machos oriundos de populações com baixo risco de predação migrassem para lagoas com alto risco de predação, homogeneizando a forma da ponta distal do gonopódio entre populações com regimes de predação distintos. Esta hipótese é plausível, uma vez que a forma do gonopódio demonstrou ser um traço herdável, e não seria apenas decorrente de plasticidade fenotípica (BOOKSMYTHE et al., 2016; HEINEN-KAY e LANGERHANS, 2013).

6. CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os resultados obtidos não corroboraram as hipóteses propostas para o comprimento, área e forma da espécie *Poecilia vivipara*. As evidências disponíveis na literatura são divergentes quanto à predação como agente promotor da variação do tamanho e forma dos gonopódios de poecilídeos. As hipóteses elencadas para explicar os resultados encontrados vão desde o contexto do comportamento sexual dos machos e fêmeas, à dinâmica do sistema estudado. São fundamentais mais pesquisas sobre o comportamento sexual de *P. vivipara*, especialmente das fêmeas, dada a escassa literatura sobre a etologia desta espécie. É importante, também, destacar o papel de escolha das fêmeas durante a cópula, mesmo em espécies em que há apenas a copulação forçada, como em *P. vivipara*.

7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ARAÚJO, D. S. D.; MACIEL, N. C. Restingas fluminenses: biodiversidade e preservação. **Boletim da Fundação Brasileira para Conservação da Natureza**, v. 25, p. 27-51, 1998.
- ARAÚJO, M. S.; PEREZ, S. I.; MAGAZONI, M. J. C.; PETRY, A. C. Body size and allometric shape variation in the molly *Poecilia vivipara* along a gradient of salinity and predation. **BMC Evolutionary Biology**, v. 14, n. 1, p. 1-11, 2014.
- ARNQVIST, G. Sensory exploitation and sexual conflict. **Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences**, v. 361, p. 375–386, 2006.
- ARNQVIST, G. The evolution of animal genitalia: distinguishing between hypotheses by single species studies. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 60, p. 365–379, 1997.
- ARNQVIST, G.; ROWE, L. Antagonistic coevolution between the sexes in a group of insects. **Nature**, v. 415, p. 787–789, 2002.
- AZAMBUJA, R. G. C. et al. Restinga de Jurubatiba National Park: Protected Geodiversity. **Série Geossítios**, p. 1-20, 2020.
- BISAZZA, A.; VACCARI, G.; PILASTRO, A. Female mate choice in a mating system dominated by male sexual coercion. **Behavioral Ecology**, v. 12, n. 1, p. 59–64, 2001.
- BLACKENHORN, W. U. The costs of copulating in the dung fly *Sepsis cynipsea*. **Behavioral Ecology**, v. 13, n. 3 p. 353–358, 2002.
- BROOKS, R.; CAITHNESS, N. Female choice in a feral guppy population: are there multiple cues? **Animal Behavior**, v. 50, p. 301–307, 1995.
- BOULTON, R. A.; ZUK, M.; SHUKER, D. M. An Inconvenient Truth: The Unconsidered Benefits of Convenience Polyandry. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 33, n. 12, p. 904-915, 2018.
- BOTERO, C. A.; RUBENSTEIN, D. R. Fluctuating environments, sexual selection, and the evolution of flexible mate choice in birds. **PLoS ONE** 7, v. e32311, 2012.
- BOOKSMYTHE, I. et al. Fitness consequences of artificial selection on relative male genital size. **Nature Communications**, v. 7, p. 11597, 2016.
- CANDOLIN, U.; SALESTO, T.; EVERS, M. Changed environmental conditions weaken sexual selection in sticklebacks. **Journal of Evolutionary Biology**, v. 20, p. 233–239, 2007.
- CARAMASCHI, E. P. et al. Peixes das lagoas costeiras do norte fluminense: estudos de caso. In: ROCHA, C. F. D.; ESTEVES, F. A.; SCARANO, F. R. (Eds.). **Pesquisas de**

- longa duração na Restinga de Jurubatiba:** ecologia, história natural e conservação. São Carlos: RiMa, 2004. p. 309–337.
- CHAMBERS, J. The cyprinodontiform gonopodium, with an atlas of the gonopodia of the fishes of the genus *Limia*. **Journal of Fish Biology**, v. 30, n. 4, p. 389–418, 1987.
- CRUDGINGTON, H. S.; SIVA-JOTHY, M. T. Genital damage, kicking and early death. **Nature**. v. 407, p. 855–856, 2000.
- CONSTANTZ, G. D. Sperm competition in Poeciliid fishes. **Sperm Competition and the Evolution of Animal Mating systems**. p. 465 - 481, 1984.
- DALE BRODER, E. et al. Rapid evolution and plasticity of genitalia. **Journal of Evolutionary Biology**. v. 33, p. 1361–1370, 2020.
- DI DARIO F. et al. An update on the fish composition (Teleostei) of the coastal lagoons of the Restinga de Jurubatiba national park and the Imboassica lagoon, northern Rio de Janeiro state. **Acta Limnologica Brasiliensia**, v. 25, n. 3, p. 257–278, 2013.
- DOMENICI, P. Context-dependent variability in the components of fish escape response: integrating locomotor performance and behavior. **Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological Genetics and Physiology**. v. 313A, n. 2, p. 59–79, 2010.
- DOMENICI, P.; BLAKE, R. W. The kinematics and performance of fish fast-start swimming. **The Journal of Experimental Biology**, v. 200, p. 1165–1178, 1997.
- DOMENICI, P. et al. Predator-induced morphology enhances escape locomotion in crucian carp. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 275, p. 195–201, 2008.
- EBERHARD, W. G. Sexual selection and animal genitalia. **Harvard: University Press**, p. 244, 1985.
- EBERHARD, W. G. Evaluating models of sexual selection: genitalia as a test case. **American Naturalist**, v. 142, p. 564–571, 1993.
- EBERHARD, W. G. Female control: sexual selection by cryptic female choice. **Princeton: Univ. Press**, p. 501, 1996.
- EBERHARD, W. G. The function of female resistance behavior: intromission by male coercion vs. female cooperation in Sepsid flies (Diptera: Sepsidae). **Revista de Biologia Tropical**, v. 50, p. 485–505, 2002.
- EVANS, J. et al. Female behaviour mediates male courtship under predation risk in the guppy (*Poecilia reticulata*). **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 52, n. 6, p. 496–502, 2002.
- EVANS, J. P.; PILASTRO, A. Postcopulatory sexual selection. In: EVANS, J.; PILASTRO, A.; SCHLUPP, I. (Eds.). **Ecology and evolution of poeciliid fishes**. Chicago: University of Chicago Press, p. 197–208, 2011.

- ENDLER, J. A. Interactions between predators and prey. In: KREBS, J. R.; DAVIES, N. B. (Eds.). **Behavioural ecology: an evolutionary approach**. Oxford: Blackwell Scientific, 1991. p. 169–196.
- FOX R. J., et al. Disentangling the costs of male harassment and the benefits of polyandry for females. **Behavioral Ecology**. v 30, n. 3, p. 872–881, 2019.
- GACK, C.; PESCHKE, K 'Shouldering' exaggerated genitalia: a unique behavioural adaptation for the retraction of the elongate intromittant organ by the male rove beetle (*Aleochara tristis* Gravenhorst). **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 84, p. 307–312, 2005.
- GHEDOTTI, M. J. Phylogenetic analysis and taxonomy of the poecilioid fishes (Teleostei: Cyprinodontiformes). **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 130, p. 1–53, 2000.
- GAVRILETS, S.; ARNQVIST, G.; FRIBERG, U. The evolution of female mate choice by sexual conflict. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 268, n. 1466, p. 531–539, 2001.
- GASPARINI, C.; PILASTRO, A.; EVANS, J. P. Male Genital Morphology and Its Influence on Female Mating Preferences and Paternity Success in Guppies. **PLoS ONE**. v. 6, n. 7, p. e22329, 2011.
- GLAVASCHI, A. et al. Imminent risk of predation reduces the relative strength of postcopulatory sexual selection in the guppy. **Philosophical Transactions Royal Society B**. v. 375, p., 2020.
- GWYNNE, D. T. Does copulation increase the risk of predation? **Trends Ecology and Evolution**. v.4, p. 54-56, 1989.
- HASSELL, E. M. A. et al. Ontogeny and sex alter the effect of predation on body shape in a livebearing fish: sexual dimorphism, parallelism, and costs of reproduction. **Ecology and Evolution**, v. 2, p. 1738–1746, 2012.
- HEAD, M. L., BROOKS, R. Sexual coercion and the opportunity for sexual selection in guppies. **Animal Behaviour**. V. 71, n. 3, p. 515-522, 2006.
- HEAD, M. L. et al. Sexual selection on male body size, genital length and heterozygosity: consistency across habitats and social settings. **Journal of Animal Ecology**, v. 86, n. 6, p. 1458–1468, 2017.
- HEAD, M. L. et al. Predictors of male insemination success in the mosquitofish (*Gambusia holbrooki*). **Ecology and Evolution**. v. 5, n. 21, p. 4999–5006, 2015.
- HENDRY, A. P.; TAYLOR, E. B. How much of the variation in adaptive divergence can be explained by gene flow? An evaluation using lake-stream stickleback pairs. **Evolution**. v. 58, p. 2319-2331, 2004.

- HEINEN-KAY, J. L., et al. Human-caused habitat fragmentation can drive rapid divergence of male genitalia. **Evolutionary Applications**. v.7, n. 10, p. 1252–1267, 2014.
- HEINEN-KAY, J. L.; LANGERHANS, R. B. Predation-associated divergence of male genital morphology in a livebearing fish. **Journal of Evolutionary Biology**, v. 26, n. 10, p. 2135–2146, 2013.
- HOUDE, A. E. Sex, color and mate choice in guppies. **New Jersey: Princeton University Press**, p. 209, 1997.
- HOUSE, C. M. et al. Sexual and natural selection both influence male genital evolution. **PLoS ONE**. 8, v. 5, p. e63807, 2013.
- HOSKEN, D. J.; STOCKLEY, P. Sexual selection and genital evolution. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 19, p. 87–93, 2004.
- HORTH, L. et al. Color, body, size, and genitalia size are correlated traits in eastern mosquitofish (*Gambusia holbrooki*). **Copeia**, v. 2, p. 196–202, 2010.
- KAHN, A. T.; MAUTZ, B.; JENNIONS, M. D. Females prefer to associate with males with longer intromittent organs in mosquitofish. **Biology Letters**. n. 6, v. 1, p. 55–58, 2009.
- KELLY, C. D.; GODIN, J. G. J.; ABDALLAH, G. Geographical variation in the male intromittent organ of the Trinidadian guppy (*Poecilia reticulata*). **Canadian Journal of Zoology**, v. 78, p. 1674–1680, 2000.
- INGLEY, S. J. et al. Repeated evolution of local adaptation in swimming performance: population-level trade-offs between burst and endurance swimming in *Brachyrhaphis* freshwater fish. **Biological Journal of the Linnean Society**. v. 119, p. 1011–1026, 2016.
- KODAMA, I. et al. Role of the yellow spot around the urogenital opening of female mosquitofish (*Gambusia affinis*) as a cue for copulation. **Zoological Science**, v. 25, n. 12, p. 1199–1204, 2008.
- KOKKO, H. Treat ‘em mean, keep ‘em (sometimes) keen: evolution of female preferences for dominant and coercive males. **Evolutionary Ecology**, v. 19, p. 123–135, 2005.
- KÖPPEN, W. 1931. **Climatologia**. Buenos Aires: Fondo de Cultura Económica, 1931.
- KWAN, L. et al. Sexual conflict and the function of genitalic claws in guppies (*Poecilia reticulata*). **Biology Letters**, v. 9, n. 5, p. 20130267–20130267, 2013.
- KWAN, L. et al. A Potential Cost of Long Genitalia in Male Guppies: the Effects of Current Speed on Reproductive Behaviour. **Ethology**. v.122, p. 1–9, 2016.
- JENNIONS, M. D.; KELLY, C. D. Geographical variation in male genitalia in *Brachyrhaphis episcopi* (Poeciliidae): is it sexually or naturally selected? **Oikos**, v. 97, p. 79–86, 2002.

- KEMP D. J. Costly copulation in the wild: mating increases the risk of parasitoid-mediated death in swarming locusts. **Behavioral Ecology**. v. 23, p. 191-194, 2012.
- LANGERHANS, R. B. et al. Causes and Consequences of Genital Evolution. **Integrative and Comparative Biology**. v. 56, n. 4, p. 741–751, 2016.
- LANGERHANS, R. B.; DEWITT, T. J. Shared and unique features of evolutionary diversification. **American Naturalist** v. 164, p. 335–349, 2004.
- LANGERHANS, R. B. Trade-off between steady and unsteady swimming underlies predator-driven divergence in *Gambusia affinis*. **Journal of Evolutionary Biology**, v. 22, p. 1057–1075, 2009.
- LANGERHANS, R. B.; LAYMAN, C. A.; DEWITT, T. J. Male genital size reflects a trade-off between attracting mates and avoiding predators in two live-bearing fish species. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 102, n. 21, p. 7618–7623, 2005.
- LANGERHANS, R. B. et al. Predator-driven Phenotypic Diversification in *Gambusia affinis*. **Evolution** (Lawrence, Kans.) v. 58, p. 2305–2318, 2004.
- LANGERHANS, R. B.; REZNICK, D. N. Ecology and evolution of swimming performance in fishes: predicting evolution with biomechanics. In: DOMENICI, P.; KAPOOR, B. G. (Eds.). **Fish locomotion: an etho-ecological perspective**, 2009. p. 200-248.
- LANGERHANS, R. B. Predicting evolution with generalized models of divergent selection: a case study with poeciliid fish. **Integrative and Comparative Biology**, v. 50, p. 1167-1184, 2010.
- LANGERHANS, R. B.; MAKOWICZ, A. M. Shared and unique features of morphological differentiation between predator regimes in *Gambusia caymanensis*. **Journal of Evolutionary Biology**, v. 22, p. 2231–2242, 2009.
- LANGERHANS, R. B. Genital evolution. In: EVANS, J.; PILASTRO, A.; SCHLUPP, I. (Eds.). **Ecology and evolution of poeciliid fishes**. Chicago: University of Chicago Press, 2011. p. 228–240.
- LANGERHANS, R. B., DEWITT, T. J. Shared and unique features of evolutionary diversification. **The American Naturalist**, v. 164, p. 335–349, 2004.
- LENORMAND, T. Gene flow and the limits to natural selection. **Trends In Ecology & Evolution**. V. 17, p. 183-189, 2002.
- LILEY, N. R. Ethological isolating mechanisms in four sympatric species of poeciliid fishes. **Behaviour Supplement**, v. 13, p. 1-197, 1966.
- LIMA, S. L. Predators and the breeding bird: behavioural and reproductive flexibility under the risk of predation. **Biology Reviews**, v. 84, p. 485–513, 2009.
- LUBANGA, U. K. et al. Convenience polyandry and the role of lone and reciprocal calls in a psyllid. **Animal Behaviour**. v. 145, p. 1-10. 2018.

- MACEDO-SOARES, P. H. M. et al. Hydrological connectivity in coastal inland systems: lessons from a Neotropical fish metacommunity. **Ecology of Freshwater Fish**, v. 19, p. 7-18, 2010.
- MAGNHAGEN, C. Predation risk as a cost of reproduction. **Trends Ecology Evolution**, v. 6, p. 183–186, 1991.
- MAGURRAN, A. E.; SEGHERS, B. H. Sexual conflict as a consequence of ecology: evidence from guppy, *Poecilia reticulata*, populations in Trinidad. **Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences**, v. 255, p. 31–36, 1994a.
- MAGURRAN, A. E.; SEGHERS, B. H. A cost of sexual harassment in the guppy, *Poecilia reticulata*. **Proceedings of the Royal Society London B**, v. 258, p. 89–92, 1994b.
- MARTIN, L. et al. 1997. Geologia do quaternário costeiro do litoral norte do Rio de Janeiro e do Espírito Santo. Belo Horizonte: 1997. 112 p.
- MARTIN, S.; ALBERT, J.; LEBERG, P. The evolution of the poeciliid gonopodium: integrating morphological and behavioral traits. **Viviparous Fishes II**, p. 451-454, 2010.
- MATTHEWS, I. M. **Mating behavior and reproductive biology of the guppy, *Poecilia reticulata***. 1998. 208 f. Thesis. University of St. Andrews, 1998.
- MULLER, M. N. et al. Sexual coercion by male chimpanzees shows that female choice may be more apparent than real. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 65, p. 921–933, 2011.
- NOSIL, P.; CRESPI, B.J. Does gene flow constrain adaptive divergence or vice versa? Atest using ecomorphology and sexual isolation in *Timema cristinae* walking sticks. **Evolution**. v. 58, p. 102-112, 2004.
- OHLYAN, S.; SIHAG, R.; YADAVA, N, K. Courtship behaviour and mate choice in guppies: tactics and strategies. **Journal of Nature Science and Sustainable Technology**, v. 6, n. 3, p. 151-167, Jan. 2012.
- PARENTI, L. R. A phylogenetic and biogeographical analysis of Cyprinodontiform fishes (Teleostei, Atherinomorpha). **Bulletin of the American Museum of Natural History**, v.168, p. 341-557, 1981.
- PARK, D.; PROPPER, C. R. Pheromones from female mosquitofish at different stages of reproduction differentially affect male sexual activity. **Copeia**, v. 2002, n. 4, p. 1113-1117, 2002.
- PERES-NETO, P.; JACKSON, D. How well do multivariate data sets match? The advantages of a Procrustean superimposition approach over the Mantel test. **Oecologia**, v. 129, p. 169–178, 2001.
- PLATH, M. et al. Predator-induced changes of male and female mating preferences: innate and learned components. **Current Zoology**. v. 65, n. 3, p. 305–316, 2019.

- PLATH, M.; PARZEFALL, J.; SCHLUPP, I. The role of sexual harassment in cave and surface dwelling populations of the Atlantic molly, *Poecilia mexicana* (Poeciliidae, Teleostei). **Behavioral Ecology Sociobiology**, v. 54, n. 3, p. 303-309, 2003.
- PLATH, M.; TOBLER, M. Coercive mating and gonopodium length in two populations of a livebearing toothcarp (*Poecilia mexicana*): do cave molly males have shorter gonopodia? **Zeitschrift fur Fischkunde**, v. 8, p. 103-107, 2006.
- PILASTRO, A.; BISAZZA, A. Insemination efficiency of two alternative male mating tactics in the guppy *Poecilia reticulata*. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 266, n. 1431, p. 1887–1891, 1999.
- PILASTRO, A. et al. Copulation duration, insemination efficiency and male attractiveness in guppies. **Animal Behaviour**, v. 74, p. 321–328, 2007.
- POESER, F. N. **From the Amazon river to the Amazon molly and back again**. 2003. 180 f. Thesis. University of Amsterdam, 2003.
- RAMOS, M.; IRSCHICK, D. J.; CHRISTENSON, T. E. Overcoming an evolutionary conflict: removal of a reproductive organ greatly increases locomotor performance. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 101, p. 4883–4887, 2004.
- REIS, R. E.; KULLANDER, S. O.; FERRARIS-JUNIOR, C. J. 2003. **Check list of the freshwater fishes of South and Central America**. Porto Alegre: EdPUC-RS, 2003. 729 p.
- RIESCH, R.; MARTIN, R. A.; LANGERHANS, R. B. Predation's role in life-history evolution of a livebearing fish and a test of the Trexler-DeAngelis model of maternal provisioning. **American Naturalist**, v. 181, p. 78–93, 2013.
- RIUS, B. F. et al. Correlates of life-history variation in the livebearing fish *Poecilia vivipara* (Cyprinodontiformes: Poeciliidae) inhabiting an environmental gradient. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 126, p. 436–446, 2019.
- ROHLF, F.J. **TpsDig2**. Local: Casa Publicadora, 2017. Disponível em: <http://life.bio.sunysb.edu/morph>>. Acesso em: 01/09/2020.
- ROSEN, D. E.; BAILEY, R. M. The poeciliid fishes (Cyprinodontiformes), their structure, zoogeography, and systematics. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, v. 126, p. 1–176, 1963.
- ROSEN, D. E.; TUCKER, A. Evolution of secondary sexual characters and sexual behavior patterns in a family of viviparous fishes (Cyprinodontiformes: Poeciliidae). **Copeia**, v. 2, p. 201, 1961.
- WEBB, P. W. 1986. Locomotion and predator–prey relationships. In: LAUDER, G.V.; FEDER, M. (Eds.). **Predator–prey relationships**. Chicago: University of Chicago Press, 1986, p. 24–41.

- WILEY, R. H.; POSTON, J. Perspective: indirect mate choice, competition for mates, and coevolution of the sexes. **Evolution**. n. 50, v. 4, p. 1371–1381, 1996.
- SÁNCHEZ-BOTERO, J. I.; GARCEZ, D. S.; CARAMASCHI, E. P. Effects of connectivity between aquatic environments in the fish community structure in coastal lagoons of the Restinga of Jurubatiba National Park, Rio de Janeiro State, Brazil. **Arquivos de Ciências do Mar**. v. 42, n. 1, p. 12-21, 2009.
- SATO, A. Mating success of male guppy *Poecilia reticulata* in the wild. **Ichthyology Research**. v. 65, p. 231–236, 2018.
- SHELL-DUNCAN, B. et al. Dynamics of change in the practice of female genital cutting in Senegambia: Testing predictions of social convention theory. **Social Science & Medicine**, v. 73, n. 8, p. 1275–1283, 2011.
- SCHWARTZ, A. K.; HENDRY, A. P. A test for the parallel co-evolution of male colour and female preference in Trinidadian guppies. **Evolutionary Ecology. Research**, v. 9, p. 71–90, 2007.
- SIH, A. Predation risk and the evolutionary ecology of reproductive behavior. **Journal of Fish Biology**, v. 45, p. 111–130, 1994.
- THORNHILL, R.; ALCOK, J. The evolution of insect mating systems. **The evolution of insect mating systems**. p. 547, 1983.
- SIMMONS, L. W. et al. Evolutionary response to sexual selection in male genital morphology. **Current Biology**, v. 19, n. 17, p. 1442–1446, 2009.
- VEGA-TREJO, R. et al. Experimental evidence for sexual selection against inbred males. **Journal of Animal Ecology**, v. 86, n. 2, p. 394–404, 2017.

8. APÊNDICE

Tabela A1. Códigos da coleção científica do Instituto de Biodiversidade e

Sustentabilidade (NUPEM/UFRJ-Macaé), respectivos as lagoas utilizadas neste trabalho.

Lagoa	Código da coleção
Encantada	NPM2323
	NPM0524
Jurubatiba	NPM2320
	NPM6240
Preta	NPM2327
	NPM2930
	NPM6255
	NPM2385
Piripiri	NPM2419
	NPM2424

Catingosa	NPM2326
	NPM2402
	NPM2931
	NPM4080
Garças	NPM2322
	NPM2422
	NPM6278
Maria	NPM2325
Menina	NPM6266
Robalo	NPM6263
Visgueiro	NPM6261

Tabela A2. Descrição da localização dos 32 marcos anatômicos indicados na Fig. 4.

Marco#	Descrição do marco anatômico
1	Ponto mais antero-proximal do segmento mais distal que não apresenta espinho do raio 5a.
2	Ponto mais postero-proximal do segmento mais distal que não apresenta espinho do raio 5p.
3	Ponto mais distal do segmento mais distal que não apresenta espinho do raio 5a.
4	Ponto mais distal do segmento mais distal que não apresenta espinho do raio 4p.
5	Ponto mais postero-distal do segmento mais proximal que não apresenta espinho do raio 4p.
6	Ponto mais antero-distal do segmento mais proximal que não apresenta espinho do raio 4p.
7	Ponto antero-proximal do segmento mais distal que apresenta espinho dorsal do raio 4p.
8	Ponto postero-proximal do segmento mais distal que apresenta espinho dorsal do raio 4p.
9	Ponto mais postero-proximal do segmento retangular mais distal do raio 4a.
10	Ponto mais antero-proximal do segmento retangular mais distal do raio 4a.
11	Ponto mais postero-distal do segmento mais proximal que apresenta um espinho dorsal do raio 4a.
12	Ponto mais antero-distal do segmento mais proximal que apresenta um espinho dorsal do raio 4a.
13	Ponto mais antero-proximal do segmento mais distal que apresenta um espinho dorsal do raio 4a.
14	Ponto mais postero-proximal do segmento mais distal que apresenta um espinho dorsal do raio 4a.
15	Ponto mais postero-distal do segmento mais proximal que não apresenta espinho do raio 4a.

16	Ponto mais antero-distal do segmento mais proximal que não apresenta espinho do raio 4a.
17	Ponto mais distal do segmento mais distal que não apresenta espinho do raio 4a.
18	Ponto mais antero-distal do segmento mais distal que não apresenta espinho do raio 3.
19	Ponto mais postero-distal do segmento mais proximal que não apresenta espinho do raio 3.
20	Ponto mais antero-distal do segmento mais proximal que não apresenta espinho do raio 3.
21	Extremidade da serra do segmento mais distal que apresenta serra ventral do raio 3.
22	Ponto mais postero-proximal do segmento mais distal que apresenta serra ventral do raio 3.
23	Ponto mais postero-distal do segmento mais proximal que apresenta serra ventral do raio 3.
24	Ponto mais antero-distal do segmento mais proximal que apresenta serra ventral do raio 3.
25	Extremidade da serra do segmento mais proximal que apresenta serra ventral do raio 3.
26	Extremidade da serra ventral do segmento mais distal que apresenta serra ventral e serra dorsal do raio 3.
27	Ponto mais antero-proximal do segmento mais distal que apresenta serra ventral e serra dorsal do raio 3.
28	Ponto mais postero-proximal do segmento mais distal que apresenta serra ventral e serra dorsal do raio 3.
29	Ponto mais postero-proximal do segmento mais proximal que apresenta serra ventral e serra dorsal do raio 3.
30	Ponto mais antero-proximal do segmento mais proximal que apresenta serra ventral e serra dorsal do raio 3.
31	Extremidade da serra ventral do segmento mais proximal que apresenta serra ventral e serra dorsal do raio 3.
32	Limite dorsal do raio 5p em relação ao marco 9#.
