



Universidade do Estado do Rio de Janeiro
Centro Biomédico
Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes

Bruno Gorini de Araújo Passos Pacheco

**História de vida das fêmeas de três espécies de Poeciliidae
de um riacho costeiro da Mata Atlântica**

Rio de Janeiro

2013

Bruno Gorini de Araújo Passos Pacheco

**História de vida das fêmeas de três espécies de Poeciliidae
de um riacho costeiro da Mata Atlântica**

Dissertação apresentada, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre, ao Programa de Pós-graduação em Ecologia e Evolução, da Universidade do Estado do Rio de Janeiro.

Orientadora: Prof.^a Dra. Rosana Mazzoni

Rio de Janeiro

2013

CATALOGAÇÃO NA FONTE
UERJ / REDE SIRIUS / BIBLIOTECA CTC-A

P116 Pacheco, Bruno Gorini de Araújo Passos.
História de vida das fêmeas de três espécies de
Poeciliidae de um riacho costeiro da Mata Atlântica / Bruno
Gorini da Araújo Passos Pacheco. – 2013.
85f.: il.

Orientadora: Rosana Mazzoni.

Dissertação (Mestrado) - Universidade do Estado do Rio
de Janeiro. Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes.
Inclui bibliografia.

1. Peixe - Reprodução – Maricá (RJ) - Teses. 2.
Barrigudinho (Peixe) – Reprodução – Maricá (RJ) Teses. 3.
Poeciliidae – Teses. 4. Viviparidade – Teses. 5. Mata
Atlântica - Teses. I. Mazzoni, Rosana. II. Universidade do
Estado do Rio de Janeiro. Instituto de Biologia Roberto
Alcântara Gomes. III. Título.

CDU 597(815.3)

Autorizo, apenas para fins acadêmicos e científicos, a reprodução total
ou parcial desta dissertação.

Assinatura

Data

Bruno Gorini de Araújo Passos Pacheco

**História de vida das fêmeas de três espécies de Poeciliidae
de um riacho costeiro da Mata Atlântica**

Dissertação apresentada, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre, ao Programa de Pós-graduação em Ecologia e Evolução, da Universidade do Estado do Rio de Janeiro.

Aprovada em 26 de fevereiro de 2013.

Banca Examinadora:

Prof.^a Dra. Miriam Plaza Pinto
Programa de Pós-graduação em Ecologia e Evolução da UERJ

Prof.^a Dra. Erica Maria Pellegrini Caramaschi
Instituto de Biologia da UFRJ

Prof.^a Dra. Eugenia Zandoná
Departamento de Ecologia do IBRAG - UERJ

Prof.^a Dra. Rosana Mazzoni
Programa de Pós-graduação em Ecologia e Evolução da UERJ

Prof.^a Dra. Ana Cristina Petry
Instituto de Biologia da UFRJ

Rio de Janeiro

2013

AGRADECIMENTOS

Primeiramente, agradeço aos meus pais, Ricardo e Karla, pela oportunidade de cursar uma pós-graduação e pelo apoio dedicado a mim todos esses anos.

As minhas avós, Ceci e Gessy, pelo carinho e apoio durante todos os momentos da minha vida.

As minhas amigas, Bárbara Moraes, Eliane Martins, Lu Araújo, Marcelle França, Mariana Marinho e Marina Fernandes, pelos momentos de descontração, pela compreensão, pela paciência e pelo carinho. Em especial a Mariana pela revisão, dicas e sugestões.

A minha orientadora, Prof^a. Dra. Rosana Mazzoni, por toda a ajuda, orientação e oportunidade de trabalhar em seu laboratório.

Ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução da Universidade do Estado do Rio de Janeiro e seus docentes.

Aos amigos e colegas do Laboratório de Ecologia de Peixes – UERJ pela ajuda nas coletas. Em especial a Raquel Costa pelo apoio durante momentos difíceis, conhecimentos compartilhados e bom humor em todas as horas.

A revisora, Eugenia Zandoná, pelas sugestões e opiniões que acrescentaram muito ao meu trabalho.

As instituições que deram suporte financeiro para a realização deste trabalho: CAPES, FAPERJ e CNPq.

A toda minha família pelo incentivo.

E a todos aqueles, que de alguma forma, contribuíram e acompanharam mais esta fase importante da minha vida.

Muito obrigado!

Cause all of the stars are fading away
Just try not to worry, you'll see them some day
Just take what you need and be on your way

Oasis

RESUMO

PACHECO, Bruno Gorini de Araújo Passos. *História de vida das fêmeas de três espécies de Poeciliidae de um riacho costeiro da Mata Atlântica*. 2013. 85 f. Dissertação (Mestrado em Ecologia e Evolução) - Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2013.

A teoria da história de vida é uma importante ferramenta para entender diferenças nas estratégias reprodutivas entre populações sob diferentes condições ambientais e para a inferência das possíveis adaptações locais. Os poecilídeos são excelentes modelos para estudos sobre a divergência da história de vida entre populações devido às suas peculiaridades reprodutivas baseadas em diferentes graus de viviparidade, respostas rápidas às condições ambientais, reprodução continuada e curto tempo de geração. Considerando que *Phalloceros harpagos*, *Poecilia vivipara* e *Poecilia reticulata* - três espécies de poecilídeos encontrados no rio Ubatiba, no município de Maricá, Rio de Janeiro - apresentam populações pouco móveis e compartilham dietas semelhantes, a competição por recursos alimentares pode influenciar bastante a história de vida dessas espécies em áreas onde as mesmas coocorrem. As coletas foram realizadas em seis localidades do rio Ubatiba, as quais foram selecionadas pelo padrão de ocorrência das espécies de poecilídeos. Para comparação das histórias de vida das três espécies, foram analisados o comprimento padrão, o tamanho da primeira maturação, o peso total, o índice gonadossomático (IGS), o tamanho da ninhada, e a presença ou ausência de superfetação. Com intuito de aferir as adaptações nas características da história de vida de cada espécie de acordo com a localidade, foram separados os dados das espécies, e então, comparadas as localidades. Além das características citadas, analisou-se também a presença ou ausência de matrotrofia. As análises de correlação demonstraram que o tamanho da fêmea influencia o peso total, o investimento reprodutivo e o tamanho da ninhada das espécies estudadas. As fêmeas grávidas de *P. vivipara* apresentaram os maiores valores de comprimento padrão, tamanho da primeira maturação, peso total, IGS e tamanho das ninhadas, entre as três espécies. As características da história de vida de *P. reticulata* exibiram semelhanças ora com *P. harpagos* (comprimento padrão, tamanho da primeira maturação e peso total), ora com *P. vivipara* (IGS). O tamanho das ninhadas diferiu significativamente entre as espécies. A superfetação esteve presente entre 12-15% das fêmeas grávidas das três espécies de poecilídeos. A análise das características da história de vida de *P. harpagos* de acordo com a localidade mostrou que o tamanho, peso, IGS e tamanho da ninhada das fêmeas estão intimamente relacionados à ocorrência de outros poecilídeos. As fêmeas de *P. vivipara* também apresentaram variações de IGS e tamanho da ninhada ligadas à coocorrência, contudo, não mostraram diferenças de tamanho e peso de acordo com a localidade. Já *P. reticulata* apresentou diferença de peso, IGS e tamanho da ninhada em relação à ocorrência das outras espécies, mas de tamanho não. Observou-se, para as três espécies, a presença concomitante de superfetação e matrotrofia, e houve indícios de que a variação dos graus de matrotrofia foi influenciada pelos diferentes padrões de ocorrência. Os poecilídeos apresentaram uma variedade de padrões de história de vida, os quais parecem ter sido moldados principalmente pela competição interespecífica por recursos alimentares.

Palavras-chave: História de Vida. Poeciliidae. Plasticidade Fenotípica. Estratégias Reprodutivas. Superfetação. Matrotrofia. Mata Atlântica.

ABSTRACT

Life-history theory is an important tool to understand differences in reproductive strategies among populations under different environmental conditions, and for the inference of possible local adaptations. Poeciliids are ideal organisms for the study of life-history divergence among populations due to their reproductive peculiarities based on different levels of viviparity, prompt responses to environmental conditions, continuous reproduction and a short generation time. Considering that *Phalloceros harpagos*, *Poecilia reticulata* and *Poecilia vivipara* - three poeciliid species found in the Ubatiba river, in Maricá municipality, Rio de Janeiro - have low-mobility populations and share similar diets, competition for food resources can greatly influence the life-history of these species in areas where they co-occur. Samples were collected at six locations of the Ubatiba river, which were selected by the pattern of poeciliid species occurrence. To compare the life histories of the three species we analyzed standard length, size at first maturity, total weight, gonadosomatic index (GSI), brood size, and the presence or absence of superfetation. In order to assess the changes in life history characteristics of each species according to location, data was separated by species, and then locations were compared. Besides the mentioned features, the presence or absence of matrotrophy was also examined. Correlation analysis showed that female size influences the total weight, reproductive investment and brood size of poeciliid species. Pregnant females of *P. vivipara* showed the highest standard length, size at first maturity, total weight, brood size and GSI among the three species. Life-history traits of *P. reticulata* exhibited similarities with either *P. harpagos* (standard length, size at first maturity and total weight) or *P. vivipara* (GSI). Brood size differed significantly among species. Between 12-15% of pregnant females of the three poeciliid species presented superfetation. *P. harpagos* life-history traits according to location showed that standard length, weight, GSI and brood size of females are closely related to the occurrence of other poeciliids. *P. vivipara* females also showed variations of GSI and brood size linked to co-occurrence, however, showed no differences in standard length and weight according to location. Whilst, *P. reticulata* presented differences in weight, GSI and brood size related to the occurrence of other species but not in length. We observed, for the three species, the concomitant presence of superfetation and matrotrophy, and there was evidence that the variation in degrees of matrotrophy was influenced by different patterns of occurrence. Poeciliids presented a variety of life-history patterns, which seem to have been shaped primarily by interspecific competition for food resources.

Keywords: Life-history. Poeciliidae. Phenotypic plasticity. Reproductive Strategies. Superfetation. Matrotrophy. Atlantic Forest.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 - Ilustração do dimorfismo sexual em poecilídeos	16
Figura 2 - Padrões de alocação reprodutiva (definida como a proporção da massa úmida da fêmea alocada para a reprodução) em peixes vivíparos com diferentes modos de reprodução.....	17
Figura 3 - Distribuição global e origem de <i>P. reticulata</i>	19
Figura 4 - Mapa de Maricá (RJ) com indicação das localidades amostras no rio Ubatiba.....	26
Figura 5 - Esquema representativo do procedimento utilizado na execução da pesca elétrica, no sistema fluvial do rio Ubatiba.....	27
Figura 6 - Representação das localidades amostradas no rio Ubatiba.	31
Figura 7 - Gráfico de dispersão de pontos, representando a relação entre o peso total e comprimento padrão de <i>P. harpagos</i>	32
Figura 8 - Gráfico de dispersão de pontos, representando a relação entre o peso total e comprimento padrão de <i>P. vivipara</i>	33
Figura 9 - Gráfico de dispersão de pontos, representando a relação entre o peso total e comprimento padrão de <i>P. reticulata</i>	33
Figura 10 - Gráfico de dispersão de pontos, representando a relação entre o IGS e comprimento padrão de <i>P. harpagos</i>	34
Figura 11 - Gráfico de dispersão de pontos, representando a relação entre o IGS e comprimento padrão de <i>P. vivipara</i>	35
Figura 12 - Gráfico de dispersão de pontos, representando a relação entre o IGS e comprimento padrão de <i>P. reticulata</i>	35
Figura 13 - Gráfico de dispersão de pontos, representando a relação entre o tamanho da ninhada e comprimento padrão de <i>P. harpagos</i>	36
Figura 14 - Gráfico de dispersão de pontos, representando a relação entre o tamanho da ninhada e comprimento padrão de <i>P. vivipara</i>	37
Figura 15 - Gráfico de dispersão de pontos, representando a relação entre o tamanho da ninhada e comprimento padrão de <i>P. reticulata</i>	37
Figura 16 - Médias de comprimento padrão das fêmeas grávidas das três espécies e seus respectivos erros padrões.....	38
Figura 17 - Médias de peso total das fêmeas grávidas das três espécies e seus respectivos erros padrões.	39

Figura 18 - Médias de IGS das fêmeas grávidas das três espécies e seus respectivos erros padrões.....	40
Figura 19 - Médias de tamanho das ninhadas das três espécies e seus respectivos erros padrões.....	41
Figura 20 - Porcentagem de fêmeas com superfetação das três espécies.....	42
Figura 21 - Representação das localidades amostradas no rio Ubatiba	43
Figura 22 - Médias de comprimento padrão das fêmeas grávidas de <i>P. harpagos</i> nas três localidades e seus respectivos erros padrões	44
Figura 23 - Médias de peso total das fêmeas grávidas de <i>P. harpagos</i> nas três localidades e seus respectivos erros padrões.....	45
Figura 24 - Médias de IGS das fêmeas grávidas de <i>P. harpagos</i> nas três localidades e seus respectivos erros padrões.....	46
Figura 25 - Médias de tamanho das ninhadas de <i>P. harpagos</i> nas três localidades e seus respectivos erros padrões.....	47
Figura 26 - Porcentagem de fêmeas de <i>P. harpagos</i> com superfetação nas três localidades	48
Figura 27 - Cinco estágios do desenvolvimento embrionário de <i>P. harpagos</i>	49
Figura 28 - Índice de matrotrofia de <i>P. harpagos</i> nas três localidades.....	50
Figura 29 - Representação das localidades amostradas no rio Ubatiba	51
Figura 30 - Médias de comprimento padrão das fêmeas grávidas de <i>P. vivipara</i> nas quatro localidades e seus respectivos erros padrões.....	52
Figura 31 - Médias de peso total das fêmeas grávidas de <i>P. vivipara</i> nas quatro localidades e seus respectivos erros padrões.....	52
Figura 32 - Médias de IGS das fêmeas grávidas de <i>P. vivipara</i> nas quatro localidades e seus respectivos erros padrões.....	53
Figura 33 - Médias de tamanho das ninhadas de <i>P. vivipara</i> nas quatro localidades e seus respectivos erros padrões.....	54
Figura 34 - Porcentagem de fêmeas de <i>P. vivipara</i> com superfetação nas quatro localidades	55
Figura 35 - Cinco estágios do desenvolvimento embrionário de <i>P. vivipara</i>	56
Figura 36 - Índice de matrotrofia de <i>P. vivipara</i> nas quatro localidades	57
Figura 37 - Representação das localidades amostradas no rio Ubatiba	58
Figura 38 - Médias de comprimento padrão das fêmeas grávidas de <i>P. reticulata</i> nas quatro localidades e seus respectivos erros padrões ..	59

Figura 39 - Médias de peso total das fêmeas grávidas de <i>P. reticulata</i> nas quatro localidades e seus respectivos erros padrões.....	60
Figura 40 - Médias de IGS das fêmeas grávidas de <i>P. reticulata</i> nas quatro localidades e seus respectivos erros padrões.....	61
Figura 41 - Médias de tamanho das ninhadas de <i>P. reticulata</i> nas quatro localidades e seus respectivos erros padrões.....	62
Figura 42 - Porcentagem de fêmeas de <i>P. reticulata</i> com superfetação nas quatro localidades	63
Figura 43 - Cinco estágios do desenvolvimento embrionário de <i>P. reticulata</i>	64
Figura 44 - Índice de matrotrofia de <i>P. reticulata</i> nas quatro localidades	65

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 - Número de fêmeas grávidas de poecilídeos por localidade do rio Ubatiba, Maricá, RJ.....	31
Tabela 2 - Resultados das análises de regressão linear entre o peso total (Pt) e comprimento padrão (Cp) dos poecilídeos do rio Ubatiba, Maricá, RJ.....	32
Tabela 3 - Resultados das análises de regressão linear entre o índice gonadossomático (IGS) e comprimento padrão (Cp) dos poecilídeos do rio Ubatiba, Maricá, RJ.....	34
Tabela 4 - Resultados das análises de regressão linear entre o tamanho da ninhada e comprimento padrão dos poecilídeos do rio Ubatiba, Maricá, RJ.....	36
Tabela 5 - Valores de p obtidos pelo teste de <i>Scheffé</i> para a diferença entre as médias de comprimento padrão das três espécies	39
Tabela 6 - Valores de p obtidos pelo teste de <i>Scheffé</i> para a diferença entre as médias de peso total das três espécies.....	40
Tabela 7 - Valores de p obtidos pelo teste de <i>Scheffé</i> para a diferença entre as médias de IGS das três espécies.....	41
Tabela 8 - Valores de p obtidos pelo teste de <i>Scheffé</i> para a diferença entre as médias de tamanho das ninhadas das três espécies.....	42
Tabela 9 - Valores de p obtidos pelo teste de <i>Scheffé</i> para a diferença entre as médias de comprimento padrão de <i>P. harpagos</i> nas três localidades	44
Tabela 10 - Valores de p obtidos pelo teste de <i>Scheffé</i> para a diferença entre as médias de peso total de <i>P. harpagos</i> nas três localidades.....	45
Tabela 11 - Valores de p obtidos pelo teste de <i>Scheffé</i> para a diferença entre as médias de IGS de <i>P. harpagos</i> nas três localidades.....	46
Tabela 12 - Valores de p obtidos pelo teste de <i>Scheffé</i> para a diferença entre as médias de tamanho de ninhadas de <i>P. harpagos</i> nas três localidades	47
Tabela 13 - Valores de p obtidos pelo teste de <i>Scheffé</i> para a diferença entre as médias de IGS de <i>P. vivipara</i> nas quatro localidades	53

Tabela 14 - Valores de p obtidos pelo teste de <i>Scheffé</i> para a diferença entre as médias de número total de embriões por fêmea de <i>P. vivipara</i> nas quatro localidades	54
Tabela 15 - Valores de p obtidos pelo teste de <i>Scheffé</i> para a diferença entre as médias de comprimento padrão de <i>P. reticulata</i> nas quatro localidades	59
Tabela 16 - Valores de p obtidos pelo teste de <i>Scheffé</i> para a diferença entre as médias de peso de <i>P. reticulata</i> nas quatro localidades.....	60
Tabela 17 - Valores de p obtidos pelo teste de <i>Scheffé</i> para a diferença entre as médias de IGS de <i>P. reticulata</i> nas quatro localidades	61
Tabela 18 - Valores de p obtidos pelo teste de <i>Scheffé</i> para a diferença entre as médias de número total de embriões por fêmea de <i>P. reticulata</i> nas quatro localidades	62

SUMÁRIO

	INTRODUÇÃO	13
1	OBJETIVOS	24
1.1	Objetivo Geral	24
1.2	Objetivos Específicos	24
2	MATERIAIS E MÉTODOS	25
2.1	Área de estudo	25
2.2	Coleta dos poecilídeos	27
2.3	Análise dos poecilídeos	28
2.4	Tratamento dos dados	29
3	RESULTADOS	31
3.1	Análise da relação entre as variáveis	32
3.2	Comparação entre as principais características da história de vida das fêmeas de poecilídeos do rio Ubatiba	38
3.3	Adaptações nas características da história de vida das fêmeas de poecilídeo ao longo do rio Ubatiba	43
3.3.1	<i><u>Phalloceros harpagos</u></i>	43
3.3.2	<i><u>Poecilia vivipara</u></i>	50
3.3.3	<i><u>Poecilia reticulata</u></i>	57
4	DISCUSSÃO	66
4.1	Tamanho da fêmea e sua relação com outras características da história de vida de poecilídeos	66
4.2	Comparação entre as principais características da história de vida das fêmeas de poecilídeos do rio Ubatiba	67
4.3	Adaptações nas características da história de vida das fêmeas de poecilídeos ao longo do rio Ubatiba	69
5	CONCLUSÕES	74
	REFERÊNCIAS	76

INTRODUÇÃO

Estudo da história de vida e os peixes teleósteos

A história de vida de um organismo foi conceituada por Begon *et al.* (1996) como sendo o padrão de seu crescimento, diferenciação e, especialmente, reprodução ao longo da vida. Assim como os caracteres comportamentais, as características da história de vida dos organismos têm sido relacionadas, na maior parte das vezes com fatores ecológicos. Variações nessas características são interpretadas como um conjunto de características coadaptadas moldadas pela seleção natural para solucionar problemas ecológicos particulares (Stearns 1976).

Os peixes formam o grupo mais numeroso e diversificado entre os vertebrados, possuem grande variedade morfológica e comportamental, e são encontrados nos mais distintos ambientes aquáticos do planeta (Moyle & Cech 1982). Atualmente são conhecidas cerca de 28.000 espécies, distribuídas em 62 ordens e aproximadamente 515 famílias, representando mais da metade do número de espécies de vertebrados conhecidos (Nelson 2006).

Um dos aspectos mais importantes e interessantes da plasticidade alcançada pelos peixes é o número diverso de estratégias reprodutivas utilizadas por diferentes grupos. A estratégia reprodutiva é o conjunto de características que uma espécie deverá manifestar para ter sucesso na reprodução, de modo a garantir o equilíbrio da população (Vazzoler 1996). Considerando que cada espécie tem sua distribuição estabelecida por um determinado conjunto de condições ecológicas, ela deve apresentar uma única estratégia reprodutiva e, para tanto, apresentar adaptações anatômicas, fisiológicas, comportamentais e energéticas específicas. Entretanto, as variações nas condições de determinado ambiente determinam mudanças em algumas características da estratégia, de modo que esta venha a ser bem-sucedida. Estas características variáveis são denominadas táticas reprodutivas. O grau de plasticidade entre estas características é diferente, sendo que algumas táticas exibem ampla gama de variação, enquanto em outras esta amplitude é mais restrita. Assim, a estratégia reprodutiva é o padrão geral de reprodução mostrado por uma

espécie ou população, enquanto as táticas reprodutivas são aquelas características variáveis no padrão, em resposta a flutuações do ambiente (Wootton 1984).

Em um mesmo ambiente, podemos, muitas vezes, encontrar padrões reprodutivos distintos entre membros da mesma comunidade íctica. Em alguns casos, espécies intimamente aparentadas exibem estratégias reprodutivas diferentes e, em outros, espécies filogeneticamente distantes convergem independentemente para o mesmo tipo de estratégia (Winemiller 1989).

A teoria da história de vida é uma importante ferramenta para entender diferenças nas estratégias reprodutivas entre populações sob diferentes condições ambientais e para a inferência das possíveis adaptações locais (Wootton 1984; Reznick & Endler 1982; Reznick & Miles 1989; Reznick *et al.* 1990, 1997; Downhower *et al.* 2000; Johnson & Belk 2001). Os peixes tropicais de água doce apresentam uma grande diversidade de características morfológicas, fisiológicas e ecológicas (Lowe-McConnell 1987) e, portanto, essas assembleias de peixes fornecem excelentes sistemas para avaliação dos padrões da história de vida.

As grandes bacias hidrográficas brasileiras abrigam as mais diversas assembleias de peixes de água doce do planeta, sendo cerca de 3050 espécies já descritas (Froese & Pauly 2012). Dentre as espécies que compõem essas assembleias, os peixes teleósteos se destacam por sua abundância, diversidade, variedade de padrões morfológicos e modos de vida (Wootton 1990).

A grande maioria dos Teleostei viventes pertence ao clado Eutelostei, o qual evoluiu antes do Cretáceo Superior. Dentre os euteleósteos mais derivados estão os Acanthopterygii, que possuem distribuição cosmopolita. Estes peixes representam um grupo monofilético caracterizado por várias estruturas e especializações funcionais, como o aparelho mandibular faríngeo e o mecanismo mandibular oral. Os acantopterígios contêm mais da metade de todas as famílias de peixes (aproximadamente 267 famílias), as quais estão distribuídas em 13 ordens, dentre elas os Cyprinodontiformes (Nelson 2006).

A maioria dos Teleostei é ovípara (produzem ovos que se desenvolvem fora do corpo materno), porém algumas espécies são vivíparas (Pough *et al.* 1993). De acordo com Turner (1947), o termo viviparidade pode ser usado para todos os casos em que os ovos são fertilizados antes de deixar o corpo materno e ficam retidos, mesmo por um curto período. Ainda segundo ele, a viviparidade é uma característica que surgiu independentemente na história evolutiva de diversos grupos animais, e

não é surpresa que um grupo biologicamente diversificado e bem-sucedido como o dos peixes teleósteos apresente esta característica dentre suas táticas reprodutivas.

Poecilídeos como modelos para o estudo da história de vida

A ordem Cyprinodontiformes é monofilética e contém cerca de 700 espécies agrupadas em nove famílias, que ocorrem quase no mundo todo, especialmente em ambientes de água doce da Região Tropical. São também encontradas em ambientes estuarinos, nas regiões temperadas da América do Norte, planícies costeiras do Mar Mediterrâneo e do Mar Negro (Menezes *et al.* 2007; Hertwig 2008). Caracterizam-se por apresentarem uma única nadadeira dorsal, a nadadeira anal raramente possui espinhos, não apresentam nadadeira adiposa, nem linha lateral, e a boca é normalmente grande e voltada para cima (Menezes *et al.* 2007).

A família Poeciliidae é um grupo diverso de Cyprinodontiformes, com 220 espécies que apresentam ampla distribuição nos continentes africano e americano (Bragança & Costa 2011). O monofiletismo e a posição filogenética de Poeciliidae e as principais interações entre os gêneros foram estabelecidas por Parenti (1981) e Parenti & Rauchenberg (1989). Os poecilídeos caracterizam-se por apresentar corpo comprimido lateralmente, cabeça quase inteiramente coberta por escamas, boca voltada para cima e linha lateral ausente ou vestigial (Santos *et al.* 2004). Apresentam fertilização interna, e apenas um gênero, *Tomeurus*, não é vivíparo (Rosen & Bailey 1963). Ainda, demonstram elevado dimorfismo sexual, os machos sendo menores que as fêmeas e com sua nadadeira anal transformada em gonopódio (Britski *et al.* 2007) (Figura 1). Este é uma estrutura formada pela modificação do terceiro, quarto e quinto raios da nadadeira anal, e é utilizado na reprodução (Lucinda & Reis, 2005). Vivem em ambientes lênticos e se alimentam preferencialmente de larvas de insetos, majoritariamente dípteros (Britski *et al.* 2007).

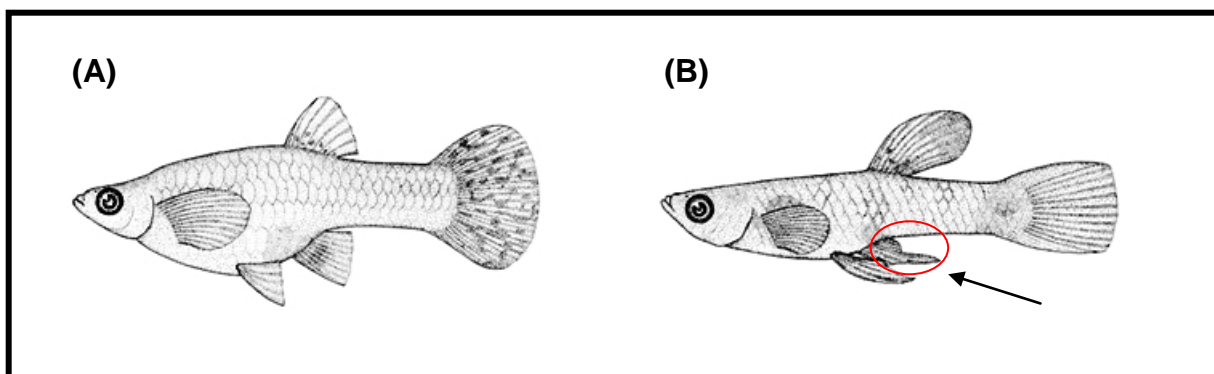


Figura 1 - Ilustração do dimorfismo sexual em poecilídeos. Legenda: (A) Fêmea; (B) Macho (gonopódio em destaque). Fonte: Adaptada de McDowall 1990.

Na maioria das espécies de poecilídeos a matrotrofia não ocorre, mas sim a lecitotrofia (Thibault & Schultz 1978). Alguns autores consideram apenas a matrotrofia como um caso real de viviparidade, considerando a lecitotrofia como ovoviviparidade (Scrimshaw 1945; Pough *et al.* 1993). Na lecitotrofia, os ovos já contêm todos os nutrientes necessários antes da fertilização (Reznick *et al.* 1992), sendo assim, todos os nutrientes do embrião provêm do vitelo, e somente alguns íons inorgânicos e gases dissolvidos são trocados entre a circulação materna e a do embrião (Pough *et al.* 1993). Por outro lado, na matrotrofia, o fornecimento dos nutrientes aos embriões pela mãe continua ocorrendo mesmo após a fertilização (Reznick *et al.* 1992), ou seja, durante o desenvolvimento dos embriões.

As espécies lecitotróficas produzem ovos grandes com muito vitelo, e por isso, apresentam grande alocação reprodutiva inicial. Já, as espécies matrotróficas produzem ovos pequenos com pouco vitelo e fornecem mais recursos durante o desenvolvimento embrionário. Portanto, a alocação reprodutiva inicial nestas espécies é pequena e aumenta devido ao fornecimento de nutrientes maternos pós-fecundação (Pollux *et al.* 2009 – Figura 2a).

Entre os Cyprinodontiformes, a superfetação é uma característica que foi encontrada apenas entre membros da família Poeciliidae (Thibault & Schultz 1978). Segundo Scrimshaw (1944), a superfetação ocorre quando há simultaneamente, numa mesma fêmea, mais de um lote de embriões em diferentes estágios de desenvolvimento. A superfetação aumenta a frequência de produção de prole e reduz a amplitude em torno da alocação reprodutiva média. Em última análise, esta reduz o esforço reprodutivo necessário para produção da prole sem afetar a fecundidade total em comparação com espécies que não apresentam superfetação

(tanto em espécies lecitotróficas, quanto em matrotólicas) (Pollux *et al.* 2009 – Figura 2b).

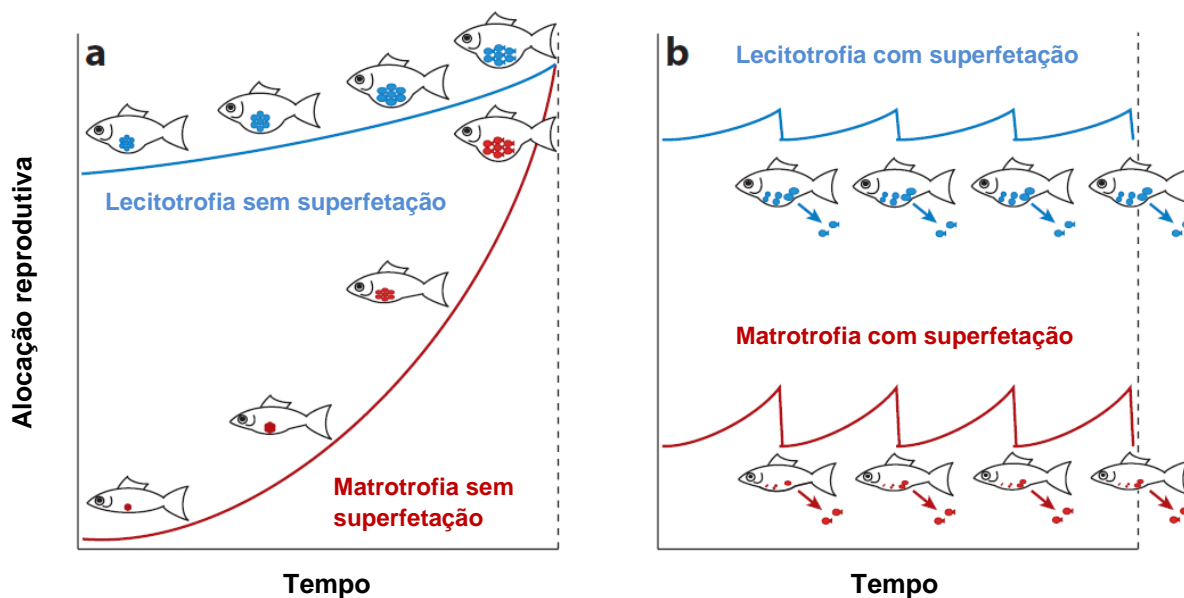


Figura 2 - Padrões de alocação reprodutiva (definida como a proporção da massa úmida da fêmea alocada para a reprodução) em peixes vivíparos com diferentes modos de reprodução. Fonte: Adaptada de Pollux *et al.* 2009.

Os poecilídeos são excelentes modelos para estudos sobre a divergência da história de vida entre populações devido às suas peculiaridades reprodutivas baseadas em diferentes graus de viviparidade (Thibault & Schultz 1978; Trexler 1985), respostas rápidas às condições ambientais, reprodução continuada e curto tempo de geração (Stearns 1992; Reznick *et al.* 1997).

O gênero *Poecilia* é monofilético (Poeser 2003), composto por 43 espécies válidas (Fricke & Eschmeyer 2012), que se distribuem amplamente, com ocorrência desde o sudeste dos Estados Unidos até o sul do Brasil (Breden *et al.* 1999). As espécies deste gênero são agrupadas com base em três sinapomorfias: serra denteada na porção mediana do terceiro raio, gancho saliente na porção distal do quinto raio e gancho na porção distal do terceiro raio, todos os caracteres no raio gonopodial. Entretanto, apenas esses caracteres não podem ser usados para definir o gênero, já que podem estar reduzidos ou perdidos em algumas espécies (Poeser *et al.* 2005). Representantes deste grupo apresentam alta tolerância a ambientes extremos, principalmente de salinidade e temperatura (Trexler 1989) e são encontrados em uma grande variedade de ambientes, exibindo grande variação morfológica (Breden *et al.* 1999).

Já o gênero *Phalloceros* foi recentemente revisado por Lucinda (2008), que descreveu 21 novas espécies, anteriormente classificadas como *Phalloceros caudimaculatus* (Hensel, 1868), sendo *Phalloceros harpagos* Lucinda, 2008 uma delas. Talvez devido à ausência de estudos taxonômicos sobre o gênero, até recentemente, são poucos os trabalhos sobre aspectos da história de vida das espécies.

***Poecilia reticulata* Peters, 1859 e seu potencial como espécie invasora**

As espécies invasoras são amplamente reconhecidas por representarem uma grande ameaça à diversidade biológica (Vitousek *et al.* 1997; Pimentel *et al.* 2001; Arim *et al.* 2006). Embora muitos impactos já tenham sido documentados nos ambientes terrestre e marinho, as assembleias de peixes de água doce parecem particularmente vulneráveis à presença das espécies exóticas (Deacon *et al.* 2011).

As espécies invasoras podem impactar a diversidade biológica de duas formas: através da redução da abundância e variedade de peixes de determinada localidade, e também através da redução da diferença entre as assembleias de diferentes localidades (Kolar & Lodge 2002). A primeira ocorre quando a espécie invasora aumenta as taxas de extinção das espécies nativas ou leva à redução do tamanho das populações locais. E a segunda, quando a fauna de peixes de distintas regiões se torna homogeneizada à medida que a mesma espécie invade diferentes assembleias (Kaufman 1992).

Embora as espécies exóticas possam induzir as espécies nativas à extinção, elas não necessariamente rompem as funções ecossistêmicas, porque podem assumir os papéis ecossistêmicos das espécies nativas. Neste caso, a comunidade íctica poderia não ter seu funcionamento drasticamente alterado, porém seria prejudicada do ponto de vista da riqueza de espécies. Com a entrada de espécies exóticas na comunidade, espécies filogeneticamente similares às primeiras ou que possuem nichos ecológicos semelhantes, sofreriam uma forte pressão competitiva imposta pelas espécies exóticas (Ricklefs 2003).

Poecilia reticulata, também conhecida como *guppy*, é uma espécie nativa de Trinidad e Tobago, e da zona costeira do nordeste da América do Sul (Magurran 2005). No entanto, esta tem se disseminado vastamente como resultado da intervenção humana, e a espécie agora está amplamente distribuída em rios e riachos tropicais de todo o planeta (Froese & Pauly 2012) (Figura 3).

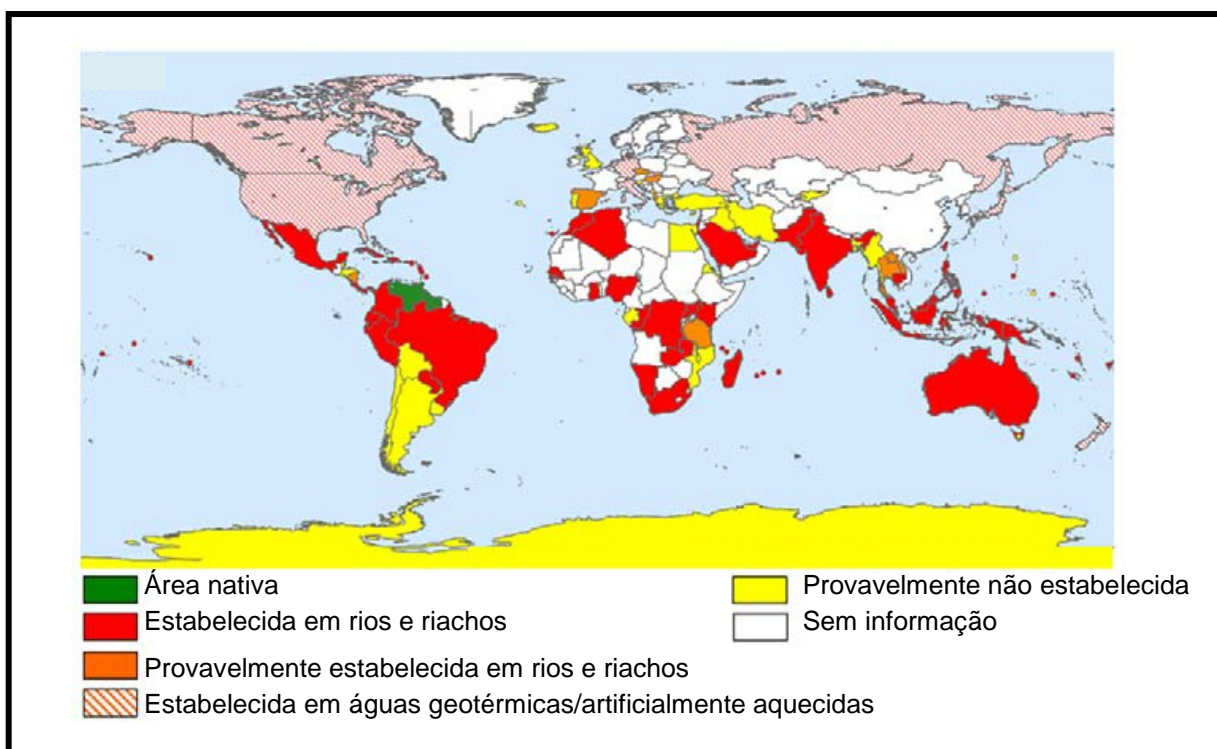


Figura 3 - Distribuição global e origem de *P. reticulata*. Fonte: Adaptada de Deacon *et al.* 2011.

As duas formas mais comuns dos *guppies* serem introduzidos por humanos – tanto acidental como intencionalmente – em novos ambientes são: a prática de colocar *guppies* em caixas d'água e outros pequenos corpos d'água com intuito de controlar mosquitos, e a prática de aquarofilia. No primeiro caso, os recipientes de água são propensos às inundações durante a estação das chuvas, e como resultado o peixe pode ser lançado em sistemas de drenagem naturais (Chandra 2008). Enquanto no segundo, os *guppies* usados como peixes ornamentais podem ser descartados ou liberados em meios que os levem a rios e riachos (Padilla & Williams 2004).

Os *guppies* apresentam grande capacidade adaptativa, sendo tanto suas características da história de vida, como suas preferências alimentares moldadas pelo ambiente (Zandonà *et al.* 2011). *Guppies* de Trinidad que vivem em rios com predadores exibem menor tamanho da primeira maturação e maior investimento reprodutivo. Eles também possuem mais recursos disponíveis por indivíduo, pois os predadores são responsáveis por manter baixa a densidade de *guppies*. Isto se reflete em seus hábitos alimentares mais especializados em invertebrados e sua maior seletividade por presa. Por outro lado, *guppies* de localidades livres de predador apresentam o padrão oposto nas características da história de vida e hábitos alimentares baseados em alimentos de baixa qualidade (detritos), provavelmente como efeito da baixa disponibilidade de recursos devido à competição intraespecífica mais intensa.

Poecilia reticulata é reconhecida como uma espécie invasora que negativamente impacta assembleias de peixes nativos por ocupar habitats antes ocupados por espécies nativas (Deacon *et al.* 2011). Seu sistema reprodutivo altamente especializado, juntamente com uma capacidade de adaptação notável (Magurran *et al.* 1995; Kelley *et al.* 2003) é o que provavelmente proporcionou seu potencial para se estabelecer com apenas poucos indivíduos fundadores, e levou-a ao sucesso extraordinário fora de seu ambiente natural.

Ecologia trófica de poecilídeos e competição

O estudo da ecologia trófica fornece informações sobre o comportamento de peixes diante de variações nas condições ambientais e do alimento disponível, bem como permite compreender os mecanismos que possibilitam a coexistência e a exploração de recursos por várias espécies (Goulding 1980).

A dieta ou regime alimentar refere-se à natureza do alimento preferido ou mais usado pelo peixe. De acordo com isto, as espécies são classificadas em: herbívoras, carnívoras, onívoras, detritívoras e iliófagas (Hyatt 1979). Indivíduos herbívoros selecionam alimento vegetal vivo (vegetais superiores, macro e microalgas bentônicas e fitoplâncton). Os carnívoros são peixes que selecionam alimento animal vivo, incluindo zooplâncton. Espécies onívoras utilizam alimento animal e vegetal vivo, em partes bastante equilibradas. Os detritívoros se alimentam

de matéria orgânica de origem animal em putrefação e/ou matéria vegetal em fermentação. E os peixes que ingerem substrato formado por lodo ou areia procurando alimentos (animal, vegetal ou detrito) são iliófagos, e contam com um aparelho digestivo adaptado para selecioná-lo (Zavala-Camin 1996).

As três espécies de poecilídeos encontrados no rio Ubatiba, *Poecilia vivipara* Bloch & Schneider, 1801, *Poecilia reticulata* e *Phalloceros harpagos* (anteriormente denominado *P. caudimaculatus*) foram classificadas como herbívoros/detritívoros num estudo sobre a estrutura da comunidade de peixes do rio Ubatiba realizado por Mazzoni (1998). Outro estudo realizado anteriormente no rio Ubatiba (Aranha 1991) já havia descrito esta classificação acerca da dieta dos poecilídeos, e forneceu indícios da tendência destas espécies à herbivoria, além de relatar que a dieta de *P. harpagos* foi 93% semelhante à dieta de *P. vivipara*.

Estudos das relações tróficas de uma comunidade de peixes possibilitam o esclarecimento da dinâmica de algumas interações intra e interespecíficas e permitem o conhecimento de aspectos da biologia das espécies estudadas (Meschiatti, 1992). O alimento é um dos recursos mais limitantes do ambiente, e sua abundância e variedade influenciam a composição de espécies e o tamanho de populações de peixes (Lagler *et al.* 1977). Uma vez que os poecilídeos do rio Ubatiba apresentam populações pouco móveis (Aranha & Caramaschi 1999) e que compartilham dietas semelhantes, a competição por recursos alimentares pode influenciar bastante a história de vida das espécies em áreas onde as mesmas coocorrem.

Influência da competição na história de vida

Segundo Ricklefs (2003), a competição é qualquer uso ou defesa de um recurso por um indivíduo que reduz a disponibilidade daquele recurso para outros indivíduos. Ainda de acordo com o mesmo, um recurso pode ser definido como qualquer substância ou fator que é consumido por um organismo e que sustenta taxas de crescimento populacional crescentes à medida que sua disponibilidade no ambiente aumenta.

O potencial do recurso para limitar o crescimento populacional depende da disponibilidade em relação à demanda. Conforme a Lei do Mínimo de Liebig, cada população cresce até que o suprimento de algum recurso, o recurso limitante, não mais satisfaça as necessidades da população por ele. Porém, em muitos casos, dois ou mais recursos interagem para determinar a taxa de crescimento de uma população de consumidores, ou seja, a taxa de crescimento de uma população num nível particular de um recurso depende do nível de um ou mais recursos. Sendo assim, quaisquer deles que se tornar escasso afetará o crescimento desta população (Ricklefs 2003).

Alguns autores acreditam que a maioria das espécies vive próxima da capacidade suporte do meio, tornando os recursos limitantes e, portanto, a competição seria um fator ecológico e evolutivo importante (e.g. Hutchinson 1958; MacArthur 1972; Schoener 1974; Pianka 1982). Por outro lado, outros autores acreditam que a ação desestabilizadora de fatores físicos manteria as populações abaixo da capacidade de suporte, impedindo que os recursos se tornassem limitantes (e.g. Andrewartha & Birch 1954; Wiens 1977; Connor & Simberloff 1979; Strong 1980).

As variações ambientais (fotoperíodo e velocidade da corrente da água), bem como a pressão de predação e a competição, entre outros, são consideradas importantes causas das variações das características da história de vida de populações de peixes. As populações que ocorrem em ambientes imprevisíveis, ou que coocorrem com peixes predadores, por exemplo, normalmente apresentam variações na estratégia reprodutiva de maneira a maximizar as chances de sucesso da prole (e.g. Reznick & Endler 1982; Stearns & Crandal 1984; Mazzoni & Iglesias-Rios 2002). Dentre essas alterações, para poecilídeos, destacamos o aumento da fecundidade (tamanho da prole), tamanho dos ovos/embriões, grau de investimento materno durante a gestação (presença vs. ausência de matrotrofia), redução do tamanho da primeira maturação, e presença ou não de superfetação (Wootton 1984; Reznick *et al.* 1996).

Alguns modelos teóricos assumem que proles grandes possuem maior vantagem adaptativa do que proles pequenas em ambientes com poucos recursos ou altamente competitivos (Brockelman 1975; Sibly & Calow 1982, 1983). Isto porque, o aumento da fecundidade tende a compensar as altas taxas de mortalidade desses ambientes (Parker & Begon 1986; Winemiller & Rose 1993). Apesar desta

plasticidade do tamanho da prole já ter sido observada em *guppies* (Reznick & Yang 1993; Bashey 2006), outros membros da família Poeciliidae parecem não compartilhar essa característica. Por exemplo, *Poecilia latipinna* não apresentou variação do tamanho da prole (Trexler 1997) e *Heterandria formosa* mostrou redução da prole em resposta a limitação de alimento (Reznick *et al.* 1996). Contudo, *Priapichthys festae*, assim como *guppies*, produziu proles maiores em resposta ao alimento reduzido (Reznick *et al.* 1996).

Heterandria formosa e *Poecilia latipinna* foram classificadas como espécies matrotóricas (Reznick *et al.* 1996; Trexler 1997), enquanto, *P. festae* e *P. reticulata* lecitotóricas (Reznick *et al.* 1996). Reznick *et al.* (1996) sugeriram que as fêmeas matrotóricas podem não ser capazes de aumentar o tamanho da prole adaptativamente em resposta ao alimento reduzido devido às limitações fisiológicas do seu modo de reprodução. Porém, Trexler (1997) propôs que a relação entre o tamanho da prole e o sucesso reprodutivo pode ser mais variável e menos previsível nas espécies matrotóricas.

A competição por recursos desempenha um papel na compreensão dos processos ecológicos tão diverso e importante quanto a seleção natural, a regulação das populações e a dinâmica das comunidades (Tilman 1982; Begon *et al.* 1996). As características da história de vida são especialmente plásticas em resposta a alterações quantitativas na disponibilidade de recursos, no entanto, esta plasticidade é na maioria das vezes interpretada como uma resposta fisiológica passiva à variação ambiental em vez de uma adaptação (Smith-Gill 1983). De fato, o valor adaptativo do menor crescimento ou reprodução em resposta a uma limitação de alimentos é muitas vezes difícil de determinar (Calow & Woolhead 1977). Todavia, faltam trabalhos que relacionem a competição por recursos e as adaptações nas características da história de vida de Cyprinodontiformes (Evans *et al.* 2011).

1 OBJETIVOS

1.1 Objetivo Geral

➤ Caracterizar e comparar a história de vida das fêmeas de poecilídeos do rio Ubatiba, tendo como foco as estratégias reprodutivas, e levando em consideração as diferentes espécies e localidades.

1.2 Objetivos Específicos

➤ Avaliar a relação do tamanho das fêmeas (comprimento padrão) com outras características da história de vida, como peso total, investimento reprodutivo (índice gonadossomático) e tamanho da ninhada.

➤ Comparar as principais características da história de vida de fêmeas de poecilídeos do rio Ubatiba entre espécies, sendo elas: comprimento padrão, tamanho da primeira maturação, peso total, índice gonadossomático, tamanho da ninhada e presença ou ausência de superfecundação.

➤ Avaliar as adaptações nas características da história de vida das fêmeas de poecilídeos devido aos diferentes padrões de coocorrência entre localidades.

2 MATERIAIS E MÉTODOS

2.1 Área de estudo

Os riachos litorâneos do Estado do Rio de Janeiro, apesar de serem localizados em regiões de fácil acesso, são em sua maioria pouco estudados (Gomes 1994). O rio Ubatiba (22°60'S e 42°48'W) juntamente com seus afluentes, Silvado, Caboclo, Fundo, Itapeteiú e Ludigério, compõe um pequeno sistema fluvial localizado a 70 km ao norte da região metropolitana do Rio de Janeiro (Maricá, RJ). Desde sua nascente até a desembocadura no sistema lagunar de Maricá, o rio Ubatiba perfaz um percurso de aproximadamente 18 km, drenando a vertente leste da Serra do Mar (Mazzoni 1998).

A Serra do Mar é uma formação montanhosa de altitudes relativamente elevadas (aproximadamente 2.400m) que se estende ao longo da costa Atlântica do Brasil. O solo rochoso, associado ao clima tropical úmido, caracteriza uma série de riachos de águas límpidas que correm no sentido oeste-leste através da Mata Atlântica (Mazzoni 1998).

O rio Ubatiba apresenta estruturas fisiográficas muito variadas e diferentes graus de preservação da floresta nativa, que variam de áreas regeneradas de mata secundária até áreas desmatadas que sofrem até hoje intensa exploração agropecuária (Aranha & Caramaschi 1997). Vinte e duas espécies compõem a ictiofauna do rio Ubatiba, totalizando 14 famílias e/ou subfamílias (Costa 1984). Dentre estas, destacam-se três espécies da família Poeciliidae: *Phalloceros harpagos*, *Poecilia vivipara* e *Poecilia reticulata* que apresentam padrão de distribuição em sintopia e/ou isolamento ao longo do riacho.

Para o desenvolvimento do presente trabalho foram selecionadas localidades onde as 3 espécies de Poeciliidae ocorriam com diferentes padrões de co-ocorrência ou em isolamento, conforme indicado na Figura 4. Foram amostradas seis localidades: localidade 1 (22°52'8.3"S e 42°44'27.1"W), localidade 2 (22°52'12"S e 42°44'31.7"W), localidade 3 (22°52'2.7"S e 42°44'36.9"W), localidade 4 (22°51'53.4"S e 42°45'1.2"W), localidade 5 (22°51'48.7"S e 42°45'30.1"W) e localidade 6 (22°51'53.9"S e 42°45'45.2"W). Essas localidades foram selecionadas para o estudo devido ao padrão de ocorrência das três espécies mencionadas.

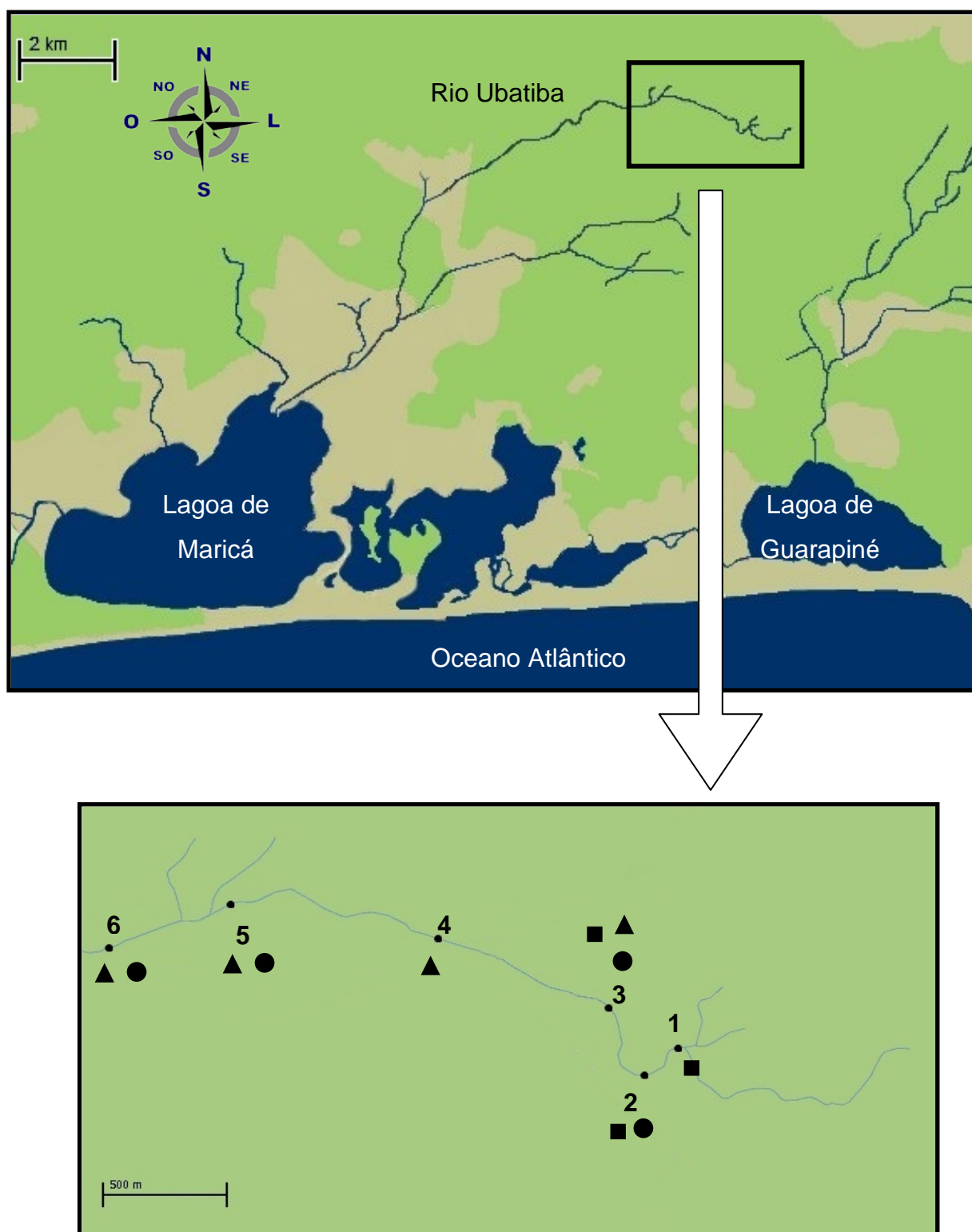


Figura 4 - Mapa de Maricá (RJ) com indicação das localidades amostras no rio Ubatiba. Legenda: ■ *P. harpagos*; ▲ *P. vivipara*; ● *P. reticulata*. Fonte: Adaptado do Google Maps.

2.2 Coleta dos poecilídeos

Considerando que o objetivo do presente trabalho foi avaliar como as características da história de vida relacionadas à estratégia reprodutiva das fêmeas se alteram espacialmente para as três espécies de Poeciliidae, as coletas foram realizadas durante a estação chuvosa (novembro de 2011 e fevereiro de 2012), pois essa estação se mostrou como a época de maior incidência de indivíduos reprodutivos no rio Ubatiba (Aranha & Caramaschi 1999). Foi realizada uma coleta em cada localidade. Para as amostragens utilizamos o método da pesca elétrica (Mazzoni *et al.* 2000 – Figura 5) e, em cada localidade era amostrada uma extensão de 100 m pelo método das remoções sucessivas (Zippin, 1958).

Para todos os poecilídeos coletados foi realizado exame macroscópico a fim de se identificar a presença de gonopódio formado. Nesses casos os indivíduos eram devolvidos ao rio sendo mantidos para o estudo 50 exemplares sem gonopódio formado de cada espécie (possivelmente fêmeas adultas e jovens de machos e fêmeas). Os poecilídeos mantidos para o estudo foram conservados em gelo para transporte e posterior análise em laboratório.

Exemplares testemunho de *P. vivipara* e *P. harpagos* encontram-se depositados no Museu Nacional, Rio de Janeiro, Brasil, sob os números MNRJ12252 e MNRJ 12255, respectivamente.

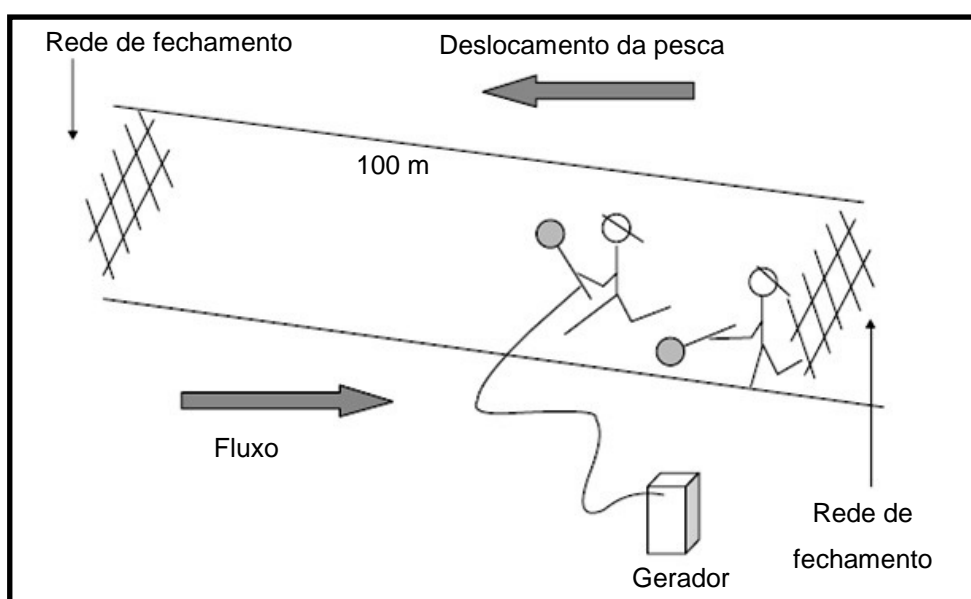


Figura 5 - Esquema representativo do procedimento utilizado na execução da pesca elétrica, no sistema fluvial do rio Ubatiba. Fonte: Adaptada de Mazzoni *et al.* 2000.

2.3 Análise dos poecilídeos

Em laboratório, os dados de comprimento padrão (Cp, cm) e peso total (Pt, g) foram registrados para cada exemplar, mediante utilização de ictiômetro e balança digital, respectivamente. O comprimento da menor fêmea com ovócitos vitelogênicos (maduros) foi utilizado para estabelecer o comprimento de primeira maturação de cada espécie em cada localidade (Lourenço *et al.* 2008).

As gônadas das fêmeas foram retiradas, pesadas em balança digital (Pg, g) e fixadas em formol 5%. A partir dos valores de peso total e peso das gônadas de cada fêmea foi calculado o índice gonadossomático, conforme Vazzoler (1996):

$$\text{IGS} = (\text{Pg} / \text{Pt}) \times 100 \quad (1)$$

O tamanho da ninhada foi estimado a partir do número de embriões existentes nas gônadas das fêmeas grávidas. As gônadas contendo embriões foram analisadas em estereomicroscópio e os embriões foram classificados em diferentes estágios de acordo com o grau de desenvolvimento dos olhos, segundo Reznick & Endler (1982), nos seguintes estágios: *non-eyed*, *early-eyed*, *middle-eyed*, *late-eyed* e *very late-eyed*. Foram realizadas fotografias de cada estágio embrionário, para cada espécie, através de uma câmera Samsung ES55 acoplada ao estereomicroscópio. As fêmeas, contendo simultaneamente dois ou mais lotes de embriões em diferentes estágios de desenvolvimento, foram classificadas como fêmeas em superfetação.

A existência de matrotrofia, que é o fornecimento de nutrientes maternos para os embriões, foi avaliada através do Índice de Matrotrofia (MI), obtido através da variação do peso seco dos embriões *non-eyed* e *very late-eyed*. Para a obtenção do peso seco, seguiu-se a metodologia de Reznick *et al.* (2002). Os embriões foram reunidos em lotes contendo um mínimo de 20 embriões de cada estágio de desenvolvimento e mantidos em estufa a 50°C durante 24 horas. O peso seco de cada estágio foi representado pela média do peso seco do lote de embriões de cada estágio. O MI de cada espécie, de cada localidade, foi obtido a partir do modelo a seguir:

$\text{MI} = \text{PsE}vle / \text{PsE}ne \quad (2)$, onde PsE v le = peso seco médio dos embriões *very late-eyed* e PsE n e = peso seco médio dos embriões *non-eyed*.

As espécies matrotóricas tem valores de MI que variam em torno de 1, sugerindo a existência de algum fornecimento de nutrientes maternos após a fecundação que compensam o custo do desenvolvimento. Por outro lado, as espécies lecitotóricas têm valores de MI entre 0,6 e 0,7, significando que os embriões perdem massa durante o desenvolvimento por causa do custo do metabolismo. Sendo assim, valores de MI entre 0,6 e 0,7 indicam pouco ou nenhum fornecimento de nutrientes pós-fecundação, valores de MI entre 0,8 e 2 indicam moderado fornecimento de nutrientes pós-fecundação, e valores de MI acima de 2 indicam intenso fornecimento de nutrientes pós-fecundação (Reznick *et al.* 2002).

2.4 Tratamento dos dados

Uma vez estabelecido o tamanho da primeira maturação, foram consideradas para análise apenas as fêmeas adultas grávidas. Foram designadas grávidas todas que apresentaram gônadas com embriões em desenvolvimento. As análises e testes estatísticos foram realizados através do *software* Statistica 8 (2007). Foram realizados os testes de normalidade e homocedasticidade das variáveis das três espécies em cada localidade. A normalidade de distribuição dos valores foi comprovada através do teste de *Kolmogorov-Smirnov* (Zar 1999) com correção de *Lilliefors* (Arango 2001), e a homocedasticidade através do teste de *Levene* ($p > 0,05$).

Depois de confirmados os pressupostos, foram realizados os testes de regressão linear. A análise de regressão é um método estatístico utilizado para descrever a relação entre duas variáveis. Neste caso, o objetivo da análise de regressão foi avaliar se o tamanho da fêmea (comprimento padrão) influenciava o peso total, o investimento reprodutivo (IGS – índice gonadossomático) e o tamanho da ninhada das espécies estudadas.

Em seguida, a fim de realizar uma caracterização comparada das histórias de vida das fêmeas das três espécies, foram analisados: o comprimento padrão, o tamanho da primeira maturação, o peso total, o IGS, o tamanho da ninhada, e a presença ou ausência de superfecundação. Esta comparação foi realizada utilizando os dados de todas as localidades agrupados por espécie.

Com intuito de aferir as adaptações nas características da história de vida de cada espécie de acordo com a localidade, foram separados os dados das espécies, e então, comparadas as localidades. Além das características analisadas anteriormente, foi analisada a presença ou ausência de matrotrofia. A coocorrência ou não de outras espécies de poecilídeos foi considerada um dos principais fatores para caracterização das localidades. Os fatores abióticos foram considerados similares por se tratarem de localidades próximas de um mesmo rio e, portanto, não foram levadas em consideração nesse estudo.

A análise de variância (ANOVA) foi utilizada para testar as diferenças do comprimento padrão entre as espécies e localidades. Por outro lado, a análise de covariância (ANCOVA) foi utilizada para testar as diferenças do peso total, do IGS e do tamanho da ninhada de cada espécie e localidade, quando a análise de regressão demonstrou correlação positiva entre estas variáveis e o comprimento padrão ($p < 0,05$). Neste caso, o comprimento padrão foi a covariável. Nos casos em que a análise de regressão demonstrou que não há correlação entre estas variáveis e o comprimento padrão ($p > 0,05$), foi utilizada a ANOVA.

O teste de *Scheffé* (*post-hoc*) foi utilizado para obter os valores de p par a par, quando os resultados das análises de variância e covariância demonstraram diferença significativa ($p < 0,05$). Este teste permite examinar simultaneamente pares de médias amostrais para identificar quais os pares onde se registram diferenças significativas. Ele é mais indicado que o teste *HSD* de *Tukey* em casos que os tamanhos das amostras são distintos.

3 RESULTADOS

Nas seis localidades amostradas, foi coletado um total de 550 fêmeas de poecilídeos, sendo 275 fêmeas grávidas (*P. harpagos*, 86; *P. vivipara*, 91; *P. reticulata*, 98) (Tabela 1). *P. harpagos* foi encontrado em três localidades (1, 2 e 3), *P. vivipara*, em quatro localidades (3, 4, 5 e 6) e *P. reticulata* também em quatro localidades (2, 3, 5 e 6) (Figura 6).

Tabela 1 - Número de fêmeas grávidas de poecilídeos por localidade do rio Ubatiba, Maricá, RJ.

Localidade	<i>P. harpagos</i>	<i>P. vivipara</i>	<i>P. reticulata</i>
1	32	-	-
2	29	-	23
3	25	21	26
4	-	24	-
5	-	21	25
6	-	25	24
TOTAL	86	91	98

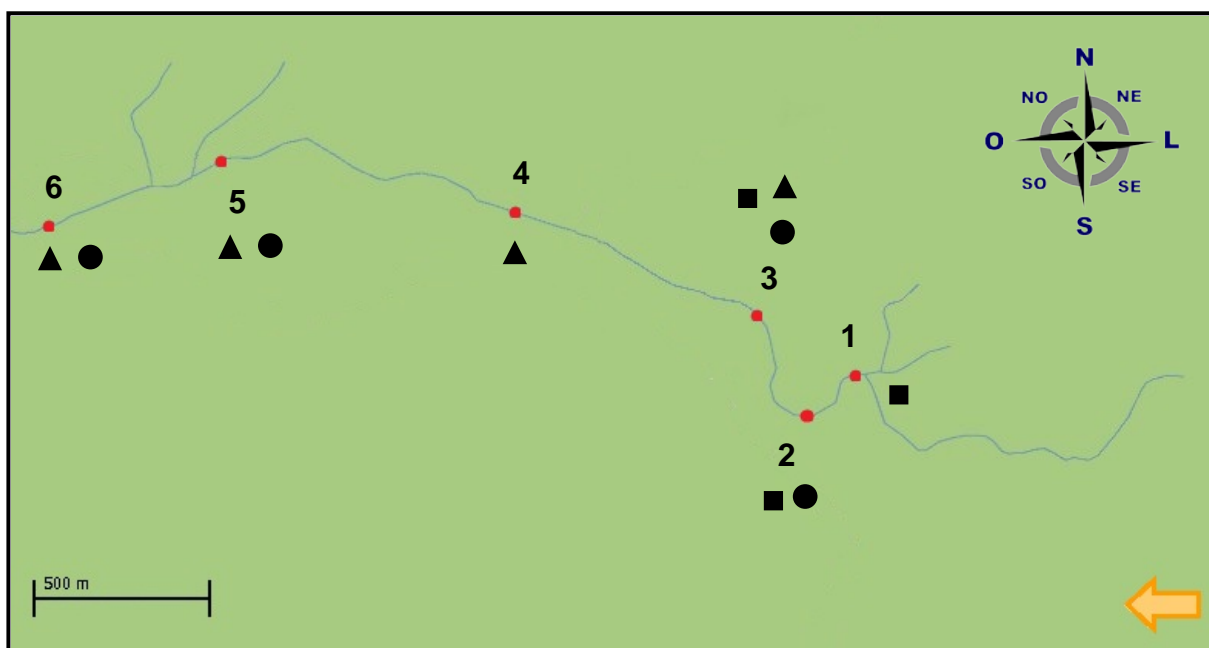


Figura 6 - Representação das localidades amostradas no rio Ubatiba. Legenda: ■ *P. harpagos*; ▲ *P. vivipara*; ● *P. reticulata*. A seta indica a direção do fluxo do rio.

3.1 Análise da relação entre as variáveis

A relação peso-comprimento das três espécies, na totalidade das localidades estudadas, foi significativamente positiva (Tabela 2; Figuras 7, 8 e 9).

Tabela 2 - Resultados das análises de regressão linear entre o peso total (Pt) e comprimento padrão (Cp) dos poecilídeos do rio Ubatiba, Maricá, RJ.

Espécies	N	gl.	R²	F	P
<i>P. harpagos</i>	86	1	0,8405	442,7889	<0,001
<i>P. vivipara</i>	91	1	0,7513	268,8698	<0,001
<i>P. reticulata</i>	98	1	0,8079	403,7887	<0,001

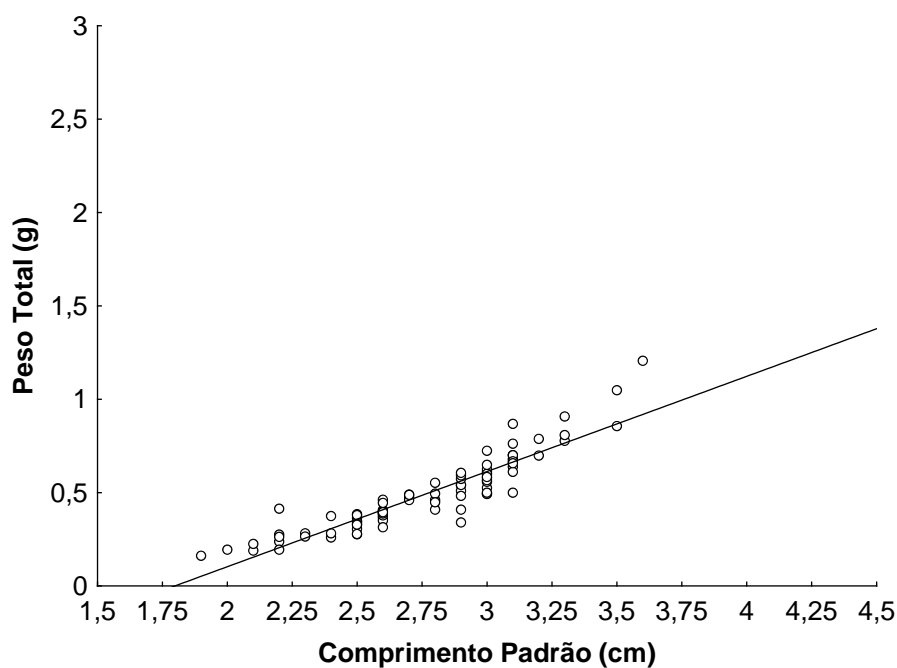


Figura 7 - Gráfico de dispersão de pontos, representando a relação entre o peso total e comprimento padrão de *P. harpagos*.

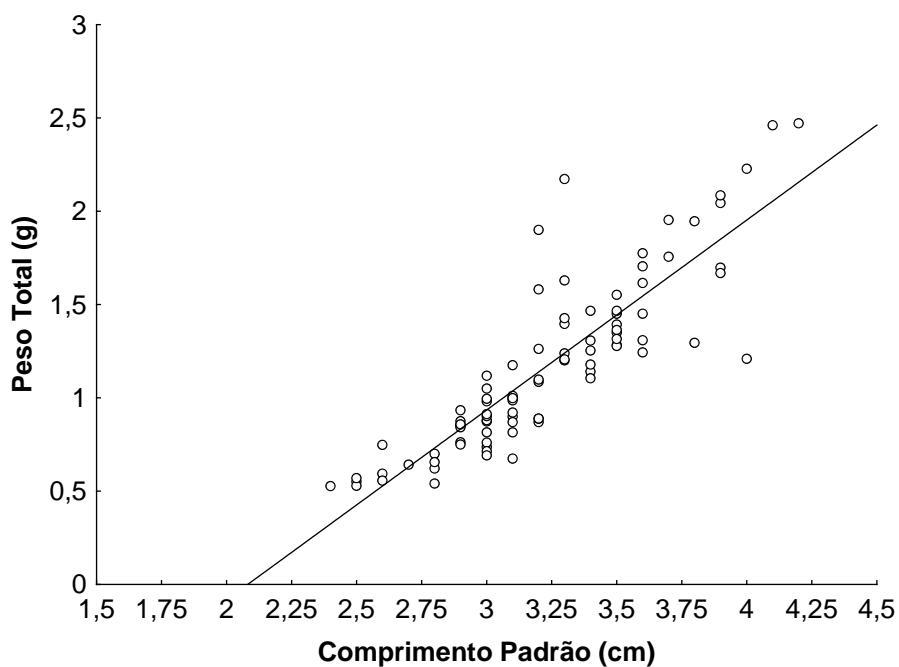


Figura 8 - Gráfico de dispersão de pontos, representando a relação entre o peso total e comprimento padrão de *P. vivipara*.

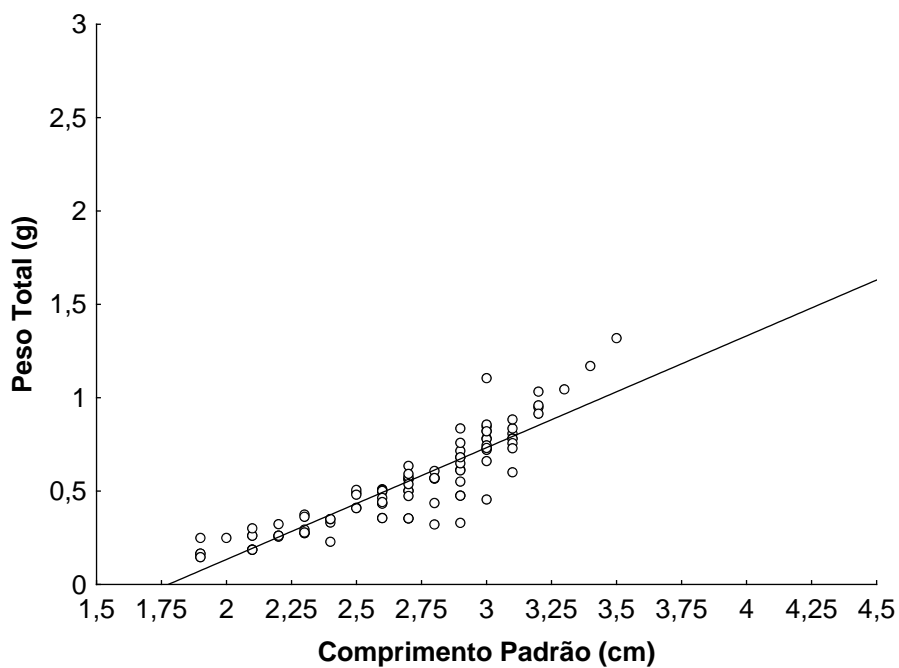


Figura 9 - Gráfico de dispersão de pontos, representando a relação entre o peso total e comprimento padrão de *P. reticulata*.

A análise de regressão entre o índice gonadossomático (IGS) e o comprimento padrão mostrou que o IGS de *P. reticulata* e *P. vivipara* aumenta significativamente com o tamanho (Cp), mas o mesmo não ocorre com *P. harpagos* (Tabela 3; Figuras 10, 11 e 12).

Tabela 3 - Resultados das análises de regressão linear entre o índice gonadossomático (IGS) e comprimento padrão (Cp) dos poecilídeos do rio Ubatiba, Maricá, RJ.

Espécies	N	gl.	R²	F	P
<i>P. harpagos</i>	86	1	0,0203	1,7427	0,190
<i>P. vivipara</i>	91	1	0,0839	8,1484	0,005
<i>P. reticulata</i>	98	1	0,1873	22,1200	<0,001

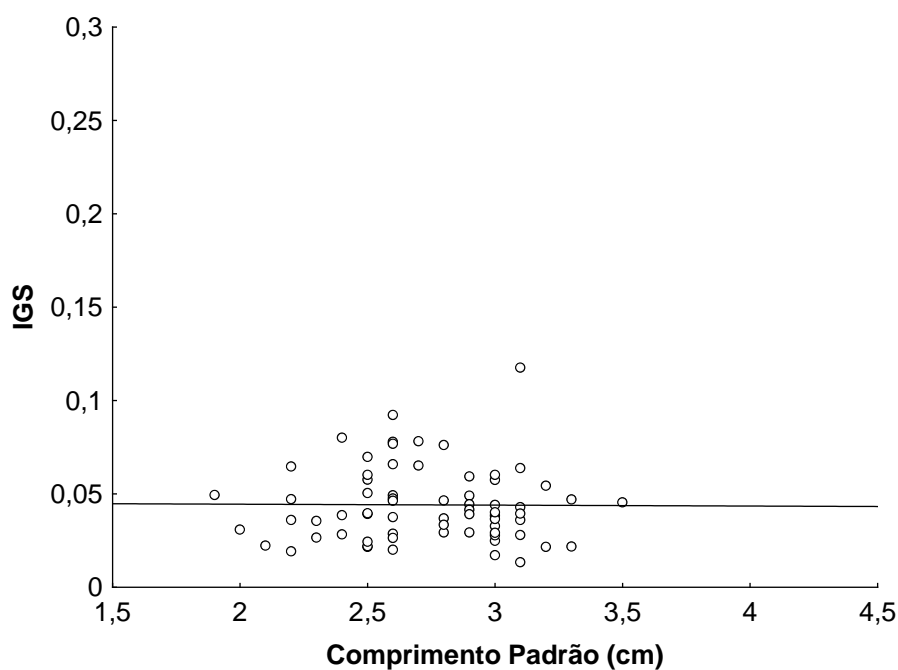


Figura 10 - Gráfico de dispersão de pontos, representando a relação entre o IGS e comprimento padrão de *P. harpagos*.

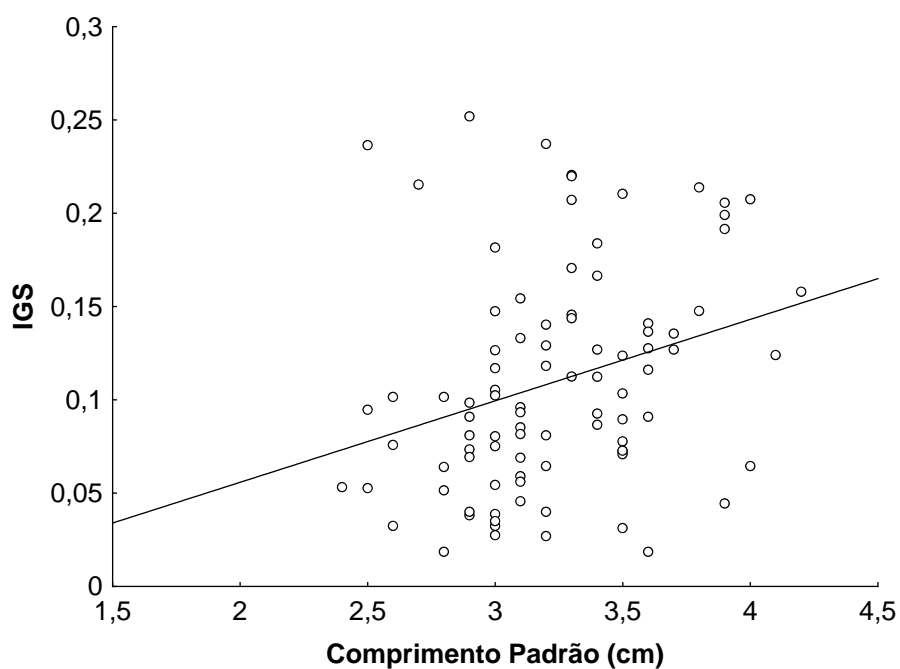


Figura 11 - Gráfico de dispersão de pontos, representando a relação entre o IGS e comprimento padrão de *P. vivipara*.

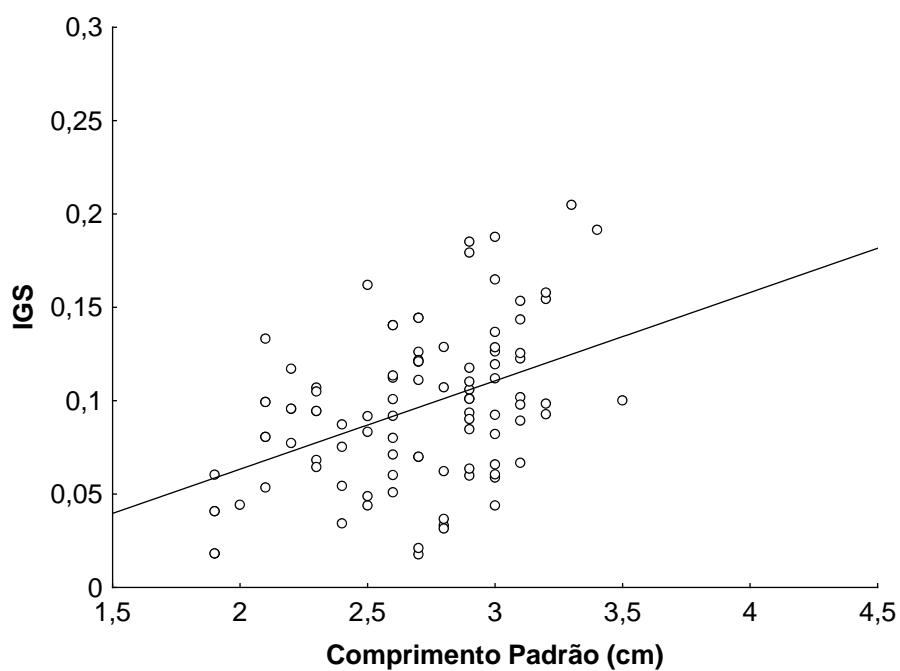


Figura 12 - Gráfico de dispersão de pontos, representando a relação entre o IGS e comprimento padrão de *P. reticulata*.

A análise de regressão entre o tamanho da ninhada e o tamanho da fêmea mostrou que o comprimento padrão é um fator determinante do tamanho da ninhada das três espécies (Tabela 4; Figuras 13, 14 e 15).

Tabela 4 - Resultados das análises de regressão linear entre o tamanho da ninhada e comprimento padrão dos poecilídeos do rio Ubatiba, Maricá, RJ.

Espécies	N	gl.	R²	F	P
<i>P. harpagos</i>	86	1	0,5192	90,7188	<0,001
<i>P. vivipara</i>	91	1	0,3130	40,5444	<0,001
<i>P. reticulata</i>	98	1	0,5558	120,1155	<0,001

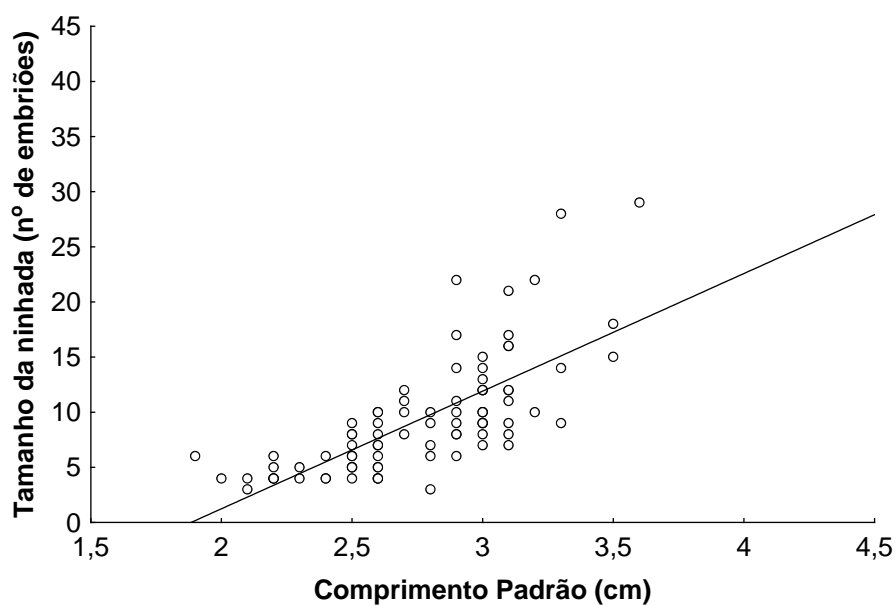


Figura 13 - Gráfico de dispersão de pontos, representando a relação entre o tamanho da ninhada e comprimento padrão de *P. harpagos*.

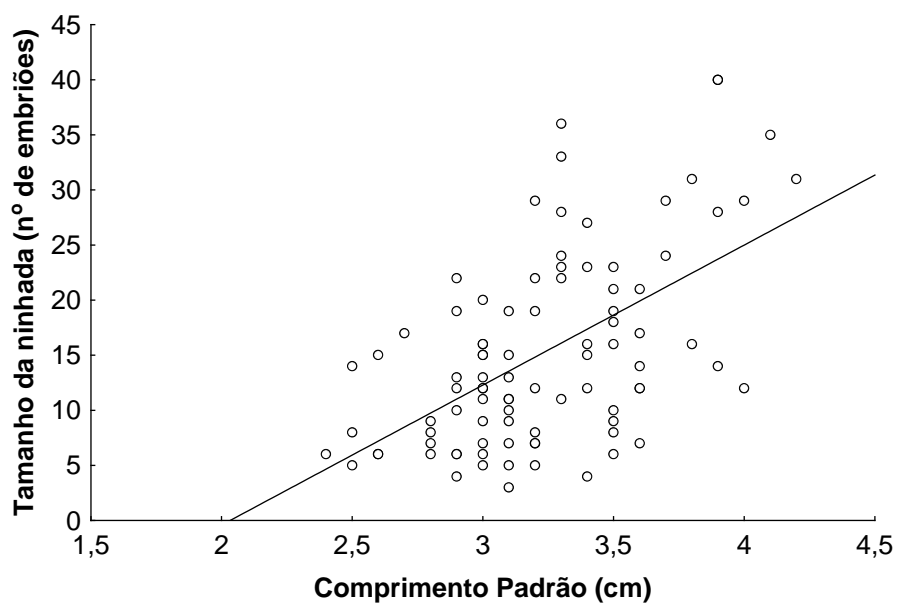


Figura 14 - Gráfico de dispersão de pontos, representando a relação entre o tamanho da ninhada e comprimento padrão de *P. vivipara*.

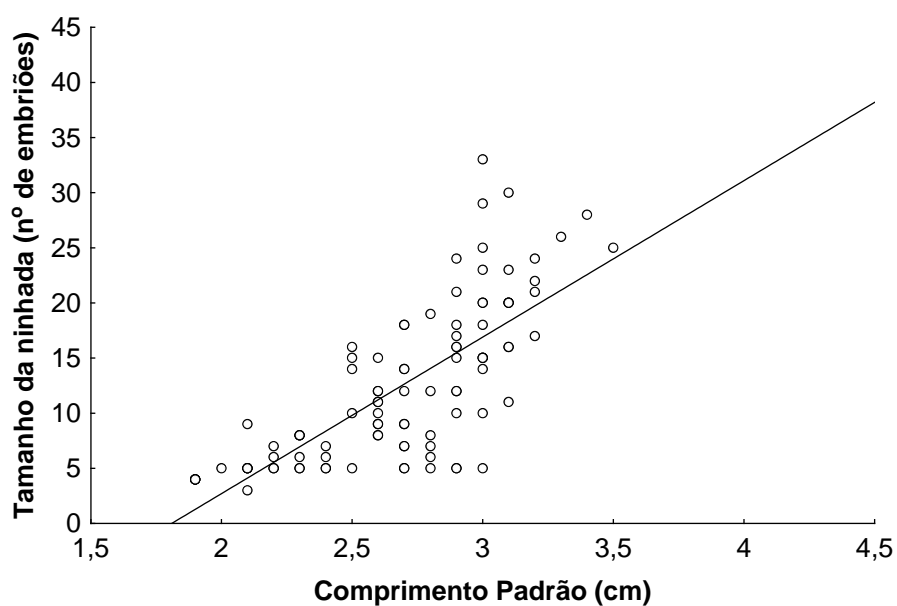


Figura 15 - Gráfico de dispersão de pontos, representando a relação entre o tamanho da ninhada e comprimento padrão de *P. reticulata*.

3.2 Comparação entre as principais características da história de vida das fêmeas de poecilídeos do rio Ubatiba

A comparação dos valores médios do comprimento padrão, pela análise de variância evidenciou diferenças significativas entre as três espécies (ANOVA; $F_{(2,272)}=56,8$, $p < 0,001$). *P. vivipara* apresentou a maior média entre as espécies (3,23 cm), seguida por *P. harpagos* (2,77 cm) e *P. reticulata* (2,68 cm) (Figura 16). O teste de *Scheffé* (*post-hoc*) confirmou a diferença do comprimento padrão de *P. vivipara* em relação às outras duas espécies de poecilídeos, porém mostrou que não há diferença entre os valores de comprimento padrão de *P. harpagos* e *P. reticulata* (Tabela 5). Os tamanhos da primeira maturação das espécies foram respectivamente: *P. harpagos*, 1,9 cm; *P. vivipara*, 2,5 cm; e *P. reticulata*, 1,9 cm.

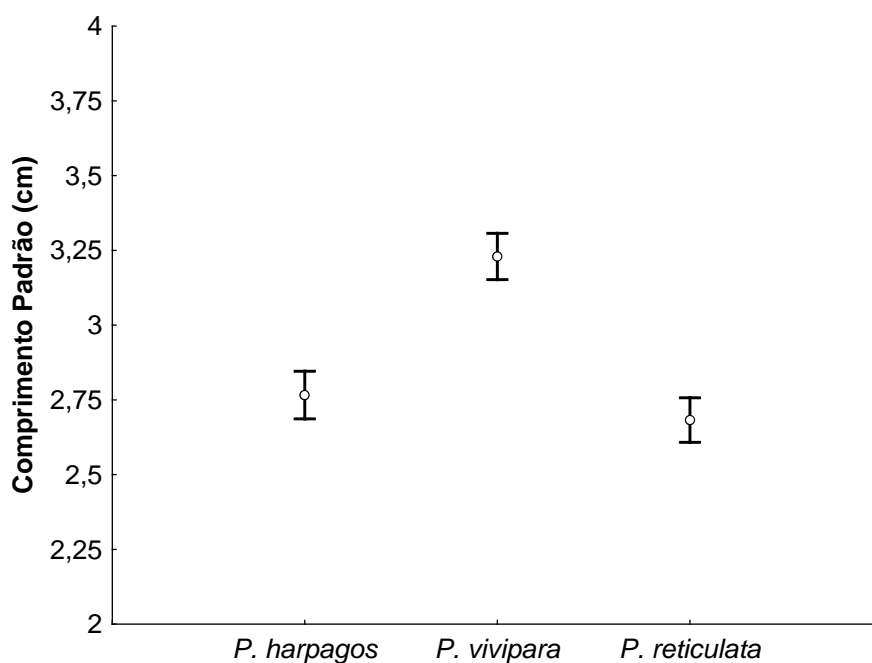


Figura 16 - Médias de comprimento padrão das fêmeas grávidas das três espécies e seus respectivos erros padrões.

Tabela 5 - Valores de p obtidos pelo teste de *Scheffé* para a diferença entre as médias de comprimento padrão das três espécies.

Espécie	<i>P. harpagos</i>	<i>P. vivipara</i>	<i>P. reticulata</i>
<i>P. harpagos</i>			
<i>P. vivipara</i>	<0,001		
<i>P. reticulata</i>	0,323	<0,001	

Nota: Em vermelho estão destacados os valores significativos ($p < 0,05$).

A diferença entre os valores de peso total das três espécies foi constatada usando a análise de covariância (ANCOVA; $F_{(2, 271)}=67,14$, $p < 0,001$). *P. vivipara* apresentou a maior média entre as espécies (0,923 g), seguida por *P. reticulata* (0,693 g) e *P. harpagos* (0,583 g) (Figura 17). O teste de *Scheffé* confirmou a diferença do comprimento padrão de *P. vivipara* em relação às outras duas espécies de poecilídeos, porém mostrou que não há diferença entre os valores de peso total de *P. harpagos* e *P. reticulata* (Tabela 6).

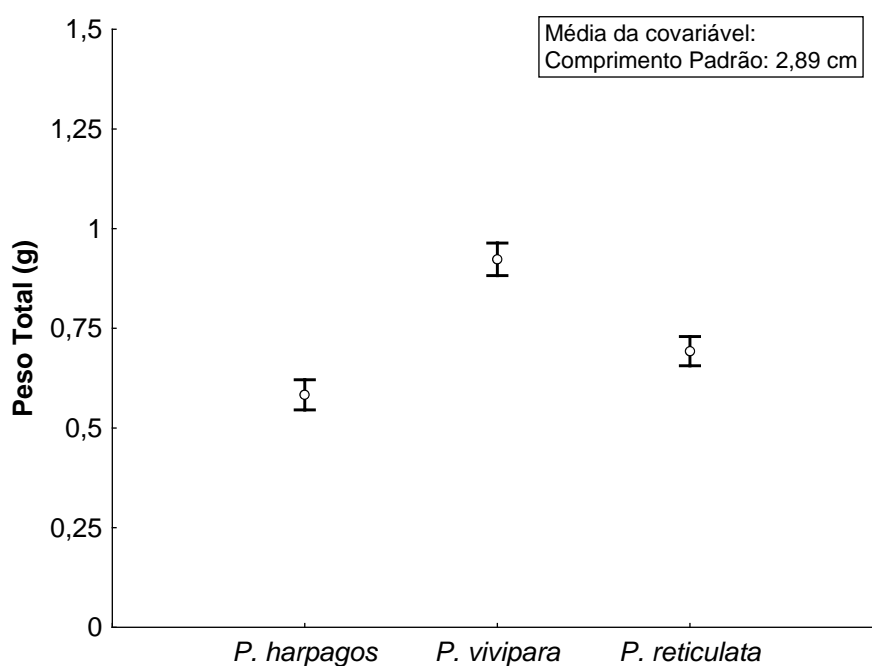


Figura 17- Médias de peso total das fêmeas grávidas das três espécies e seus respectivos erros padrões.

Tabela 6 - Valores de p obtidos pelo teste de *Scheffé* para a diferença entre as médias de peso total das três espécies.

Espécie	<i>P. harpagos</i>	<i>P. vivipara</i>	<i>P. reticulata</i>
<i>P. harpagos</i>			
<i>P. vivipara</i>	<0,001		
<i>P. reticulata</i>	0,167	<0,001	

Nota: Em vermelho estão destacados os valores significativos ($p < 0,05$).

A análise de covariância também constatou diferença entre os valores de IGS das espécies (ANCOVA; $F_{(2, 271)} = 14,96$, $p < 0,001$). *P. vivipara* apresentou a maior média entre as espécies (0,103), seguida por *P. reticulata* (0,097) e *P. harpagos* (0,068) (Figura 18). O teste de *Scheffé* confirmou a diferença do IGS de *P. harpagos* em relação às outras duas espécies, porém mostrou que não há diferença entre os valores de IGS de *P. vivipara* e *P. reticulata* (Tabela 7).

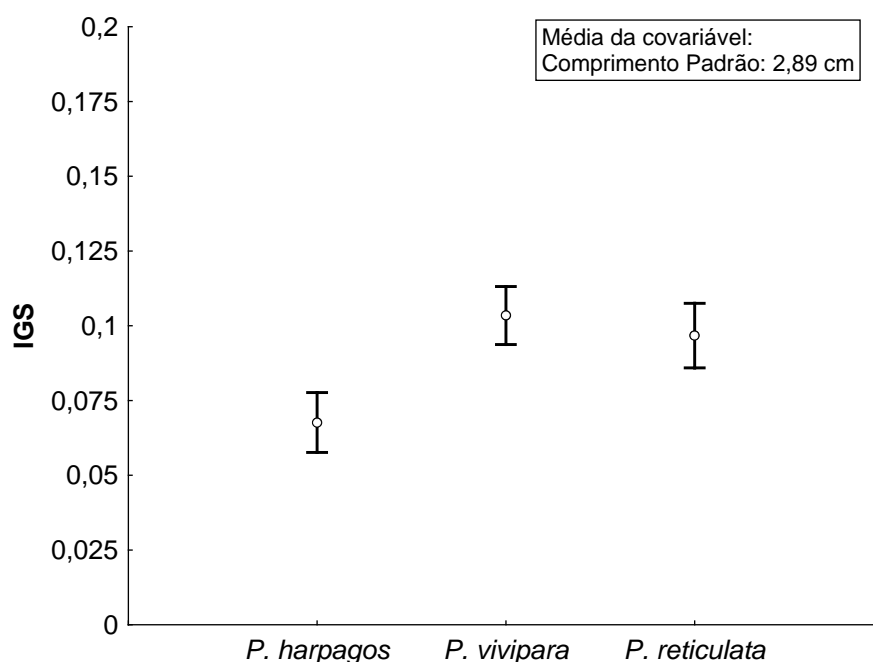


Figura 18 - Médias de IGS das fêmeas grávidas das três espécies e seus respectivos erros padrões.

Tabela 7 - Valores de p obtidos pelo teste de *Scheffé* para a diferença entre as médias de IGS das três espécies.

Espécie	<i>P. harpagos</i>	<i>P. vivipara</i>	<i>P. reticulata</i>
<i>P. harpagos</i>			
<i>P. vivipara</i>	<0,001		
<i>P. reticulata</i>	<0,001	0,124	

Nota: Em vermelho estão destacados os valores significativos ($p < 0,05$).

Os tamanhos das ninhadas das três espécies diferiram (ANCOVA; $F_{(2,271)}=15,01$, $p < 0,001$). *P. vivipara* apresentou a maior média entre as espécies (15,2 embriões), seguida por *P. reticulata* (12,4 embriões) e *P. harpagos* (9,4 embriões) (Figura 19). O teste de *Scheffé* confirmou que as três espécies diferem entre si (Tabela 8).

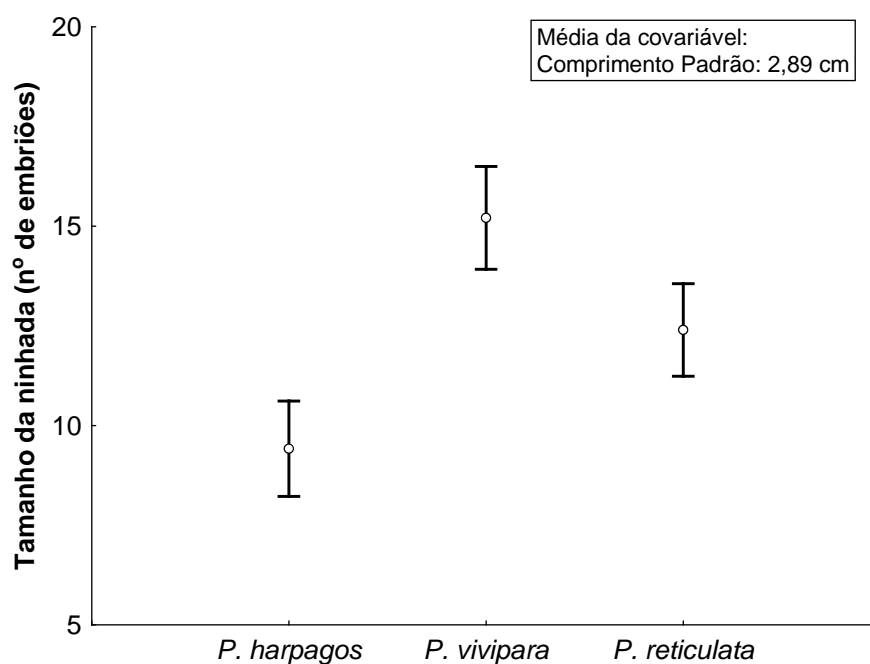


Figura 19 - Médias de tamanho das ninhadas das três espécies e seus respectivos erros padrões.

Tabela 8 - Valores de p obtidos pelo teste de *Scheffé* para a diferença entre as médias de tamanho das ninhadas das três espécies.

Espécie	<i>P. harpagos</i>	<i>P. vivipara</i>	<i>P. reticulata</i>
<i>P. harpagos</i>			
<i>P. vivipara</i>	<0,001		
<i>P. reticulata</i>	0,002	0,003	

Nota: Em vermelho estão destacados os valores significativos ($p < 0,05$).

A superfecundação foi observada nas três espécies, sendo seus valores expressos em porcentagem de indivíduos. *P. reticulata* apresentou 13,3% das fêmeas com superfecundação, enquanto *P. vivipara* apresentou 14,3% e *P. harpagos* 12,8% (Figura 20).

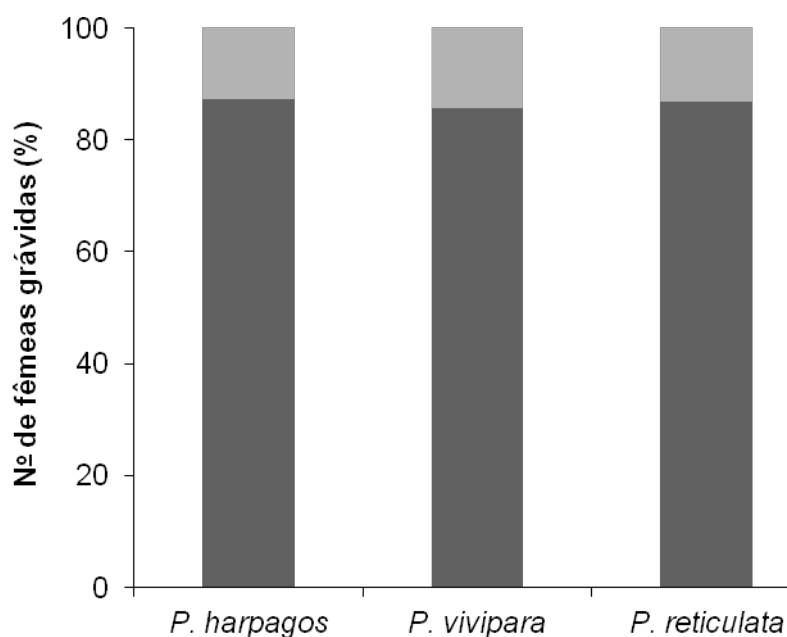


Figura 20 - Porcentagem de fêmeas com superfecundação das três espécies. Legenda: ■ uma ninhada; ■ duas ninhadas (superfecundação).

3.3 Adaptações nas características da história de vida das fêmeas de poecilídeo ao longo do rio Ubatiba

3.3.1 *Phalloceros harpagos*

P. harpagos foi encontrado em três localidades. Na localidade 1, mais a montante, *P. harpagos* foi a única espécie de poecilídeo encontrada. Na localidade 2, *P. reticulata* também esteve presente. E na localidade 3, *P. reticulata* e *P. vivipara* coocorrem com *P. harpagos* (Figura 21).

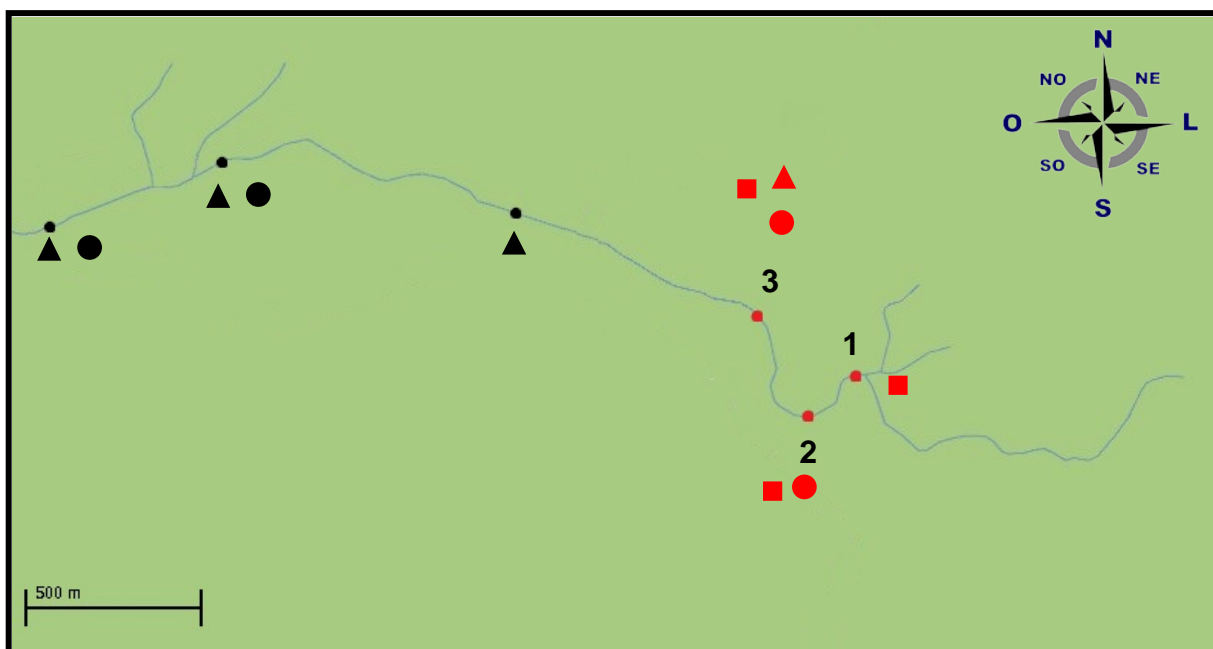


Figura 21 - Representação das localidades amostradas no rio Ubatiba. Legenda: Em vermelho estão as localidades onde ocorre *P. harpagos*. ■ *P. harpagos*; ▲ *P. vivipara*; ● *P. reticulata*.

A análise de variância demonstrou que existe diferença significativa entre os valores de comprimento padrão de *P. harpagos* de acordo com a localidade (ANOVA; $F_{(2, 83)}=9,38$, $p<0,001$). Na localidade 1, *P. harpagos* apresentou a maior média entre as localidades (2,84 cm), seguida pela localidade 2 (2,58 cm) e pela localidade 3 (2,56 cm) (Figura 22). O teste *post-hoc* de Scheffé demonstrou que há diferença entre os valores de comprimento padrão de *P. harpagos* da localidade 1, onde outras espécies de poecilídeos não coocorrem com *P. harpagos*, e as

localidades 2 e 3, onde *P. harpagos* coocorre com uma e duas espécies de poecilídeos, respectivamente. Porém, as localidades 2 e 3 não diferiram entre si (Tabela 9). Os tamanhos da primeira maturação foram respectivamente: localidade 1, 2,0 cm; localidade 2, 1,9 cm; e localidade 3, 2,0 cm.

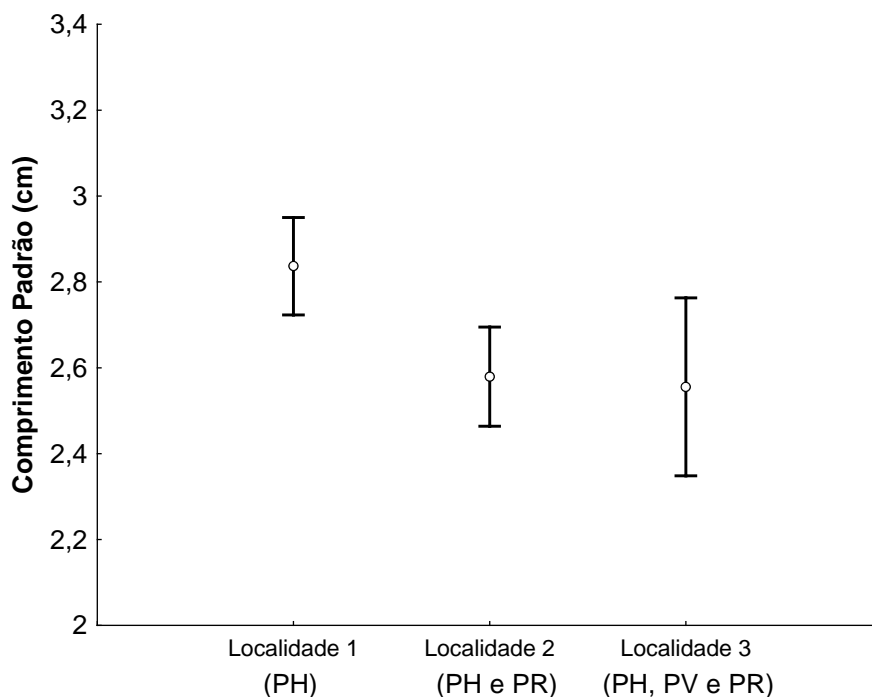


Figura 22 - Médias de comprimento padrão das fêmeas grávidas de *P. harpagos* nas três localidades e seus respectivos erros padrões. Legenda: PH: *P. harpagos*; PV: *P. vivipara*; PR: *P. reticulata*.

Tabela 9 - Valores de p obtidos pelo teste de *Scheffé* para a diferença entre as médias de comprimento padrão de *P. harpagos* nas três localidades.

	Localidade 1	Localidade 2	Localidade 3
Localidade 1			
Localidade 2	0,009		
Localidade 3	0,047	0,980	

Nota: Em vermelho estão destacados os valores significativos ($p < 0,05$).

A diferença entre os valores de peso total de *P. harpagos* das três localidades foi constatada usando a análise de covariância (ANCOVA; $F_{(2, 82)} = 0,32$, $p = 0,024$). Na localidade 1, *P. harpagos* apresentou a maior média entre as localidades (0,501 g), seguida pelas localidades 2 (0,490 g) e 3 (0,479 g) (Figura 23). O teste de *Scheffé* confirmou a diferença entre o peso total de *P. harpagos* da localidade 1, onde ocorre apenas esta espécie de poecilídeo, e das localidades 2 e 3, onde *P. harpagos*

coocorre com uma e duas outras espécies de poecilídeos, respectivamente. Ele também mostrou que as localidades 2 e 3 também diferiram entre si, no entanto, com valor de p maior do que em relação à localidade 1. (Tabela 10).

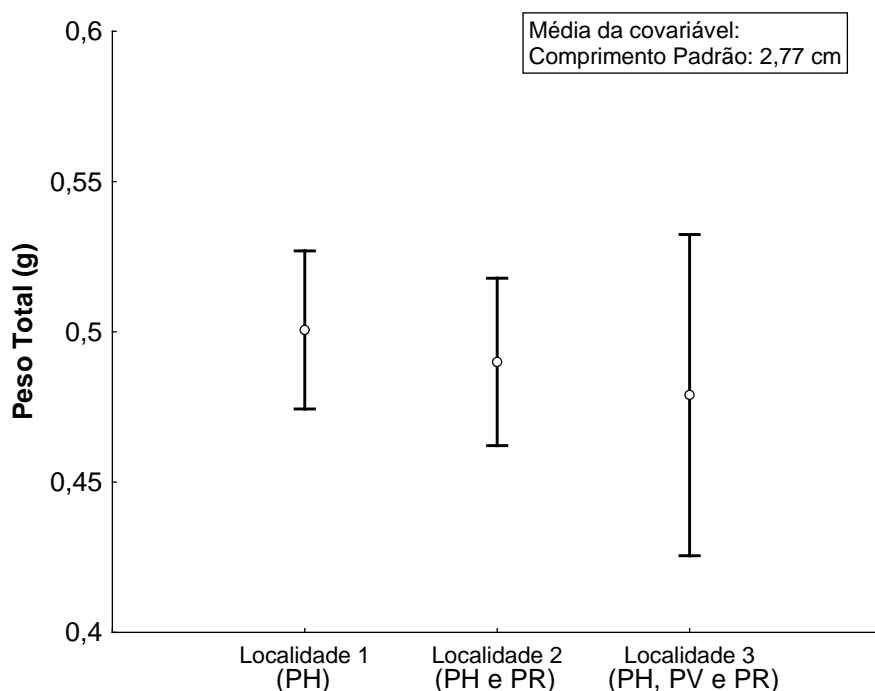


Figura 23 - Médias de peso total das fêmeas grávidas de *P. harpagos* nas três localidades e seus respectivos erros padrões. Legenda: PH: *P. harpagos*; PV: *P. vivipara*; PR: *P. reticulata*.

Tabela 10 - Valores de p obtidos pelo teste de *Scheffé* para a diferença entre as médias de peso total de *P. harpagos* nas três localidades.

	Localidade 1	Localidade 2	Localidade 3
Localidade 1			
Localidade 2	<0,0001		
Localidade 3	<0,0001	0,0003	

Nota: Em vermelho estão destacados os valores significativos ($p < 0,05$).

Observou-se também a diferença entre os valores de IGS de *P. harpagos* das três localidades (ANOVA; $F_{(2, 82)}=7,18$, $p=0,001$). Nesse caso, foi utilizada a ANOVA e não a ANCOVA, pois os resultados do teste de regressão linear indicam que o comprimento padrão não influencia significativamente o IGS de *P. harpagos* (Figura 5). Na localidade 1, *P. harpagos* apresentou a menor média entre as localidades (0,028), seguida pelas localidades 2 (0,039) e 3 (0,058) (Figura 24). O teste de

Scheffé confirmou a diferença entre os valores de IGS de *P. harpagos* da localidade 1, onde outras espécies de poecilídeos não coocorrem com *P. harpagos*, e a localidade 3, onde *P. harpagos* coocorre com outras duas espécies de poecilídeos. No entanto, mostrou que não há diferença entre as localidades 1 e 2 apesar do valor de p estar muito próximo ao valor de significância (Tabela 11).

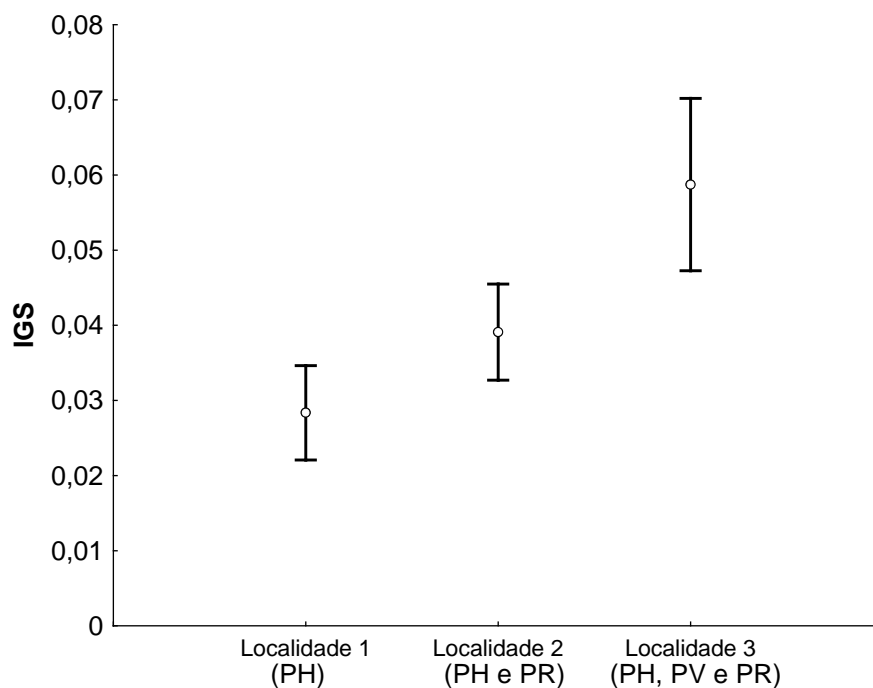


Figura 24 - Médias de IGS das fêmeas grávidas de *P. harpagos* nas três localidades e seus respectivos erros padrões. Legenda: PH: *P. harpagos*; PV: *P. vivipara*; PR: *P. reticulata*.

Tabela 11 - Valores de p obtidos pelo teste de *Scheffé* para a diferença entre as médias de IGS de *P. harpagos* nas três localidades.

	Localidade 1	Localidade 2	Localidade 3
Localidade 1			
Localidade 2	0,066		
Localidade 3	<0,001	0,016	

Nota: Em vermelho estão destacados os valores significativos ($p < 0,05$).

Os tamanhos das ninhadas de *P. harpagos* das três localidades também diferiram (ANCOVA; $F_{(2, 82)}=35,70$, $p<0,001$). Na localidade 1, *P. harpagos* apresentou a menor média entre as localidades (7,5 embriões), seguida pela localidade 2 (8,7 embriões) e pela localidade 3 (11,8 embriões) (Figura 25). O teste de *Scheffé* confirmou a diferença entre o tamanho das ninhadas de *P. harpagos* da localidade 1, onde outras espécies de poecilídeos não coocorrem com *P. harpagos*, e as localidades 2 e 3, onde *P. harpagos* coocorre com uma e duas espécies de poecilídeos, respectivamente. As localidades 2 e 3 também diferiram entre si (Tabela 12).

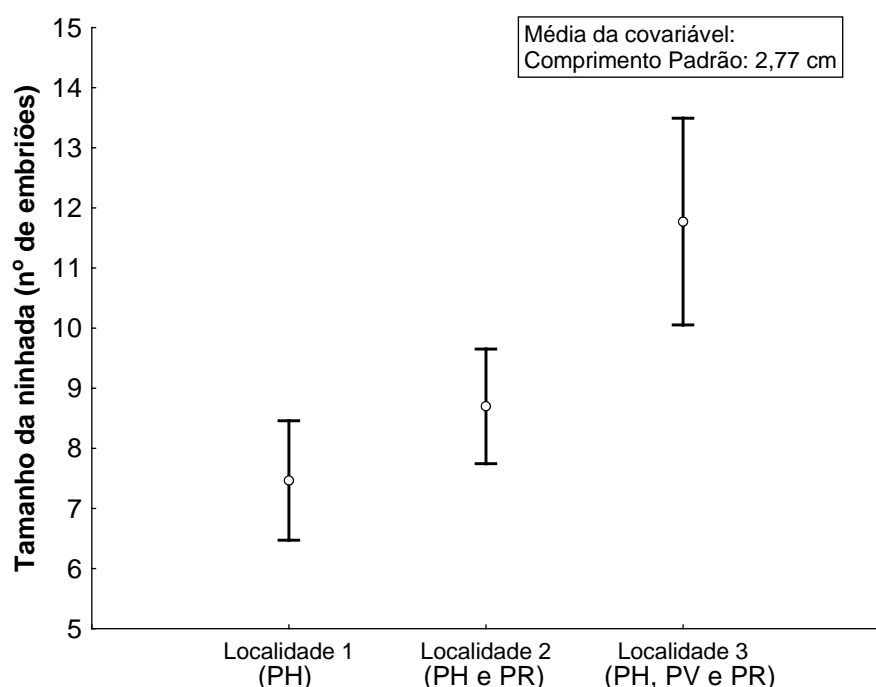


Figura 25 - Médias de tamanho das ninhadas de *P. harpagos* nas três localidades e seus respectivos erros padrões. Legenda: PH: *P. harpagos*; PV: *P. vivipara*; PR: *P. reticulata*.

Tabela 12 - Valores de p obtidos pelo teste de *Scheffé* para a diferença entre as médias de tamanho de ninhadas de *P. harpagos* nas três localidades.

	Localidade 1	Localidade 2	Localidade 3
Localidade 1			
Localidade 2	0,003		
Localidade 3	<0,001	<0,001	

Nota: Em vermelho estão destacados os valores significativos ($p<0,05$).

A superfetação foi observada nas três localidades, sendo seus valores expressos em porcentagem de indivíduos. Na localidade 1, *P. harpagos* apresentou 6,7% das fêmeas com superfetação, enquanto, na localidade 2, 7,1% e na localidade 3, 33,3% (Figura 26).

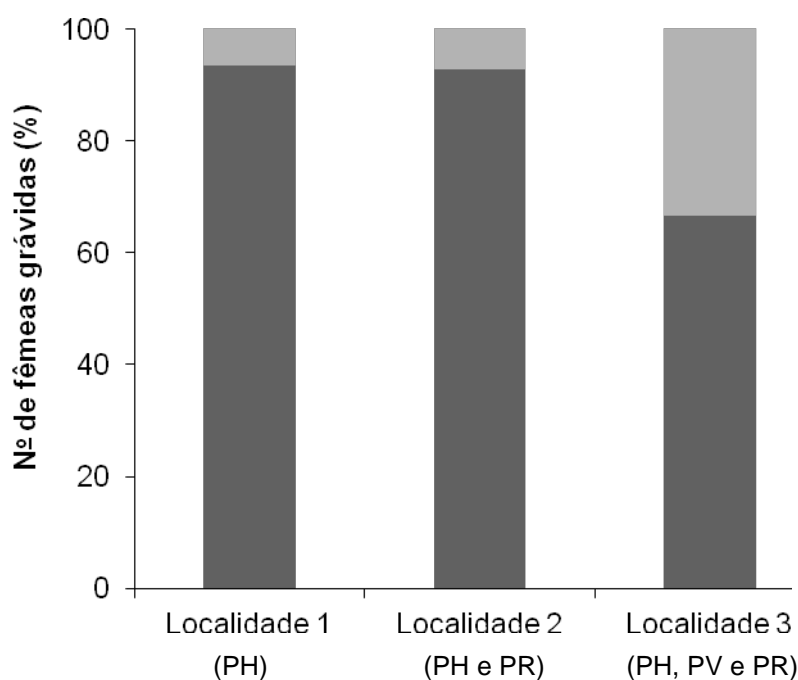


Figura 26 - Porcentagem de fêmeas de *P. harpagos* com superfetação nas três localidades. Legenda: ■ uma ninhada; ■ duas ninhadas (superfetação). PH: *P. harpagos*; PV: *P. vivipara*; PR: *P. reticulata*.

Os cinco estágios de desenvolvimento embrionário foram claramente diferenciados: (a) *non-eyed*, (b) *early-eyed*, (c) *middle-eyed*, (d) *late-eyed* e (e) *very late-eyed* (Figura 27). As populações das três localidades apresentaram alto índice de matrotrofia ($MI > 2$), o que indica intenso fornecimento de nutrientes maternos para os embriões após a fecundação. A localidade 1, onde *P. harpagos* é o único poecilídeo presente, apresentou o menor valor (2,80), seguida pelas localidades 2 (3,50) e 3 (3,46), onde *P. harpagos* coocorre com uma e duas espécies de poecilídeos, respectivamente (Figura 28).

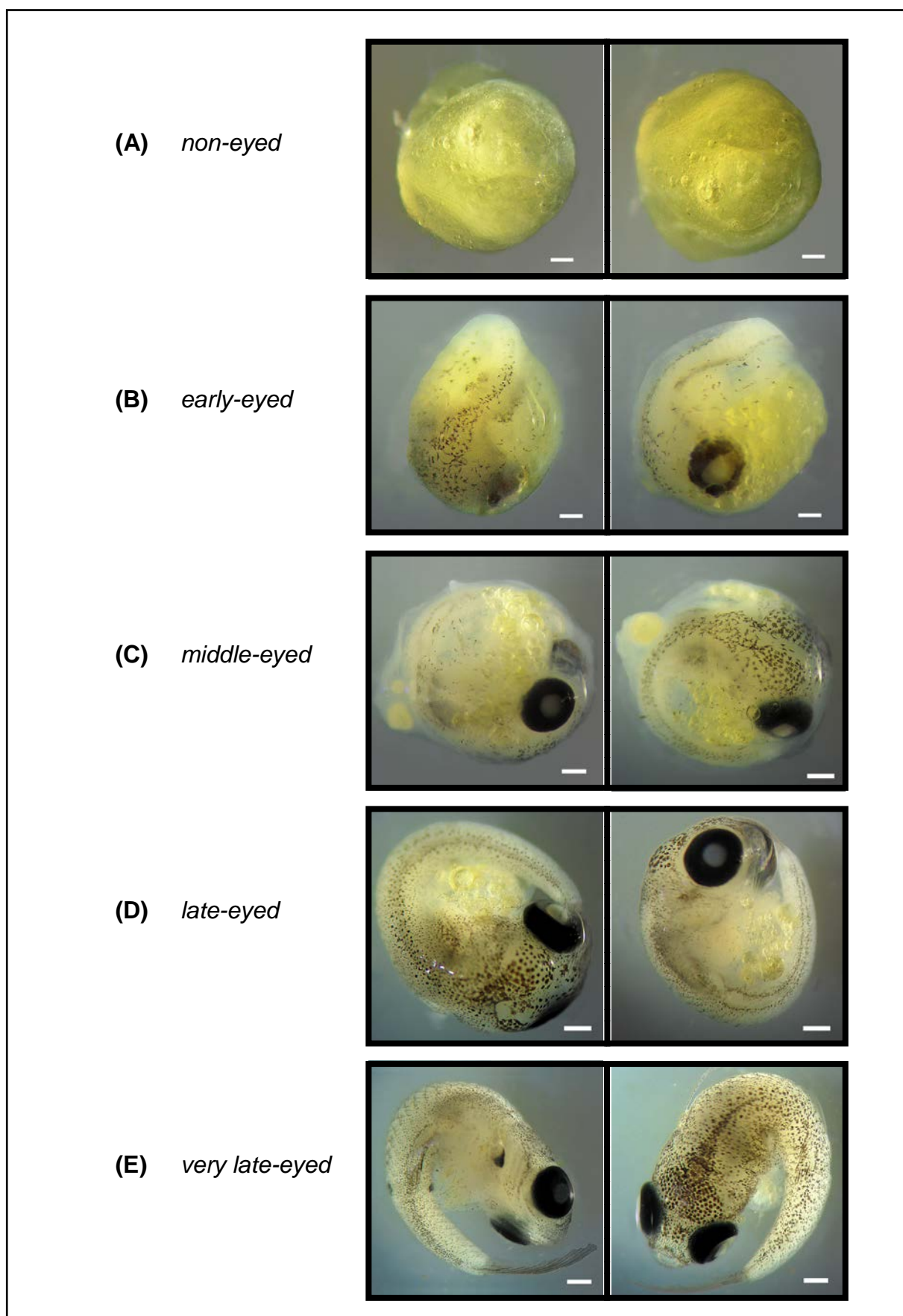


Figura 27 - Cinco estágios do desenvolvimento embrionário de *P. harpagos*.
Legenda: Barra de escala = 500 μ m de (A) a (C), e 1 mm em (D) e (E). Fotos: Bruno Gorini.

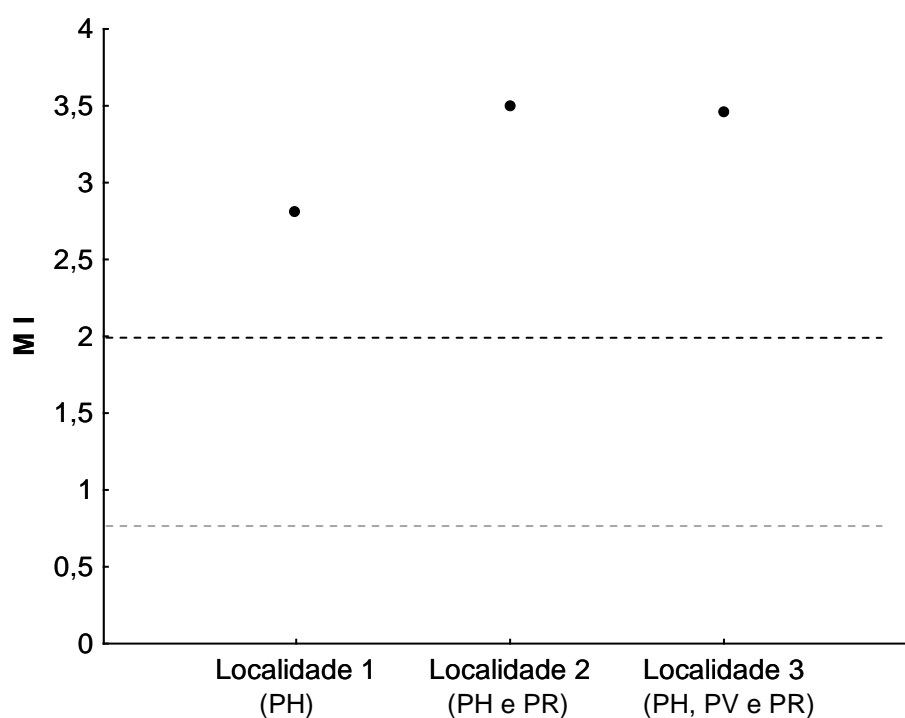


Figura 28 - Índice de matrotrofia de *P. harpagos* nas três localidades. Legenda: Linha tracejada cinza: MI=0,8; Linha tracejada preta: MI=2,0. MI<0,8 (lecitotrofia); MI>0,8 (matrotrofia); MI>2,0 (matrotrofia com intenso fornecimento de nutrientes maternos). PH: *P. harpagos*; PV: *P. vivipara*; PR: *P. reticulata*.

3.3.2 *Poecilia vivipara*

P. vivipara foi encontrada em quatro localidades. Na localidade 3, mais a montante, *P. vivipara* coocorre com *P. reticulata* e *P. harpagos*. Na localidade 4, *P. vivipara* foi a única espécie de poecílídeo encontrada. E nas localidades 5 e 6, *P. vivipara* coocorre com *P. reticulata* (Figura 29).

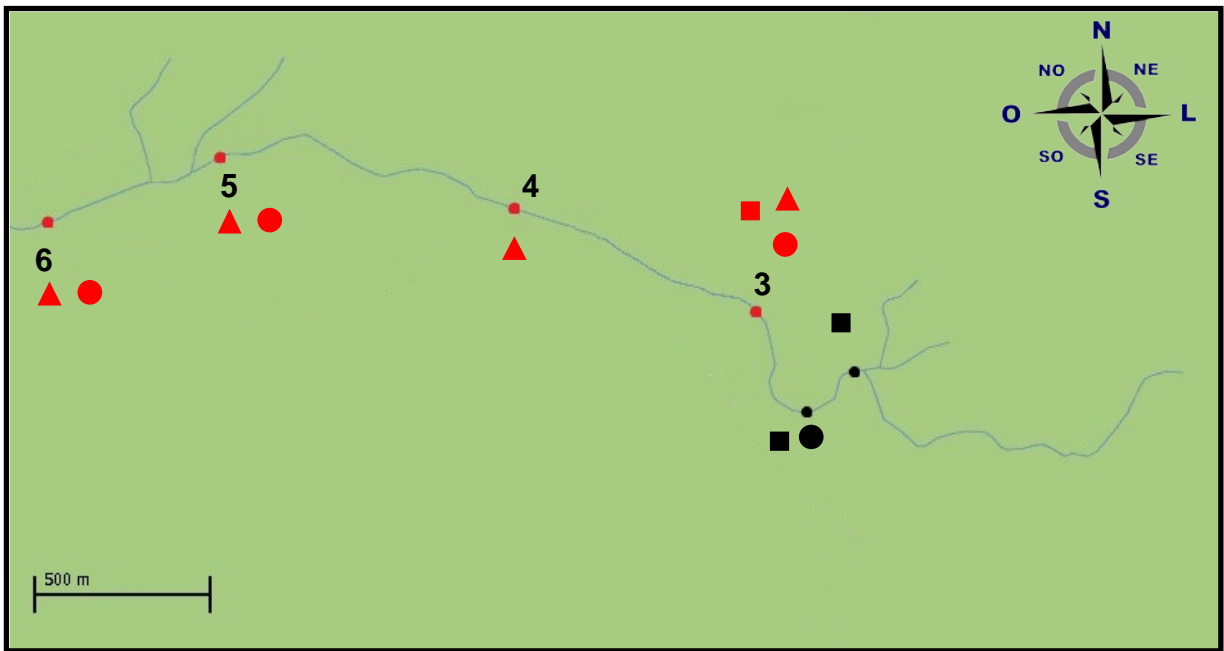


Figura 29 - Representação das localidades amostradas no rio Ubatiba. Legenda: Em vermelho estão as localidades onde ocorre *P. vivipara*. ■ *P. harpagos*; ▲ *P. vivipara*; ● *P. reticulata*.

A análise de variância demonstrou que não existe uma diferença significativa entre os valores de comprimento padrão de *P. vivipara* de acordo com a localidade (ANOVA; $F_{(3, 87)}=1,39$, $p=0,251$). Apesar disso, na localidade 3, *P. vivipara* apresentou uma tendência a uma menor média entre as localidades (3,09 cm), seguida pelas localidades 6, 4 e 5 (3,30 cm, 3,36 cm e 3,41 cm, respectivamente) (Figura 30). Os tamanhos da primeira maturação foram respectivamente: localidade 3, 2,6 cm; localidade 4, 2,5 cm; localidade 5, 2,5 cm; e localidade 6, 2,6 cm.

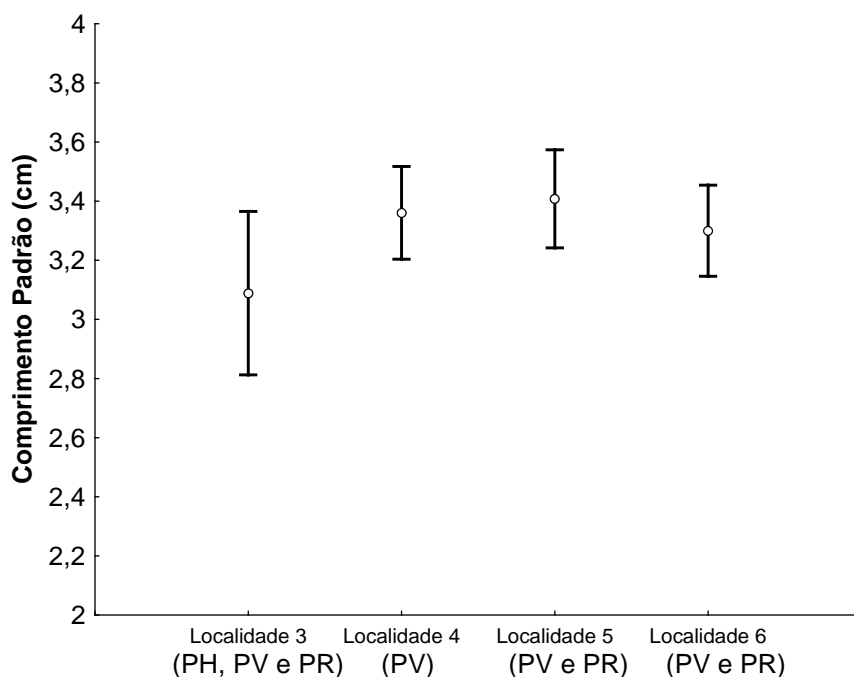


Figura 30 - Médias de comprimento padrão das fêmeas grávidas de *P. vivipara* nas quatro localidades e seus respectivos erros padrões. Legenda: PH: *P. harpagos*; PV: *P. vivipara*; PR: *P. reticulata*.

A análise de covariância demonstrou que não há diferença entre os valores de peso total de *P. vivipara* das quatro localidades (ANCOVA; $F_{(3, 86)}=2,48$, $p=0,066$). Nas localidades 3 e 4, *P. vivipara* apresentou médias de 0,933 g e 0,953 g, e nas localidades 5 e 6 1,309 g e 1,329 g (Figura 31).

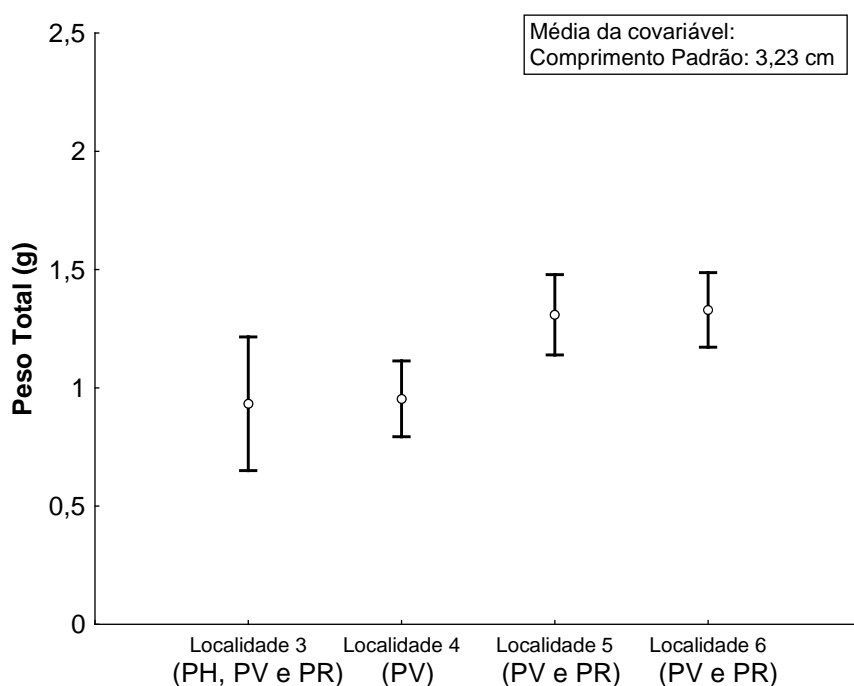


Figura 31 - Médias de peso total das fêmeas grávidas de *P. vivipara* nas quatro localidades e seus respectivos erros padrões. Legenda: PH: *P. harpagos*; PV: *P. vivipara*; PR: *P. reticulata*.

A diferença entre os valores de IGS de *P. vivipara* das quatro localidades foi constatada (ANCOVA; $F_{(3, 86)}=6,58$, $p<0,001$). Na localidade 3, onde coocorre com *P. harpagos* e *P. reticulata*, *P. vivipara* apresentou a maior média entre as localidades (0,143). Nas localidades 5 e 6, onde coocorre com *P. reticulata*, *P. vivipara* apresentou médias de IGS de 0,135 e 0,128, respectivamente. E na localidade 4, onde *P. vivipara* ocorre isoladamente de outros poecilídeos, apresentou a menor média de IGS (0,078) (Figura 32). O teste de *Scheffé* confirmou a diferença entre os valores de IGS de *P. vivipara* da localidade 4 com relação as demais localidades. Porém, mostrou que não há diferença entre o IGS de *P. vivipara* das localidades 3, 5 e 6, onde *P. vivipara* coocorre com duas e uma espécie de poecilídeo (Tabela 13).

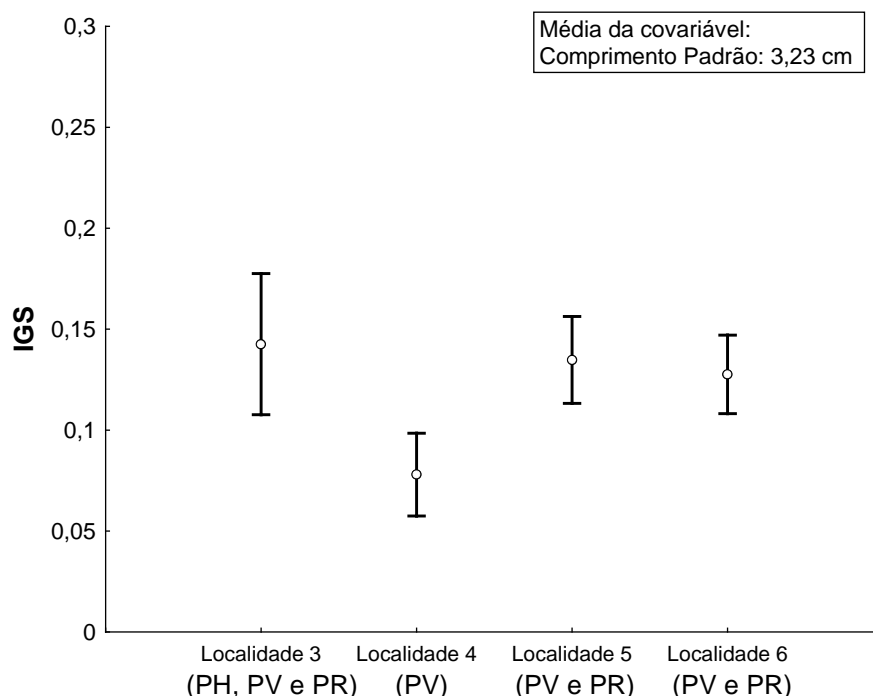


Figura 32 - Médias de IGS das fêmeas grávidas de *P. vivipara* nas quatro localidades e seus respectivos erros padrões. Legenda: PH: *P. harpagos*; PV: *P. vivipara*; PR: *P. reticulata*.

Tabela 13 - Valores de p obtidos pelo teste de *Scheffé* para a diferença entre as médias de IGS de *P. vivipara* nas quatro localidades.

	Localidade 3	Localidade 4	Localidade 5	Localidade 6
Localidade 3				
Localidade 4	0,018			
Localidade 5	0,998	<0,001		
Localidade 6	0,944	0,004	0,949	

Nota: Em vermelho estão destacados os valores significativos ($p<0,05$).

Os tamanhos das ninhadas de *P. vivipara* das quatro localidades também diferiam (ANCOVA; $F_{(3, 86)}=2,69$, $p=0,033$). Na localidade 4, *P. vivipara* apresentou a menor média entre as localidades (13 embriões), seguida pela localidade 3 (15,8 embriões) e pelas localidades 6 e 5 (15,9 e 16,7 embriões, respectivamente) (Figura 33). O teste de *Scheffé* confirmou a diferença entre o tamanho das ninhadas de *P. vivipara* da localidade 4 com relação as demais localidades. No entanto, mostrou que não há diferença entre os tamanhos das ninhadas de *P. vivipara* das localidades 3, 5 e 6, onde *P. vivipara* coocorre com duas e uma espécie des poecilídeo (Tabela 14).

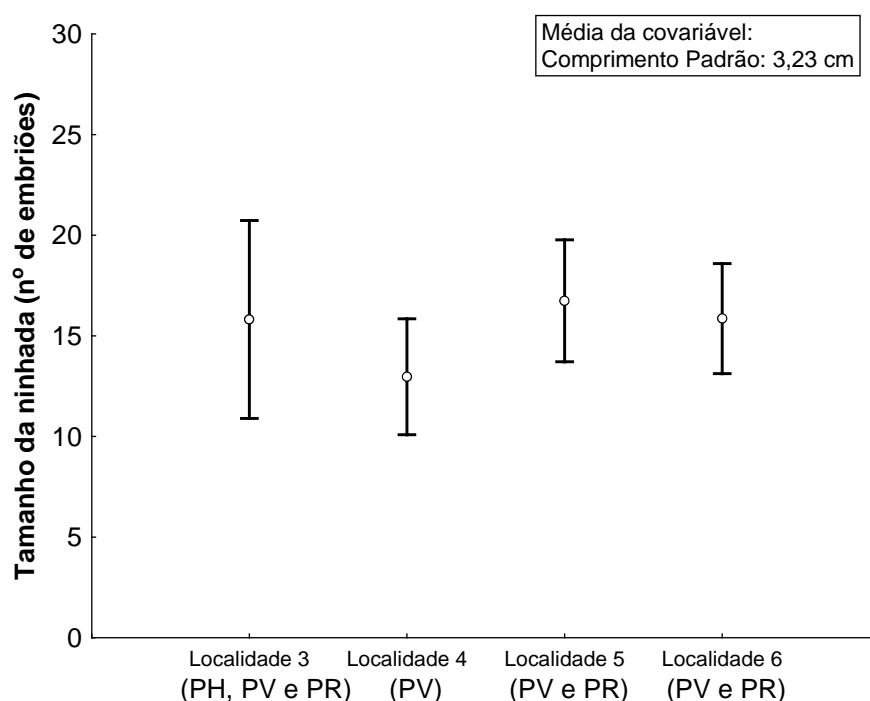


Figura 33 - Médias de tamanho das ninhadas de *P. vivipara* nas quatro localidades e seus respectivos erros padrões. Legenda: PH: *P. harpagos*; PV: *P. vivipara*; PR: *P. reticulata*.

Tabela 14 - Valores de p obtidos pelo teste de *Scheffé* para a diferença entre as médias de número total de embriões por fêmea de *P. vivipara* nas quatro localidades.

	Localidade 3	Localidade 4	Localidade 5	Localidade 6
Localidade 3				
Localidade 4	0,040			
Localidade 5	0,477	0,003		
Localidade 6	0,861	0,037	0,778	

Nota: Em vermelho estão destacados os valores significativos ($p < 0,05$).

A superfetação foi observada nas quatro localidades, sendo seus valores expressos em porcentagem de indivíduos. Na localidade 3, *P. vivipara* apresentou 22,2% das fêmeas com superfetação, enquanto nas localidades 5 e 6, 20% e 24,1%, respectivamente, e na localidade 4, 10,7% (Figura 34).

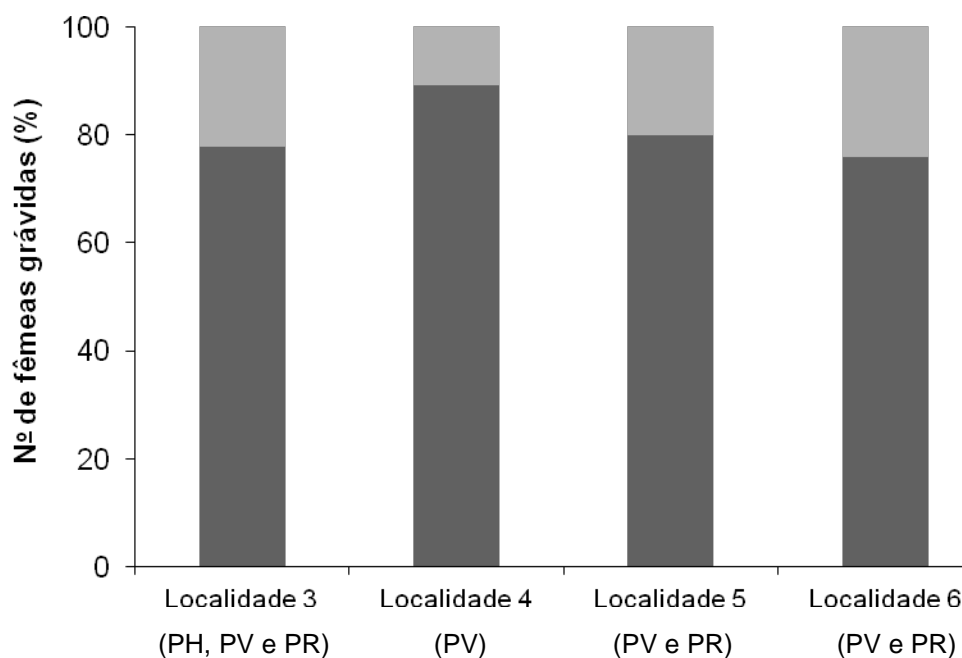


Figura 34 - Porcentagem de fêmeas de *P. vivipara* com superfetação nas quatro localidades. Legenda: ■ uma ninhada; ■ duas ninhadas (superfetação). PH: *P. harpagos*; PV: *P. vivipara*; PR: *P. reticulata*.

Os cinco estágios de desenvolvimento embrionário foram claramente diferenciados: (a) *non-eyed*, (b) *early-eyed*, (c) *middle-eyed*, (d) *late-eyed* e (e) *very late-eyed* (Figura 35). As populações das localidades 3, 5 e 6, onde *P. vivipara* coocorre com duas e uma espécie de poecilídeo, apresentaram moderado índice de matrotrofia ($0,8 < MI < 2$), o que indica fornecimento de nutrientes maternos para os embriões após a fecundação. Por outro lado, *P. vivipara* da localidade 4, onde não coocorre com outras espécies, apresentou pouco ou nenhum fornecimento de nutrientes maternos após a fecundação ($MI < 0,8$). Os valores de MI de *P. vivipara* obtidos para cada localidade foram: localidade 3 (0,87), 4 (0,68), 5 (0,89) e 6 (0,96) (Figura 36).

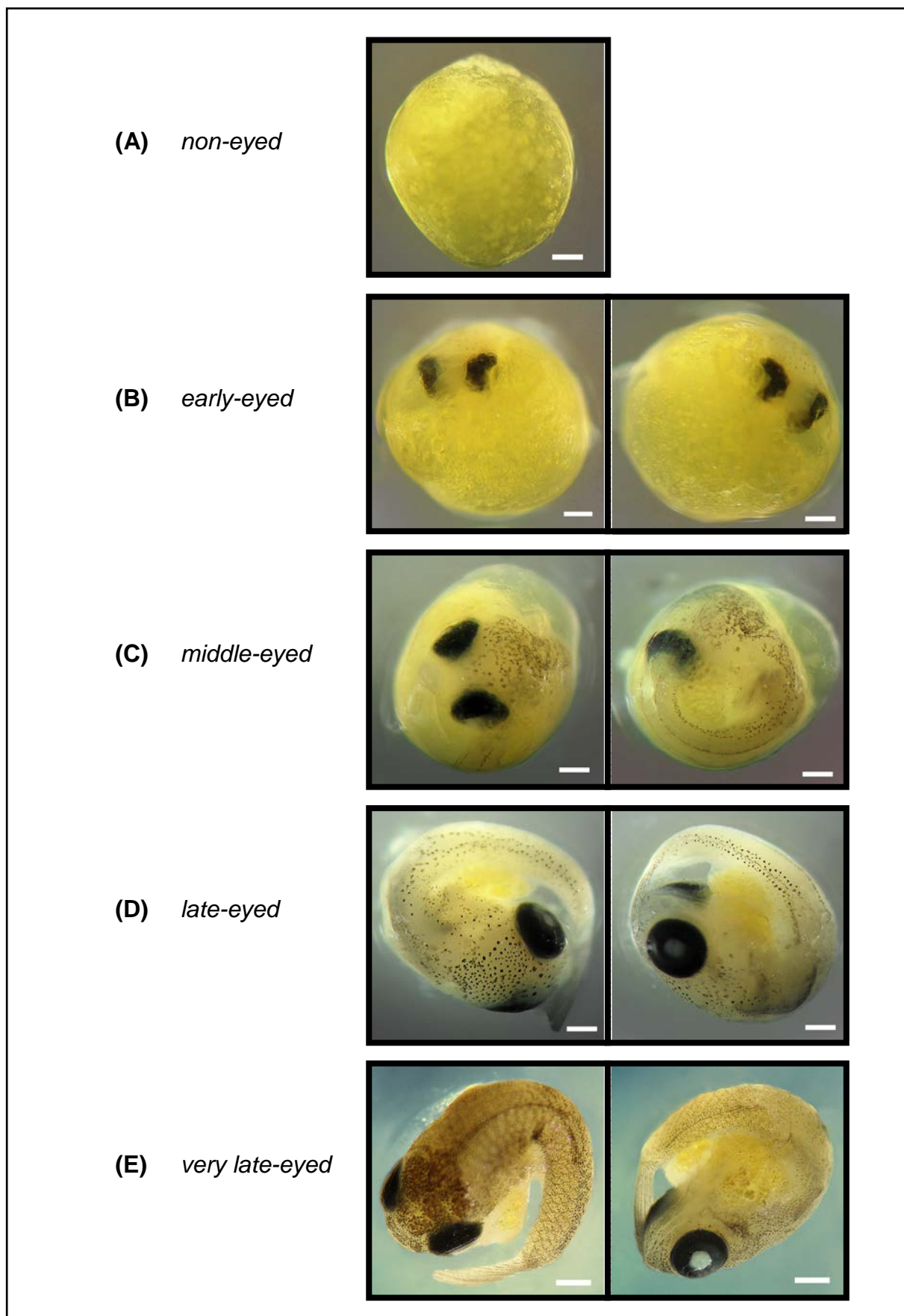


Figura 35 - Cinco estágios do desenvolvimento embrionário de *P. vivipara*. Legenda: Barra de escala = 500 μ m de (A) a (C), e 1 mm em (D) e (E). Fotos: Bruno Gorini.

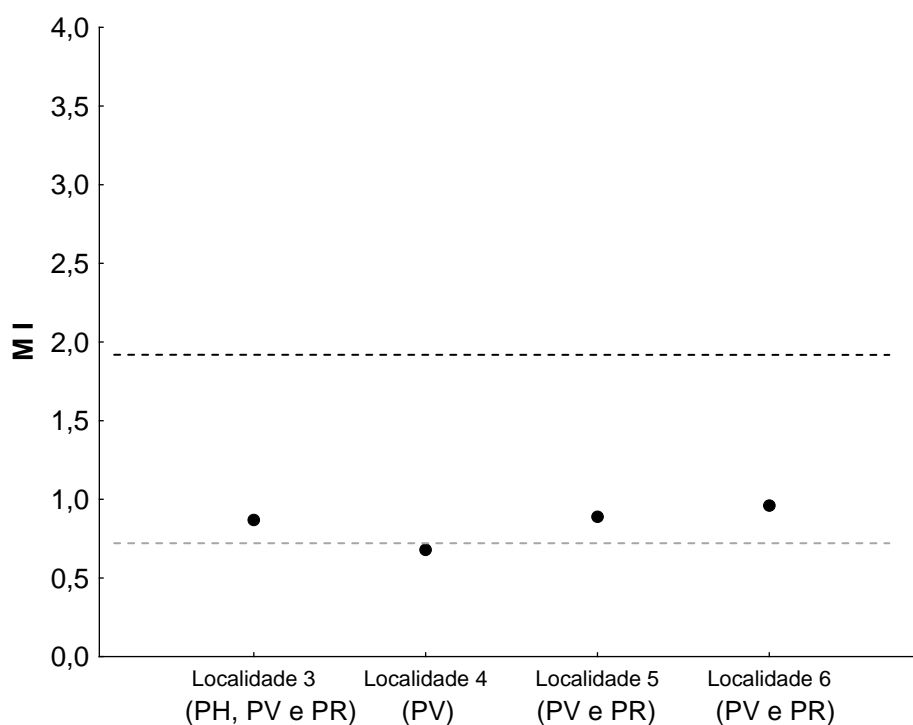


Figura 36 - Índice de matrotrofia de *P. vivipara* nas quatro localidades. Legenda: Linha tracejada cinza: MI=0,8; Linha tracejada preta: MI=2,0. MI<0,8 (lecitotrofia); MI>0,8 (matrotrofia); MI>2,0 (matrotrofia com intenso fornecimento de nutrientes maternos). PH: *P. harpagos*; PV: *P. vivipara*; PR: *P. reticulata*.

3.3.3 *Poecilia reticulata*

P. reticulata foi encontrada em quatro localidades. Na localidade 2, mais a montante, *P. reticulata* coocorre com *P. harpagos*. Na localidade 3, *P. reticulata* coocorre com *P. vivipara* e *P. harpagos*. E nas localidades 5 e 6, *P. reticulata* coocorre com *P. vivipara* (Figura 37).

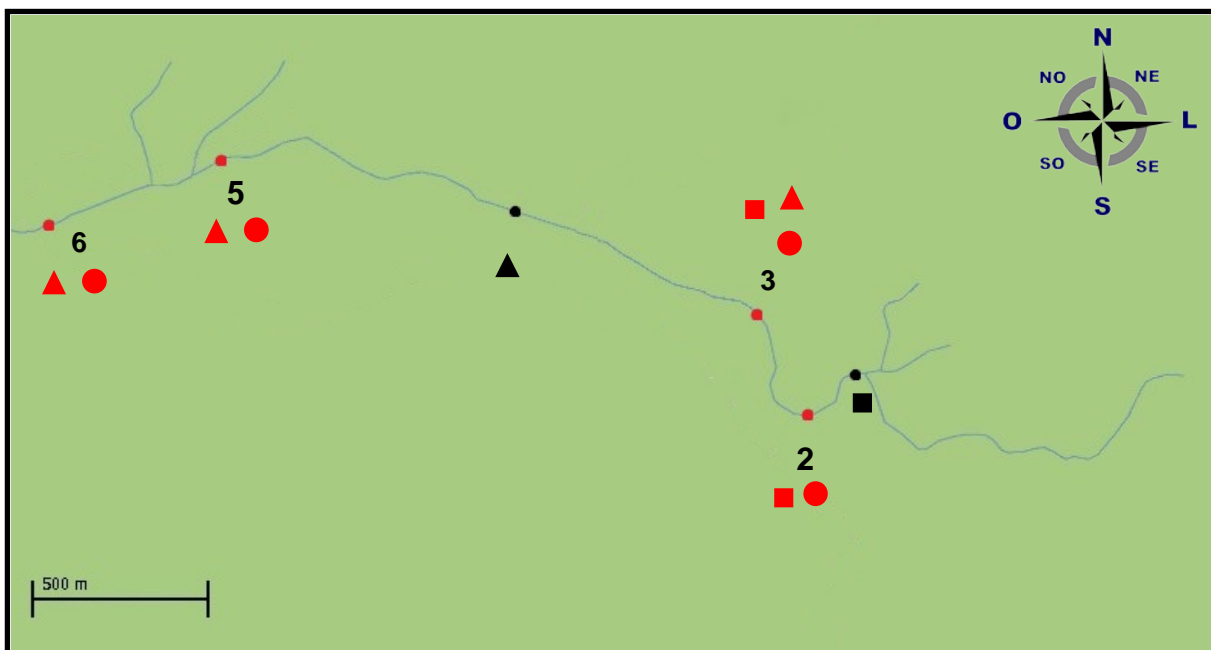


Figura 37 - Representação das localidades amostradas no rio Ubatiba. Legenda: Em vermelho estão as localidades onde ocorre *P. reticulata*. ■ *P. harpagos*; ▲ *P. vivipara*; ● *P. reticulata*.

A comparação dos valores médios do comprimento padrão pela análise de variância evidenciou a diferença entre o comprimento padrão de *P. reticulata* de acordo com a localidade (ANOVA; $F_{(3, 94)}=9,64$, $p<0,001$). Nas localidades 2 e 3, *P. reticulata* apresentou as maiores médias entre as localidades (2,73 e 2,82 cm respectivamente). E nas localidades 5 e 6, apresentou 2,43 e 2,23 cm, respectivamente (Figura 38). O teste de *Scheffé* confirmou a diferença entre os valores de comprimento padrão de *P. reticulata* das localidades 5 e 6 com relação a localidade 3, e da localidade 6 com relação à localidade 2. Todavia, o teste mostrou que não há diferença entre os valores de comprimento padrão de *P. reticulata* das localidades 5 e 6, onde *P. reticulata* coocorre com *P. vivipara*, nem entre os valores da localidade 2, onde *P. reticulata* coocorre com *P. harpagos*, e da localidade 3, onde *P. reticulata* coocorre com as duas espécies de poecilídeos (Tabela 15). Os tamanhos da primeira maturação foram respectivamente: localidade 2, 2,0 cm; localidade 3, 2,0 cm; localidade 5, 1,9 cm; e localidade 6, 1,9 cm.

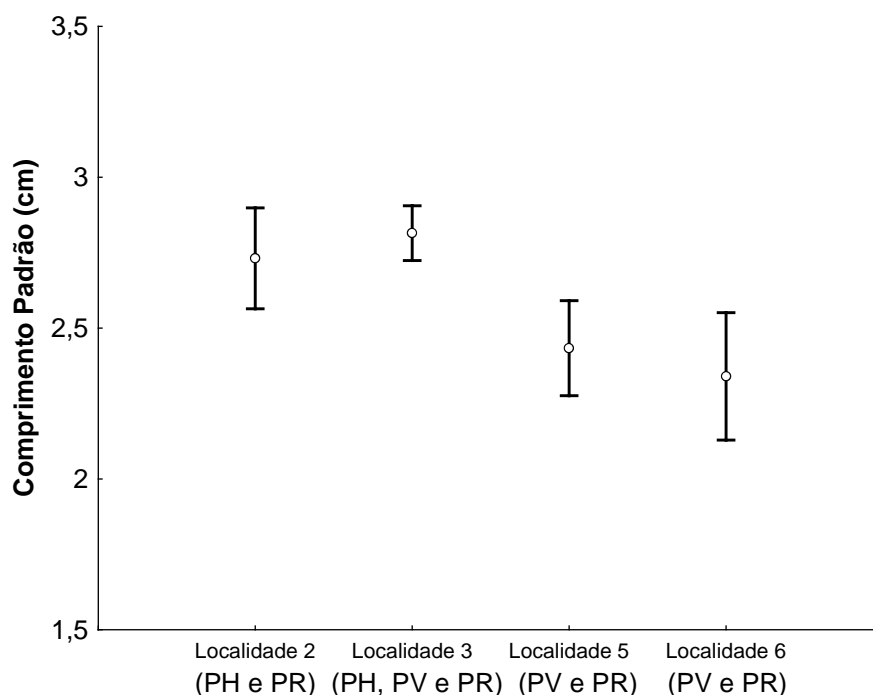


Figura 38 - Médias de comprimento padrão das fêmeas grávidas de *P. reticulata* nas quatro localidades e seus respectivos erros padrões. Legenda: PH: *P. harpagos*; PV: *P. vivipara*; PR: *P. reticulata*.

Tabela 15 - Valores de p obtidos pelo teste de *Scheffé* para a diferença entre as médias de comprimento padrão de *P. reticulata* nas quatro localidades.

	Localidade 2	Localidade 3	Localidade 5	Localidade 6
Localidade 2				
Localidade 3	0,859			
Localidade 5	0,092	0,001		
Localidade 6	0,046	0,001	0,920	

Nota: Em vermelho estão destacados os valores significativos ($p < 0,05$).

A diferença entre os valores de peso total de *P. reticulata* das quatro localidades foi constatada (ANCOVA; $F_{(3, 93)}=13,52$, $p < 0,001$). Na localidade 3, *P. reticulata* apresentou a maior média entre as localidades (0,601 g), seguida pela localidade 2 (0,501 g) e pelas localidades 6 e 5 (0,477 e 0,442 g, respectivamente) (Figura 39). O teste de *Scheffé* confirmou a diferença entre os valores de peso total de *P. reticulata* das localidades 5 e 6, onde *P. reticulata* coocorre com *P. vivipara*, com relação aos valores das localidades 2, onde *P. reticulata* coocorre com *P. harpagos*, e 3, onde *P. reticulata* coocorre com as duas espécies de poecilídeos. As localidades 2 e 3 também diferiram entre si. Entretanto, não há diferença entre os

valores de peso total de *P. reticulata* das localidades 5 e 6, onde *P. reticulata* coocorre com *P. vivipara* (Tabela 16).

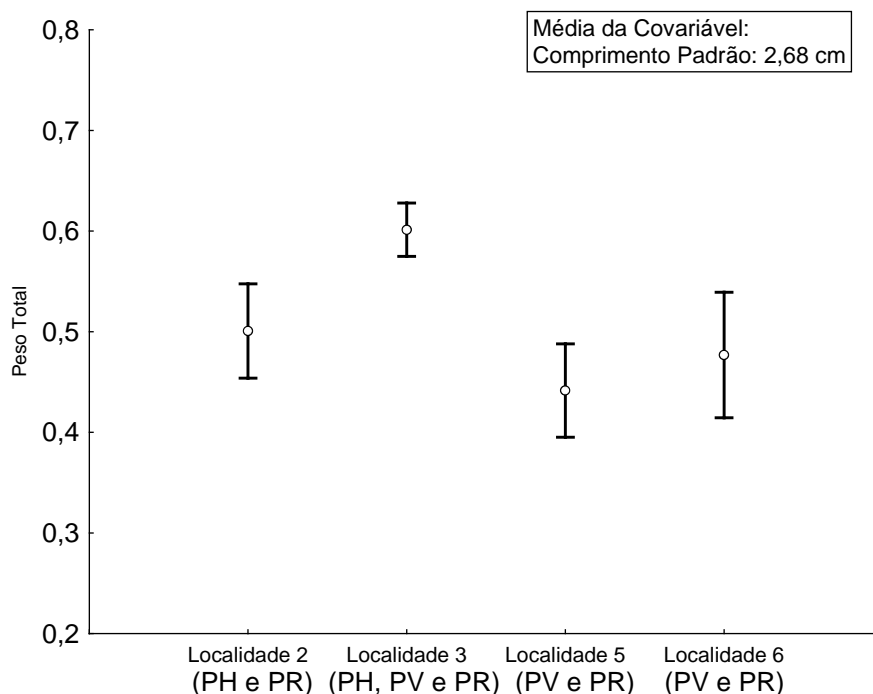


Figura 39 - Médias de peso total das fêmeas grávidas de *P. reticulata* nas quatro localidades e seus respectivos erros padrões. Legenda: PH: *P. harpagos*; PV: *P. vivipara*; PR: *P. reticulata*.

Tabela 16. Valores de p obtidos pelo teste de *Scheffé* para a diferença entre as médias de peso de *P. reticulata* nas quatro localidades.

	Localidade 2	Localidade 3	Localidade 5	Localidade 6
Localidade 2				
Localidade 3	<0,001			
Localidade 5	<0,001	<0,001		
Localidade 6	<0,001	<0,001	0,988	

Nota: Em vermelho estão destacados os valores significativos ($p < 0,05$).

Observou-se também a diferença entre os valores de IGS de *P. reticulata* das quatro localidades (ANCOVA; $F_{(3, 93)}=6,2544$, $p < 0,001$). Na localidade 3, onde coocorre com *P. harpagos* e *P. vivipara*, *P. reticulata* apresentou a maior média entre as localidades (0,103). Nas localidades 5 e 6, onde coocorre com *P. vivipara*, *P. reticulata* apresentou médias de IGS de 0,085 e 0,086, respectivamente. E na localidade 2, onde *P. reticulata* coocorre com *P. harpagos*, apresentou a menor

média de IGS (0,062) (Figura 40). O teste de *Scheffé* confirmou a diferença entre os valores de IGS de *P. reticulata* da localidade 3 em relação a todas as demais localidades. Porém, mostrou que não há diferença entre os valores de IGS de *P. reticulata* das localidades 2, 5 e 6, onde *P. reticulata* coocorre com uma espécie de poecilídeo, seja ela *P. harpagos* ou *P. vivipara* (Tabela 17).

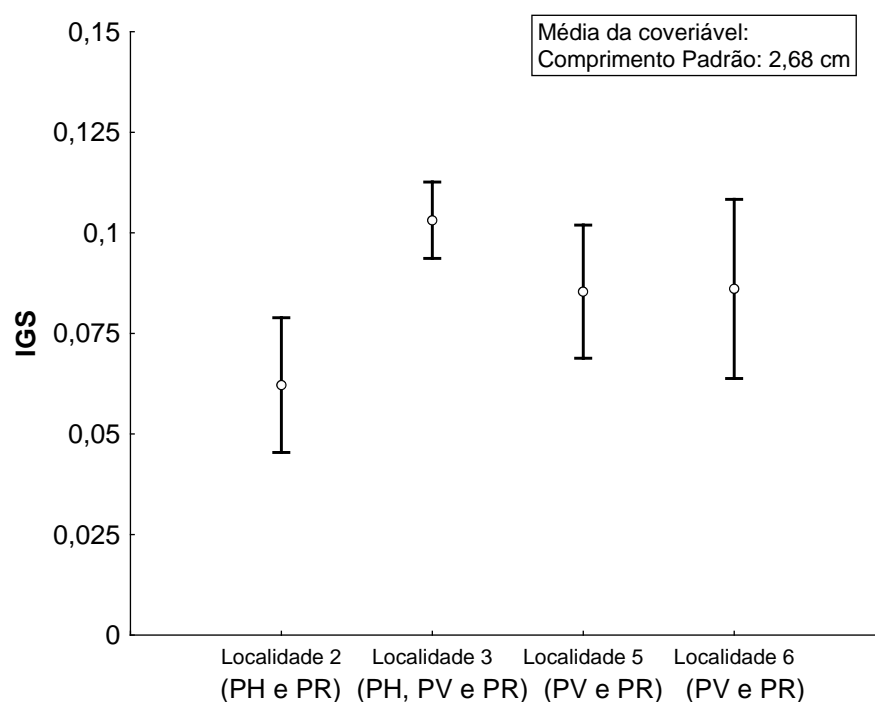


Figura 40 - Médias de IGS das fêmeas grávidas de *P. reticulata* nas quatro localidades e seus respectivos erros padrões. Legenda: PH: *P. harpagos*; PV: *P. vivipara*; PR: *P. reticulata*.

Tabela 17 - Valores de p obtidos pelo teste de *Scheffé* para a diferença entre as médias de IGS de *P. reticulata* nas quatro localidades.

	Localidade 2	Localidade 3	Localidade 5	Localidade 6
Localidade 2				
Localidade 3	<0,001			
Localidade 5	0,905	0,002		
Localidade 6	0,989	0,010	0,993	

Nota: Em vermelho estão destacados os valores significativos ($p < 0,05$).

A diferença entre o tamanho das ninhadas de *P. reticulata* das quatro localidades foi constatada usando a análise de covariância (ANCOVA; $F_{(3, 93)}=11,6$, $p < 0,001$). Na localidade 3, onde coocorre com as duas espécies de poecilídeos, *P.*

reticulata apresentou a maior média entre as localidade (14,9 embriões). Nas localidades 5 e 6, onde coocorre com *P. vivipara*, *P. reticulata* apresentou médias de 8,8 e 9,5 embriões respectivamente. E na localidade 2, onde *P. reticulata* coocorre com *P. harpagos*, apresentou a média de 10 embriões por ninhada (Figura 41). O teste de *Scheffé* confirmou a diferença entre os tamanhos das ninhadas de *P. reticulata* da localidade 3 em relação a todas as demais localidades. Porém, mostrou que não há diferença entre os tamanhos das ninhadas de *P. reticulata* das localidades 2, 5 e 6, onde *P. reticulata* coocorre com uma espécie de poecilídeo, seja ela *P. harpagos* ou *P. vivipara* (Tabela 18).

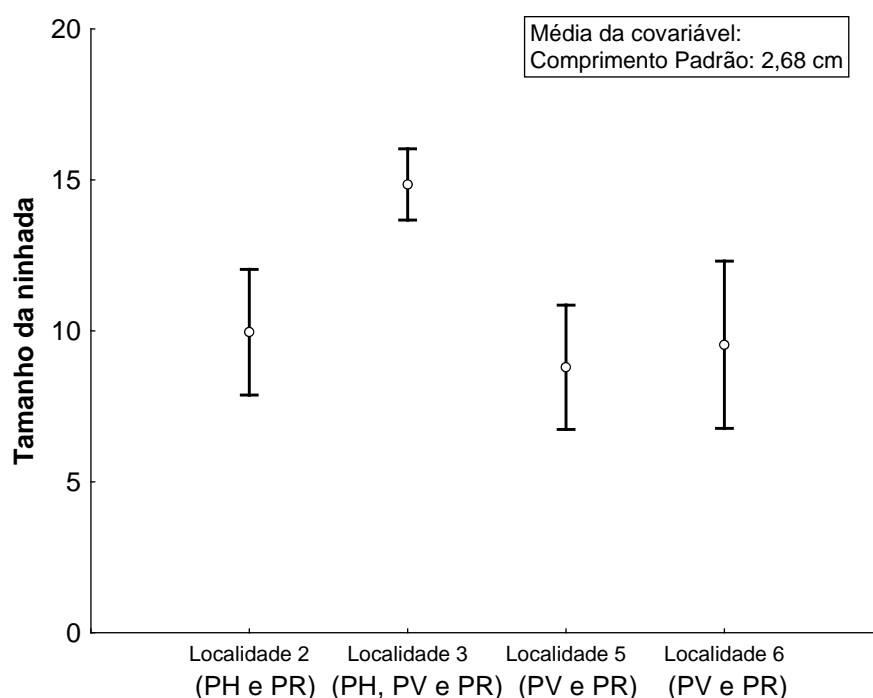


Figura 41 - Médias de tamanho das ninhadas de *P. reticulata* nas quatro localidades e seus respectivos erros padrões. Legenda: PH: *P. harpagos*; PV: *P. vivipara*; PR: *P. reticulata*.

Tabela 18 - Valores de p obtidos pelo teste de *Scheffé* para a diferença entre as médias de número total de embriões por fêmea de *P. reticulata* nas quatro localidades.

	Localidade 2	Localidade 3	Localidade 5	Localidade 6
Localidade 2				
Localidade 3	<0,001			
Localidade 5	0,059	<0,001		
Localidade 6	0,059	<0,001	0,998	

Nota: Em vermelho estão destacados os valores significativos ($p < 0,05$).

A superfetação foi observada nas quatro localidades, sendo seus valores expressos em porcentagem de indivíduos. Na localidade 3, *P. reticulata* apresentou 29,6% das fêmeas com superfetação, enquanto nas localidades 5 e 6, 22,2% e 20%, respectivamente, e na localidade 2, 18,8% (Figura 42).

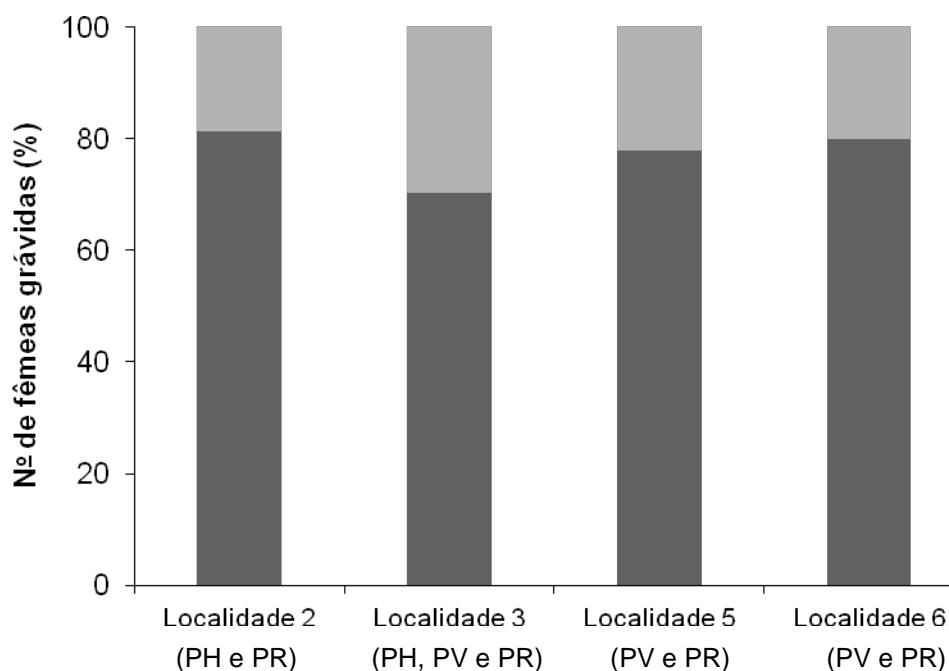


Figura 42 - Porcentagem de fêmeas de *P. reticulata* com superfetação nas quatro localidades. Legenda: ■ uma ninhada; ■ duas ninhadas (superfetação). PH: *P. harpagos*; PV: *P. vivipara*; PR: *P. reticulata*.

Os cinco estágios de desenvolvimento embrionário foram claramente diferenciados: (a) *non-eyed*, (b) *early-eyed*, (c) *middle-eyed*, (d) *late-eyed* e (e) *very late-eyed* (Figura 43). As populações das quatro localidades, onde *P. reticulata* coocorre com uma ou duas espécies de poecilídeo, apresentaram moderado índice de matrotrofia ($0,8 < MI < 2$), o que indica fornecimento de nutrientes maternos para os embriões após a fecundação. Os valores de MI de *P. reticulata* obtidos para cada localidade foram: localidade 2 (0,86), 3 (0,85), 5 (0,90) e 6 (0,80) (Figura 44).

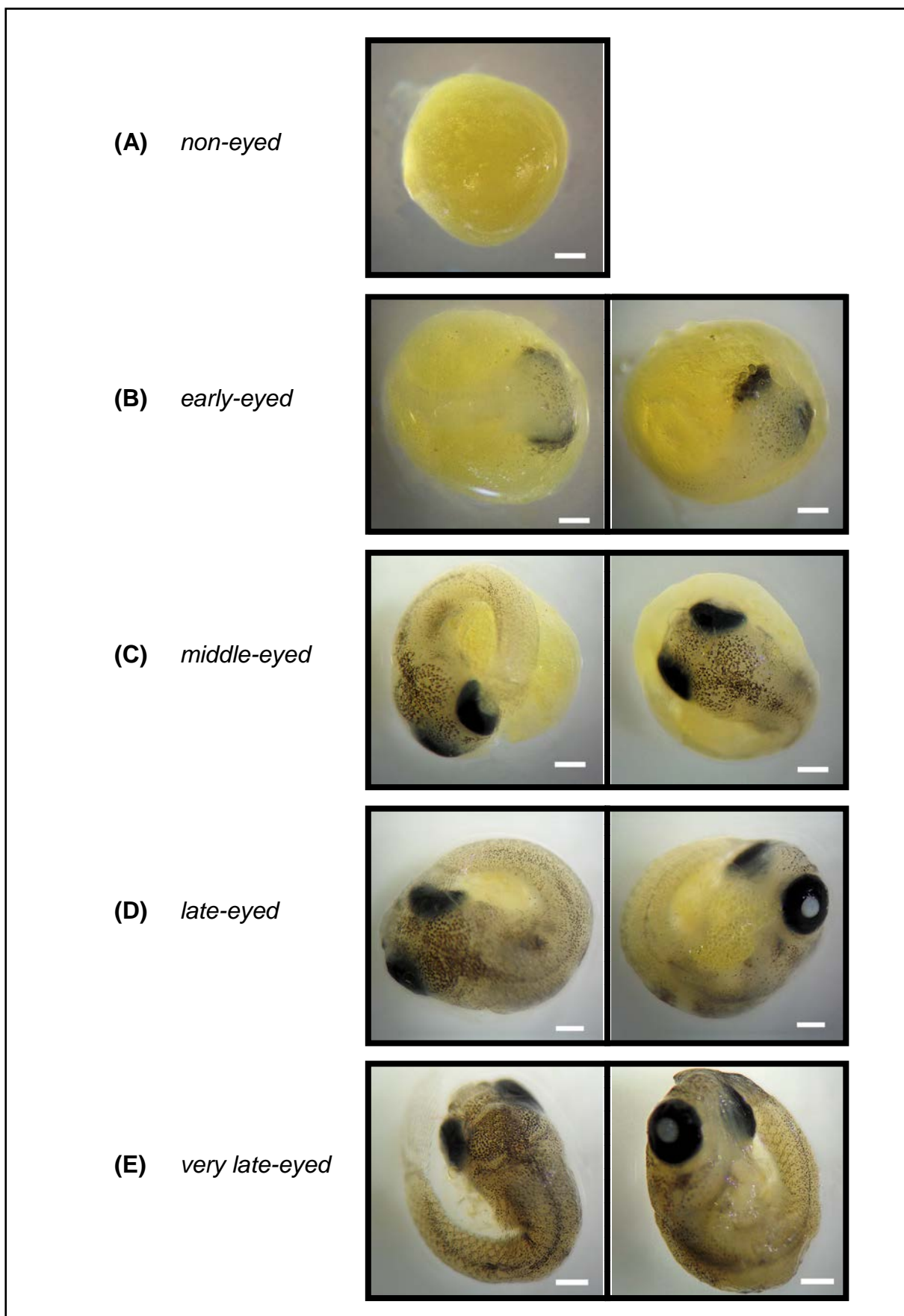


Figura 43 - Cinco estágios do desenvolvimento embrionário de *P. reticulata*.
Legenda: Barra de escala = 500 μ m de (A) a (C), e 1 mm em (D) e (E). Fotos: Bruno Gorini.

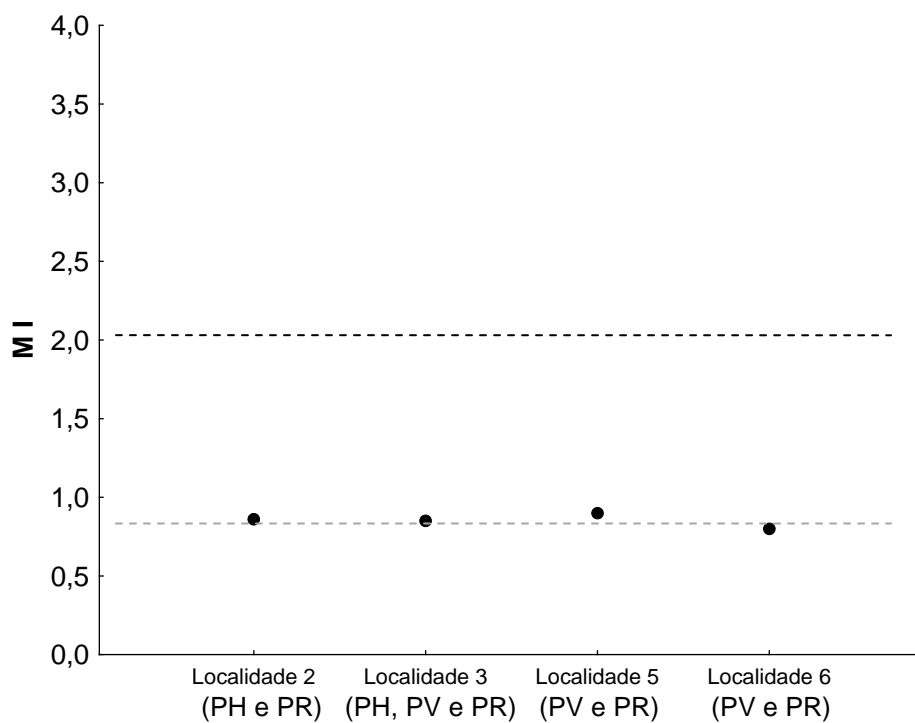


Figura 44 - Índice de matrotrofia de *P. reticulata* nas quatro localidades. Legenda: Linha tracejada cinza: MI=0,8; Linha tracejada preta: MI=2,0. MI<0,8 (lecitotrofia); MI>0,8 (matrotrofia); MI>2,0 (matrotrofia com intenso fornecimento de nutrientes maternos). PH: *P. harpagos*; PV: *P. vivipara*; PR: *P. reticulata*.

4 DISCUSSÃO

4.1 Tamanho da fêmea e sua relação com outras características da história de vida de poecilídeos

A fecundidade de um indivíduo, ou taxa de produção de prole, é um componente importante para o seu sucesso reprodutivo. A viviparidade, desenvolvimento da prole no interior do corpo materno, é considerada um meio de aumentar a velocidade do desenvolvimento embrionário e aumentar a sobrevivência da ninhada (Shine 1989). Isto porque, o desenvolvimento interno protege a prole contra temperaturas extremas, anoxia, estresse osmótico, bem como contra a predação (Balon 1977; Shine 1978, 1989; Clutton-Brock 1991; Wourms & Lombardi 1992). O potencial de manter a prole internamente pode, portanto, permitir que as fêmeas produzam proles com uma maior taxa de sobrevivência (Amoroso 1968; Miller 1979; Baylis 1981; Wourms & Lombardi 1992).

Muitos custos para manutenção da prole internamente podem, porém, compensar os benefícios da viviparidade, limitando assim a ocorrência deste modo reprodutivo. Dentre eles, destaca-se a redução da mobilidade da fêmea (Thibault & Schultz, 1978), que torna a mesma mais suscetível à predação.

Os custos da viviparidade, no entanto, são pagos através de uma variedade de adaptações na história de vida, que por fim tendem a compensá-los. A fecundidade em peixes vivíparos está intimamente correlacionada ao tamanho do corpo da fêmea (Duarte & Alcaraz 1989; Elgar 1990; Froese & Binohlan 2000). O tamanho do corpo pode restringir o volume interno máximo que a prole pode ocupar antes do nascimento (Gomes-Jr & Monteiro 2007). Embora, a redução do tamanho da prole pudesse amenizar a pressão sobre o tamanho do corpo materno, o que se observa é o oposto. Em sua maioria, verificam-se proles de grande tamanho para tirar vantagem da maior segurança e outras oportunidades da manutenção pós-zigótica (Wourms & Lombardi 1992).

Os tamanhos das fêmeas de *P. vivipara* e *P. reticulata* do rio Ubatiba mostraram estar correlacionados positivamente ao peso, índice gonadossomático (IGS) e tamanho das ninhadas. Esta relação também foi observada em estudos prévios sobre fêmeas de *P. vivipara* (Gomes-Jr & Monteiro 2007) e *P. reticulata* (Reznick & Yang 1993). O tamanho das fêmeas de *P. harpagos* também possui correlação positiva com o peso e tamanho das ninhadas, porém não houve relação com o IGS.

O índice gonadossomático é uma importante ferramenta para avaliar o investimento reprodutivo de peixes (Kamler 1992; Mazzoni & Silva 2006), porém o seu uso deve ser repensado para espécies matrotólicas, como já sugerido por Edwards *et al.* (2006). Uma fêmea matrotófica de grande porte pode gestar um grande número de embriões, os quais têm seus pesos reduzidos nos primeiros estágios de desenvolvimento, uma vez que a maior parte dos nutrientes é fornecida pela mãe durante a gestação (Evans *et al.* 2011). Sendo assim, ao ser analisada, esta fêmea apresentaria um IGS mais baixo do que outras fêmeas menores que gestam embriões em estágios mais avançados de desenvolvimento, gerando uma interpretação errônea acerca do investimento reprodutivo.

Apesar de muito recentemente diversos esforços terem sido observados a fim de adaptar e criar novas metodologias que possam ser utilizadas com espécies matrotólicas (e.g. Reznick *et al.* 2002; Evans *et al.* 2011), ainda não foi definida uma metodologia que adaptasse o IGS para estas espécies. Uma solução plausível seria associar este índice com o tamanho da ninhada e o estágio de desenvolvimento dos embriões (Edwards *et al.* 2006), de forma a corrigir variações geradas pela matrotrofia.

4.2 Comparação entre as principais características da história de vida das fêmeas de poecilídeos do rio Ubatiba

A distribuição de *P. vivipara* e *P. harpagos* ao longo do rio Ubatiba, neste estudo, reforçam as conclusões de Aranha & Caramaschi (1997, 1999). Segundo eles, *P. vivipara* possui maior constância e frequência nos trechos médio e inferior do rio Ubatiba, e *P. harpagos* no trecho superior.

As fêmeas grávidas de *P. vivipara* do rio Ubatiba apresentaram comprimento padrão médio maior do que as fêmeas de *P. harpagos*, o que corrobora os resultados de Aranha & Caramaschi (1999), onde *P. vivipara* possui maior frequência relativa de ocorrência em classes de comprimento maiores. *P. vivipara* também apresentou tamanho da primeira maturação, peso total, IGS e tamanho das ninhadas maiores do que *P. harpagos*.

As características da história de vida das fêmeas de *P. reticulata*, por outro lado, exibiram semelhanças ora com *P. harpagos*, ora com *P. vivipara*. O comprimento padrão médio e o peso total foram similares aos valores de *P. harpagos*, enquanto o IGS foi similar aos valores de *P. vivipara*. O tamanho da primeira maturação de *P. reticulata* e *P. harpagos* também foram muito próximos. Porém, o tamanho das ninhadas diferiu significativamente entre as espécies.

A semelhança entre os valores de comprimento padrão médio das fêmeas adultas de *P. reticulata* e *P. harpagos* também foi observada por Araújo *et al.* (2009) num estudo realizado no rio Paraíba do Sul. E como o peso dos peixes está diretamente relacionado com o tamanho dos mesmos (Pough *et al.* 1993), a semelhança entre os valores de peso total das duas espécies observada no presente estudo não surpreende, tendo em vista que os tamanhos médios dessas duas espécies são significativamente próximos.

Poecilia reticulata apresenta uma grande capacidade adaptativa (Torres-Dowdallet *al.* 2012). Suas altas taxas de produção de prole permitem que esta se estabeleça em novos ambientes com poucos indivíduos fundadores (Magurran *et al.* 1995). Tal característica pôde ser observada em *P. reticulata* do rio Ubatiba através dos elevados valores de IGS e tamanho das ninhadas.

A superfecundação é outra característica da história de vida dos poecilídeos responsável por aumentar a fecundidade (Evans *et al.* 2011). A superfecundação esteve presente entre 12-15% das fêmeas grávidas das três espécies de poecilídeos do rio Ubatiba. Apesar destes valores não serem altos, apenas a análise por localidade pode determinar a importância e variação desta característica de acordo com diferentes padrões de ocorrência.

4.3 Adaptações nas características da história de vida das fêmeas de poecilídeos ao longo do rio Ubatiba

Compreender as causas e consequências da divergência fenotípica entre populações naturais é fundamental para entender estratégias reprodutivas das espécies (Torres-Dowdall *et al.* 2012). Quando as populações ocupam diferentes ambientes, as pressões de seleção divergentes podem resultar na diferenciação fenotípica de características que conferem uma vantagem no sucesso reprodutivo local (Kawecki & Ebert 2004). A divergência fenotípica adaptativa pode ocorrer por meio de uma adaptação local e/ou da plasticidade fenotípica adaptativa. Na ausência de quaisquer efeitos homogeneizadores do fluxo gênico, a seleção divergente pode levar à evolução de ecótipos adaptados localmente, onde genótipos residentes produzem fenótipos com maior sucesso relativo do que genótipos provenientes de outros habitats (Kawecki & Ebert 2004). Alternativamente, a plasticidade fenotípica adaptativa em resposta a estímulos ambientais pode mover os fenótipos de uma população em direção a um fenótipo local ótimo, sem qualquer diferenciação genética (Price *et al.* 2003).

Os poecilídeos apresentam uma variedade de padrões de história de vida, os quais são moldados principalmente por interações interespecíficas (e.g. Stearns & Sage 1980; Reznick & Endler 1982; Reznick & Miles 1989; Johnson & Belk 2001; Abney & Rakocinski 2004). A taxa de crescimento dos peixes é fortemente dependente da disponibilidade de recursos alimentares (Jobling & Baardvik 1994; Amundsen *et al.* 2007) e, em ambientes onde espécies com hábitos alimentares similares coocorrem, a competição exploratória pode reduzir drasticamente a disponibilidade deste recursos, levando à redução do crescimento dos indivíduos destas populações (Weatherley & Gill 1987; Segers & Taborsky 2012).

No presente trabalho, o comprimento padrão e o peso total das fêmeas de *P. harpagos* se mostraram intimamente relacionados à ocorrência de outros poecilídeos. Na localidade onde não ocorria com outros poecilídeos, *P. harpagos* apresentou tamanho e peso maiores do que nas localidades onde coocorria com uma ou duas espécies de poecilídeos. Por outro lado, as fêmeas de *P. vivipara* não mostraram diferenças de tamanho e peso de acordo com a localidade, o que pode indicar menor plasticidade dessas características.

Já, *P. reticulata* apresentou diferença de tamanho sem relação clara com a ocorrência das outras espécies, porém, nas localidades onde ocorria com uma das duas espécies, exibiu peso maior do que na localidade onde ocorria com as duas espécies. Por se tratar de uma espécie exótica em processo de colonização, as características da história de vida das populações de *P. reticulata* possivelmente ainda não se estabilizaram (Deacon *et al.* 2011).

O comprimento da primeira maturação é um parâmetro de história de vida que depende diretamente da taxa de crescimento individual, que por sua vez sofre efeito das condições do habitat (Roff 1984; Winemiller & Donald 1989). Ou seja, o comprimento máximo alcançado pelos indivíduos de diferentes espécies e populações pode variar dependendo do habitat que ocupa, alterando assim o comprimento da primeira maturação (Tarkan 2006). Reznick & Endler (1982) e Reznick (1990), assim como Gosline & Rodd (2008), registraram a redução do tamanho da primeira maturação de *P. reticulata* em resposta à redução da disponibilidade de recursos alimentares. No entanto, observamos que nenhuma das três espécies de poecílídeos do rio Ubatiba apresentou variação no tamanho da primeira maturação.

Na história de vida das fêmeas de poecílídeos, uma compensação entre investir em reprodução e outras características da história de vida, como crescimento e longevidade já foi observada em inúmeros estudos (e.g. Reznick 1983; Wootton 1984; Stearns 1992; Roff 2002). A disponibilidade de recursos alimentares também é tida como um dos principais fatores seletivos sobre o investimento reprodutivo e o tamanho da prole (Sibly & Calow 1983; Parker & Begon 1986). Em ambientes altamente competitivos, fêmeas com proles pequenas possuem sucesso reprodutivo muito menor do que com proles grandes, uma vez que nesses ambientes há o aumento da taxa de mortalidade e, portanto, a população estaria sujeita à drástica redução, e em alguns casos à extinção, se a taxa de natalidade não fosse aumentada (Brockelman 1975).

Phalloceros harpagos e *Poecilia vivipara* do rio Ubatiba apresentaram IGS e tamanho da ninhada maiores na localidade onde as três espécies de poecílídeos coocorriam, e menores nas localidades onde não ocorriam com outras espécies de poecílídeos. Isto corrobora a relação entre os ambientes competitivos e o aumento do investimento reprodutivo e do tamanho da prole. *P. reticulata* também confirma esta relação, uma vez que, na localidade onde as três espécies de poecílídeos

coocorriam, seus valores de IGS e tamanho da ninhada são maiores do que nas localidades em que apenas duas espécies coocorriam.

A superfetação, outra característica importante na história de vida dos poecilídeos, tem sido bastante estudada nos últimos anos (e.g. Zúñiga-Vega *et al.* 2007; Pires *et al.* 2010; Meredith *et al.* 2011). A maioria das tentativas de entender a evolução de superfetação têm se centrado nas diferenças entre as espécies (Thibault & Schultz 1978; Reznick & Miles 1989; Meisner & Burns 1997). Contudo, as comparações intraespecíficas podem ser mais promissoras, porque a partir da comparação entre populações de uma mesma espécie expostas a diferentes influências externas, podemos avaliar os reais responsáveis pela divergência fenotípica (Travis *et al.* 1987, Downhower *et al.* 2002).

A maior porcentagem de fêmeas de *P. harpagos* com superfetação (33,3%) foi encontrada na localidade onde as três espécies coocorriam. A menor porcentagem de fêmeas de *P. vivipara* com superfetação (10,7%) foi encontrada na localidade onde não coocorria com outro poecilídeos. E a maior porcentagem de fêmeas de *P. reticulata* com superfetação (29,6%) foi encontrada na localidade onde as três espécies coocorriam. Estes resultados sugerem que a superfetação em poecilídeos do rio Ubatiba está diretamente relacionada com a coocorrência dos mesmos, uma vez que a superfetação permite o aumento da fecundidade das fêmeas através da redução do intervalo entre ninhadas, e assim, o aumento do sucesso reprodutivo em ambientes competitivos.

A superfetação é altamente correlacionada à matrotrofia (Constantz 1989). Poecilídeos com elevados graus de matrotrofia geralmente apresentam também superfetação (Evans *et al.* 2011). Entretanto, a sua coocorrência não é absoluta: a matrotrofia ocorre na ausência de superfetação (Arias & Reznick 2000), e é observada superfetação em espécies com baixos níveis de transferência de nutriente pós-fecundação (Thibault & Schultz 1978; Reznick *et al.* 1996).

Os poecilídeos apresentam uma grande variação nos graus de matrotrofia (Thibault & Schultz 1978; Wourms 1981). Algumas espécies exibem intensa transferência de nutrientes pós-fertilização, constituindo a maior parte dos recursos para nutrição dos embriões. Essas espécies geralmente produzem ovos pequenos com pouco vitelo, e isto possibilita o aumento da prole sem que seja necessário o aumento do tamanho do corpo materno, sendo, portanto, uma grande contribuição para o aumento da fecundidade (Scrimshaw 1944, 1946). A massa dos embriões

aumenta drasticamente durante a gestação, de tal forma que a massa de embriões em estágios avançados de desenvolvimento pode ser duas vezes maior do que dos embriões em estágios iniciais (Scrimshaw 1944).

Em outros poecílídeos, a matrotrofia fornece uma contribuição menor, mas ainda significativa para a nutrição dos embriões. Nestas espécies, a massa do embrião permanece inalterada durante a gestação, ou pode aumentar um pouco, apesar do metabolismo do vitelo durante o desenvolvimento (Evans *et al.* 2011).

Reznick & Miles (1989) revisaram a literatura e classificaram 51 espécies de Poeciliidae como lecitotróficas ou matrotróficas. Dessas, 30 espécies foram classificadas como lecitotróficas, incluindo a maioria das espécies até então pesquisadas dos gêneros *Poecilia* e *Phalloceros*. Porém, algumas das espécies classificadas como lecitotróficas por Reznick & Miles (1989) foram consideradas como espécies que apresentam pelo menos algum grau de matrotrofia por autores anteriores. Por exemplo, Wourms (1981) observou que, em *Gambusia*, *Poecilia*, *Xiphophorus* e *Belonesox*, a massa dos embriões não se alterou durante a gestação e considerou-as matrotróficas “não-especializadas”; Hubbs (1971) e Yan (1986) concluíram que os embriões de *Gambusia heterochir* devem receber nutrientes maternos porque o tamanho do embrião não se alterou durante o desenvolvimento; e Trexler (1985) relatou matrotrofia em *Poecilia latipinna*.

Desde 1989, algumas espécies revisadas por Reznick & Miles (1989) têm sido reavaliadas em relação ao modo de fornecimento de nutrientes, e outras espécies foram analisadas. Entre aquelas reavaliadas, muitas anteriormente consideradas lecitotróficas apresentaram fornecimento de nutrientes pós-fecundação, incluindo *Poecilia formosa*, *Poecilia latipinna*, *Poecilia mexicana* (Riesch *et al.* 2009; Marsh-Matthews *et al.* 2010), *Poecilia reticulata* (DeMarais & Oldis 2005), *Gambusia affinis* (DeMarais & Oldis 2005; Marsh-Matthews *et al.* 2005), *Phalloceros caudimaculatus* (Arias & Reznick 2000), e *Cnesterodon decemmaculatus* (Lorier & Berois 1995).

Phalloceros harpagos do rio Ubatiba apresentou alto índice de matrotrofia em todas as localidades amostradas ($MI > 2$), o que indica intenso fornecimento de nutrientes maternos para os embriões após a fecundação. Na localidade onde *P. harpagos* é o único poecílídeo presente, apresentou o menor valor (2,80). Por outro lado, observamos para *P. vivipara* desde valores que indicam pouco ou nenhum fornecimento de nutrientes maternos após a fecundação ($MI < 0,8$; lecitotrofia), na

localidade onde não coocorre com outros poecilídeos, até valores que indicam moderado fornecimento de nutrientes maternos ($0,8 < MI < 2$; matrotrofia), nas localidades onde *P. vivipara* coocorre com uma ou duas espécies de poecilídeos. E por fim, observamos que *P. reticulata* apresentou moderado índice de matrotrofia ($0,8 < MI < 2$) em todas as localidades estudadas.

Os resultados corroboram estudos recentes que encontraram matrotrofia em espécies dos gêneros *Phalloceros* e *Poecilia* (Arias & Reznick 2000; DeMarais & Oldis 2005) e fornecem indícios da variação dos graus de matrotrofia influenciada por diferentes padrões de coocorrência. Tanto os valores de matrotrofia de *P. harpagos* como de *P. vivipara* sugerem a adaptação desta característica da história de vida como forma de aumentar a fecundidade e o sucesso reprodutivo em ambientes competitivos. Entretanto, a capacidade adaptativa de *Poecilia vivipara* destaca-se por serem encontradas populações lecitotróficas e matrotróficas em trechos de um mesmo rio. Trexler (1985, 1997) relatou uma variação temporal e espacial nos graus de matrotrofia de populações de *Poecilia latipinna* na Flórida, e sugeriu que esta espécie exibe matrotrofia facultativa em resposta à variação ambiental na disponibilidade de alimentos.

O papel da matrotrofia como um componente integrante das estratégias da história de vida de poecilídeos precisa ser considerado, e uma reavaliação sobre o fornecimento de nutrientes maternos para a prole em espécies já estudadas deve ser realizada. A dificuldade em definir padrões de matrotrofia em poecilídeos pode resultar de várias causas. Dentre elas estão o uso de diferentes métodos para a análise da matrotrofia, e variações espaciais e temporais em um mesmo táxon (eg. Trexler 1985; Schrader & Travis 2005). Todavia, a ausência de mais pesquisas sobre esse grupo tão diverso tem se mostrado a principal causa desta dificuldade (Evans *et al.* 2011).

5 CONCLUSÕES

O tamanho das fêmeas adultas de poecilídeos do rio Ubatiba apresentou correlação positiva com outras características da história de vida, como o peso, investimento reprodutivo e tamanho da ninhada. Porém, observamos que não houve relação entre o tamanho e o índice gonadossomático de *P. harpagos*, resultado que nos sugere repensar o uso do IGS pra avaliar o investimento reprodutivo em espécies matrotóricas.

A distribuição de *P. vivipara* e *P. harpagos* ao longo do rio Ubatiba reforçaram resultados de estudos anteriores no mesmo rio. *P. vivipara* estava presente nos trechos médio e inferior, e *P. harpagos* no trecho superior. *P. reticulata*, por outro lado, não apresentou padrão de distribuição definido, fato que pode estar relacionado à sua condição como espécie introduzida em processo de colonização de habitats.

As fêmeas grávidas de *P. vivipara* apresentaram maior comprimento padrão médio, tamanho da primeira maturação, peso total, IGS e tamanho das ninhadas entre as três espécies. As características da história de vida das fêmeas de *P. reticulata* exibiram semelhanças ora com *P. harpagos* ora com *P. vivipara*. E a superfecundação esteve presente entre 12-15% das fêmeas grávidas das três espécies de poecilídeos do rio Ubatiba.

Os poecilídeos apresentaram uma variedade de padrões de história de vida, os quais parecem ter sido moldados principalmente por interações interespecíficas. O tamanho, o peso, o IGS e o tamanho da ninhada das fêmeas de *P. harpagos* se mostraram intimamente relacionados à ocorrência de outros poecilídeos. Isto corrobora a relação entre os ambientes competitivos e o aumento do investimento reprodutivo, do tamanho da prole e redução da taxa de crescimento materno. As fêmeas de *P. vivipara* também apresentaram variações de IGS e tamanho da ninhada ligadas à coocorrência, contudo, não mostraram diferenças de tamanho e peso de acordo com a localidade. Já, *P. reticulata* apresentou diferença de peso, IGS e tamanho da ninhada em relação à ocorrência das outras espécies, mas de tamanho não. Com relação ao comprimento da primeira maturação, nenhuma das três espécies de poecilídeos do rio Ubatiba apresentou variação de acordo com a localidade.

A superfecundação em poecilídeos do rio Ubatiba está diretamente relacionada com a coocorrência dos mesmos, uma vez que a superfecundação permite o aumento da prole, e assim, o aumento do sucesso reprodutivo em ambientes competitivos. Além disso, observou-se a presença concomitante de superfecundação e matrotrofia.

Houve indícios de que a variação dos graus de matrotrofia foi influenciada por diferentes padrões de coocorrência. Tanto os valores de matrotrofia de *P. harpagos* como de *P. vivipara* sugerem a adaptação desta característica da história de vida como forma de aumentar a fecundidade e o sucesso reprodutivo em ambientes competitivos.

Mais pesquisas sobre as estratégias reprodutivas de Poeciliidae, especialmente sobre o índice de matrotrofia, são necessárias com o intuito de melhor caracterizar os padrões de matrotrofia nas espécies dessa família e também para a maior compreensão de como as características da história de vida se adaptam às diferenças do meio.

REFERÊNCIAS

- Abney MA & Rakocinski CF. 2004. Phenotypic plasticity in the life-history traits of *Gambusia puncticulata* (Poeciliidae) from the Cayman Islands, British West Indies. *Environmental Biology of Fishes*. 70:67-79.
- Amoroso EC. 1968. The evolution of viviparity. *Proceeding of the Royal Society of Medicine*. 61:1188-1200.
- Amundsen PA, Knudsen R & Klemetsen A. 2007. Intraspecific competition and density dependence of food consumption and growth in Arctic charr. *Journal of Animal Ecology*. 76:149-158.
- Andrewartha HG & Birch LC. 1954. *The distribution and abundance of animals*. Chicago (IL): University of Chicago Press. 782 p.
- Arango HG. 2001. *Bioestatística teórica e computacional*. Rio de Janeiro (RJ): Guanabara Koogan. 235 p.
- Aranha JMR. 1991. Distribuição longitudinal, alimentação e época reprodutiva de quatro espécies de Cyprinodontiformes (Osteichthyes) coexistentes no rio Ubatiba (Maricá, RJ) [dissertação]. Rio de Janeiro (RJ): Universidade Federal do Rio de Janeiro, Museu Nacional. 115 p.
- Aranha JMR & Caramaschi EP. 1997. Distribuição longitudinal e ocupação espacial de quatro espécies de Cyprinodontiformes no rio Ubatiba, Maricá, RJ. *Acta Biológica Paranaense*. 26(1):125-140.
- Aranha JMR & Caramaschi EP. 1999. Estrutura populacional, aspectos da reprodução e alimentação dos Cyprinodontiformes (Osteichthyes) de um riacho do sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*. 16(1):637-651.
- Araujo FG, Peixoto MG, Pinto BCT & Teixeira TP. 2009. Distribution of guppies *Poecilia reticulata* (Peters, 1860) and *Phalloceros caudimaculatus* (Hensel, 1868) along a polluted stretch of the Paraíba do Sul River, Brazil. *Brazilian Journal of Biology*. 69(1):41-48.
- Arias AL & Reznick DN. 2000. Life history of *Phalloceros caudimaculatus*: a novel variation on the theme of livebearing in the family Poeciliidae. *Copeia*. 2000:792-98.
- Arim M, Abades SR, Neill PE, Lima M & Marquet PA. 2006. Spread dynamics of invasive species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 103:374-378.
- Balon EK. 1977. Early ontogeny of *Labeotropheus* Ahl, 1927 (Mbuna, Cichlidae, Lake Malawi), with a discussion on advanced protective styles in fish reproduction and development. *Environmental Biology of Fishes*. 2:147-176.
- Bashey F. 2006. Cross-generational environmental effects and the evolution of offspring size in the Trinidadian guppy *Poecilia reticulata*. *Evolution*. 60(2):348-361.

- Baylis JR. 1981 The evolution of parental care in fishes, with reference to Darwin's rule of male sexual selection. *Environmental Biology of Fishes*. 6:223-251.
- Begon M, Harper JL & Townsend CR. 1996. *Ecology: individuals, populations and communities*. 3rd ed. New York (NY): Blackwell Science. 1068 p.
- Bragança PHN & Costa WJEM. 2011. *Poecilia sarrafae*, a new poeciliid from the Parnaíba and Mearim river basins, northeastern Brazil (Cyprinodontiformes: Cyprinodontoidei). *Ichthyological Exploration of Freshwaters*. 21: 369-376.
- Breden F, Ptacek MB, Rashed M, Taphorn D & Figueiredo CA. 1999. Molecular phylogeny of the live-bearing fish genus *Poecilia* (Cyprinodontiformes: Poeciliidae). *Molecular Phylogenetic Evolution*. 12:95-104.
- Britski HA, Silimon KZS & Lopes BS. 2007. *Peixes do Pantanal: manual de identificação*. 2^a ed. Brasília (DF): EMBRAPA. v. 1. 184 p.
- Brockelman WY. 1975. Competition, the fitness of offspring, and optimal clutch size. *American Naturalist*. 109:677-699.
- Calow P & Woolhead AS. 1977. The relationship between ration, reproductive effort and age-specific mortality in the evolution of life-history strategies: some observations on freshwater triclads. *Journal of Animal Ecology*. 46:765-781.
- Chandra G, Bhattacharjee I, Chatterjee SN & Ghosh A. 2008. Mosquito Control by Larvivorous Fish. *Indian Journal of Medical Research*. 127:13-27.
- Clutton-Brock TH. 1991. *The evolution of parental care*. Princeton (NJ): Princeton University Press. 352 p.
- Connor EF & Simberloff DS. 1979. The assembly of species communities: change or competition? *Ecology*. 60:1132-1140.
- Constanz GD. 1989. Reproductive biology of poeciliid fishes. *In*: Meffe GK & Snelson FFJr, eds. *Ecology and Evolution of Livebearing Fishes (Poeciliidae)*. Englewood Cliffs (NJ): Prentice Hall, Inc. p. 33-50.
- Costa WJEM. 1984. Peixes fluviais do sistema lagunar de Maricá, Rio de Janeiro, Brasil. *Atlântica (Rio Grande)*. 7: 65-72.
- Deacon AE, Ramnarine IW & Magurran AE. 2011. How Reproductive Ecology Contributes to the Spread of a Globally Invasive Fish. *PLoS ONE*. 6(9):e24416.
- Demarais A & Oldis D. 2005. Matrotrophic transfer of fluorescent microspheres in poeciliid fishes. *Copeia*. 2005:632-636.
- Downhower JF, Brown LP & Matsui ML. 2000. Life history variation in female *Gambusia hubbsi*. *Environmental Biology of Fishes*. 58:415-428.
- Downhower JF, Brown LP & Matsui ML. 2002. Litter overlap in *Gambusia hubbsi*: superfetation revisited. *Environmental Biology of Fishes*. 65:423-430.

Duarte CM & Alcaraz M. 1989. To produce many small or few large eggs: a size-independent reproductive tactic of fish. *Oecologia*. 80:401-404.

Edwards TM, Miller HD & Guillette LJ Jr. 2006. Water quality influences reproduction in female mosquitofish (*Gambusia holbrooki*) from eight Florida springs. *Environmental Health Perspectives*. 114(1):69-75.

Elgar MA. 1990. Evolutionary compromise between a few large and many small eggs, comparative evidence in teleost fish. *Oikos*. 59:283-287.

Evans JP, Pilastro A & Schlupp I. 2011. *Ecology and evolution of poeciliid fishes*. Chicago (IL): Chicago University Press. 424 p.

Fricke R & Eschmeyer WN. 2012 Out. A guide to Fish Collections in the Catalog of Fishes database [internet]. [acessado em 2012 Out 10]. Disponível em: <http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/collecti ons.asp>.

Froese R & Binohlan C. 2000. Empirical relationships to estimate asymptotic length, length at first maturity and length at maximum yield per recruit in fishes, with a simple method to evaluate length frequency data. *Journal of Fish Biology*. 56:758-773.

Froese R & Pauly D. 2012 Out. FishBase [base de dados na Internet]. [acessado em 2012 Out 29]. Disponível em: <http://www.fishbase.org/home.htm>.

Gomes JHC. 1994. Distribuição, alimentação e período reprodutivo de duas espécies de Tetragonopteridae (Osteichthyes) sintópicas no rio Ubatiba (Maricá - RJ) [dissertação]. Rio de Janeiro (RJ): Universidade Federal do Rio de Janeiro. 136 p.

Gomes-Jr JL & Monteiro LR. 2007. Size and fecundity variation in populations of *Poecilia vivipara* Block & Schneider (Teleostei; Poeciliidae) inhabiting an environmental gradient. *Journal of Fish Biology*. 71:1799-1809.

Google Maps. Município de Maricá (RJ) [mapa da Internet]. [acessado em 2012 Nov 20]. Disponível em: <http://maps.google.com.br/>.

Gosline AK & Rodd FH. 2008. Predator-induced plasticity in guppy (*Poecilia reticulata*) life history traits. *Aquatic Ecology*. 42:693-699.

Goulding M. 1980. *The fishes and the forest: Explorations in Amazonian Natural History*. Berkeley (CA): University of California Press. 280 p.

Hensel R. 1868. Beitrage zur kenntnis der wirbelthiere Sudbrasiliens. (Contribution to knowledge of the vertebrates of southern Brazil). *Archiv für Naturgeschichte*. 34:356-375.

Hertwig ST. 2008. Phylogeny of the Cyprinodontiformes (Teleostei, Atherinomorpha): the contribution of cranial soft tissue characters. *Zoologica Scripta*. 37(2):141-174.

Hubbs C. 1971. Competition and isolation mechanisms in the *Gambusia affinis* x *G. heterochir*. *Bulletin of the Texas Memorial Museum*. 19:1-46.

Hutchinson GE. 1958. Concluding remarks. Cold Spring Harbor Symposium of Quantitative Biology. 22:415-427.

Hyatt KD. 1979. Feeding strategy. *In*: Hoar WS, Randall DJ & Brett JR, eds. Fish physiology. New York (NY): Academic Press. p. 71-120.

Jobling M & Baardvik BM. 1994. The influence of environmental manipulations on inter- and intra-individual variation in food acquisition and growth performance of Arctic charr, *Salvelinus alpinus* (L.). Journal of Fish Biology. 44:1069-1087.

Johnson JB & Belk MC. 2001. Predation environment predicts divergent life-history phenotypes among populations of the live-bearing fish *Brachyrhaphis rhabdophora*. Oecologia. 126:142-149.

Kamler E. 1992. Early Life History of Fish: An Energetics Approach. London: Chapman & Hall. 267 p.

Kaufman L. 1992. Catastrophic change in species-rich freshwater ecosystems: The lessons of Lake Victoria. BioScience. 42:846-858.

Kawecki TJ & Ebert D. 2004. Conceptual issues in local adaptation. Ecology Letters. 7:1225-1241.

Kelley JL, Evans JP, Ramnarine IW & Magurran AE. 2003. Back to school: can antipredator behaviour in guppies be enhanced through social learning? Animal Behaviour. 65:655-662.

Kolar CS & Lodge DM. 2002. Ecological predictions and risk assessment for alien fishes in North America. Science. 298:1233-1236.

Lagler KF, Bardach JE, Miller RR & Pasino DRM. 1977. Ichthyology. New York (NY): John Willey & Sons, Inc. 506 p.

Lorier E & Berois N. 1995. Reproducción y nutrición embrionaria en *Cnesterodon decemmaculatus* (Teleostei: Poeciliidae). Revista Brasileira de Biologia. 55:27-44.

Lourenço LS, Mateus LAF & Machado NG. 2008. Sincronia na reprodução de *Moenkhausia sanctaefilomenae* (Steindachner) (Characiformes: Characidae) na planície de inundação do rio Cuiabá, Pantanal Mato-Grossense, Brasil. Revista Brasileira de Zoologia. 25(1):20-27.

Lowe-McConnell RH. 1987. Ecological studies in tropical fish communities. Cambridge (MA): Cambridge University Press. 382 p.

Lucinda PHF & Reis RE. 2005. Systematics of the subfamily Poeciliinae Bonaparte (Cyprinodontiformes: Poeciliidae), with an emphasis on the tribe Cnesterodontini Hubbs. Neotropical Ichthyology. 3:1-60.

Lucinda PHF. 2008. Systematics and biogeography of the genus *Phalloceros* Eigenmann, 1907 (Cyprinodontiformes: Poeciliidae: Poeciliinae), with description of twenty-one new species. Neotropical Ichthyology. 6(2):113-158.

- Macarthur RH. 1972. Geographical Ecology. New York (NY): Harper and Row. 269 p.
- Magurran AE, Seghers BH, Shaw PW & Carvalho GR. 1995. The behavioral diversity and evolution of guppy, *Poecilia reticulata*, populations in Trinidad. *Advances in the Study of Behavior*. 24:155-202.
- Magurran AE. 2005. Evolutionary Ecology: The Trinidadian Guppy. Oxford Series in Ecology & Evolution. Oxford (NY): Oxford University Press. 224 p.
- Marsh-Matthews E, Brooks M, Deaton R & Tan H. 2005. Effects of maternal and embryo characteristics on post-fertilization provisioning in livebearing fishes of the genus *Gambusia*. *Oecologia*. 144:12-24.
- Marsh-Matthews E, Deaton R & Brooks M. 2010. Survey of matrotrophy in lecithotrophic poeciliids. *In*: Uribe MC & Grier HJ, eds. Viviparous fishes II, the proceedings of the III international symposium on viviparous fishes. Homestead (FL): New Life Publications. p. 255-258.
- Mazzoni R. 1998. Estrutura das comunidades e produção de peixes de um sistema fluvial costeiro de Mata Atlântica, Rio de Janeiro [tese]. São Carlos (SP): Universidade Federal de São Carlos. 100 p.
- Mazzoni R, Fenerich-Verani N & Caramaschi EP. 2000. Electrofishing as a sampling technique for coastal stream fish populations and communities in the Southeast of Brazil. *Revista Brasileira de Biologia*. 60(2):205-216.
- Mazzoni R & Iglesias-Rios R. 2002. Distribution pattern of two fish species in a coastal stream in the southeast of Brazil. *Brazilian Journal of Biology*. 62(1):171-178.
- Mazzoni R & Silva APF. 2006. Aspectos da história de vida de *Bryconamericus microcephalus* (Miranda Ribeiro) (Characiformes, Characidae) de um riacho costeiro de Mata Atlântica, Ilha Grande, Rio de Janeiro, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*. 23(1):228-233.
- McDowall RM. 1990. New Zealand freshwater fishes: a natural history and guide. Auckland: Heinemann Reed. 553 p.
- Meisner AD & Burns JR. 1997. Viviparity in the halfbeak genera *Dermogenys* and *Nomorhamphus* (Teleostei: Hemiramphidae). *Journal of Morphology*. 234:295-317.
- Menezes NA, Weitzman SH, Oyakawa OT, Lima FCT, Castro RMC & Weitzman MJ. 2007. Peixes de água doce da Mata Atlântica. São Paulo (SP): Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo. 408p.
- Meredith RW, Pires MN, Reznick DN & Springer MS. 2011. Molecular phylogenetic relationships and the coevolution of placentotrophy and superfetation in *Poecilia* (Poeciliidae: Cyprinodontiformes). *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 59(1):148-157.
- Meschiatti AJ. 1992. Alimentação da comunidade de peixes de uma lagoa marginal do Rio Mogi-Guaçu, SP, S.Carlos [dissertação]. São Carlos (SP): Universidade Federal de São Carlos. 120 p.

- Miller PJ. 1979. Adaptiveness and implications of small size in teleosts. *Symposia of the Zoological Society of London*. 44:263-306.
- Moyle PB & Cech JJ. 1982. *Fishes: An Introduction to Ichthyology*. Englewood Cliffs (NJ): Prentice-Hall. 593 p.
- Nelson JS. 2006. *Fishes of the world*. 4th ed. New York (NY): John Wiley and Sons, Inc. 601 p.
- Padilla DK & Williams SL. 2004. Beyond ballast water: aquarium and ornamental trades as sources of invasive species in aquatic ecosystems. *Frontiers in Ecology and the Environment*. 2:131-138.
- Parenti LR. 1981. A phylogenetic and biogeographical analysis of Cyprinodontiform fishes (Teleostei, Atherinomorpha). *Bulletin of the American Museum of Natural History*. 168(4):341-557.
- Parenti LR & Rauchenberg M. 1989. Systematic Overview of the Poeciliines. *In*: Meffe GK & Snelson FF Jr., eds. *Ecology and Evolution of Livebearing Fishes, (Poeciliidae)*. Englewood Cliffs (NJ): Prentice-Hall. p. 3-12.
- Parker GA & Begon M. 1986. Optimal egg size and clutch size: effects of environment and maternal phenotype. *American Naturalist*. 128:573-592.
- Pianka ER. 1982. *Ecologia Evolutiva*. Barcelona: Omega. 365 p.
- Pimentel D, McNair S, Janecka J, Wightman J, Simmonds C, O'Connell C, Wong E, Russel L, Zern J, Aquino T & Tsomondo T. 2001. Economic and environmental threats of alien plant, animal, and microbe invasions. *Agriculture, Ecosystems & Environment*. 84:1-20.
- Pires M, Arendt J & Reznick DN. 2010. The evolution of placentas and superfetation in the fish genus *Poecilia* (Cyprinodontiformes: Poeciliidae: subgenera *Micropoecilia* and *Acanthophaelus*). *Biological Journal of the Linnean Society*. 99:784-796.
- Poeser FN. 2003. *From the Amazon river to the Amazon molly and back again [tese]*. Amsterdam: University of Amsterdam, Faculty of Science. 180 p.
- Poeser FN, Kempkes M & Isbrücker IJH. 2005. Description of *Poecilia (Acanthophaelus) wingei* n. sp. from the Paría Peninsula, Venezuela, including notes on *Acanthophaelus* Eigenmann, 1907 and other subgenera of *Poecilia* Bloch and Schneider, 1801 (Teleostei, Cyprinodontiformes, Poeciliidae). *Contributions to Zoology*. 74:97-115.
- Pollux BJA, Pires MN, Banet AI & Reznick DN. 2009. Evolution of placentas in the fish family Poeciliidae: an empirical study of macroevolution. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*. 40:271-289
- Pough FH, Heiser JB & McFarland WN. 1993. *A Vida dos Vertebrados*. São Paulo (SP): Atheneu Editora. 839 p.

- Price TD, Qvarnström A & Irwin DE. 2003. The role of phenotypic plasticity in driving genetic evolution. *Proceedings of the Royal Society of London*. 270:1433-1440.
- Reznick DN & Endler JA. 1982. The impact of predation on life history evolution in Trinidadian guppies (*Poecilia reticulata*). *Evolution*. 36(1):160-177.
- Reznick DN. 1983. The structure of guppy life histories: the tradeoff between growth and reproduction. *Ecology*. 64:862-873.
- Reznick DN & Miles DB. 1989. A review of life history patterns in poeciliid. *In*: Meffe GA & Snelson FF Jr., eds. *Ecology and evolution of poeciliid fishes (Poeciliidae)*. Englewood Cliffs (NJ): Prentice Hall. p. 125-148.
- Reznick DA, Bryga H & Endler JA. 1990. Experimentally induced life-history evolution in a natural population. *Nature*. 346:357-359.
- Reznick DN. 1990. Plasticity in age and size at maturity in male guppies (*Poecilia reticulata*): An experimental evaluation of alternative models of development. *Journal of Evolutionary Biology*. 3:185-203.
- Reznick DN, Miles DB & Winslow S. 1992. Life history of *Poecilia picta* (Poeciliidae) from the Island of Trinidad. *Copeia*. 1992(3):782-790.
- Reznick D & Yang AP. 1993. The influence of fluctuating resources on life history: patterns of allocation and plasticity in female guppies. *Ecology*. 74(7):2011-2019.
- Reznick D, Callahan H & Llauredo R. 1996. Maternal effects on offspring quality in poeciliid fishes. *American Zoologist*. 36:147-156.
- Reznick DN, Shaw FH, Rodd FH & Shaw RG. 1997. Evaluation of the rate of evolution in natural populations of guppies (*Poecilia reticulata*). *Science*. 275:1934-1937.
- Reznick DN, Mateos M & Springer MS. 2002. Independent origins and rapid evolution of the placenta in the fish genus *Poeciliopsis*. *Science*. 298:1018-1020.
- Ricklefs RE. 2003. *A economia da natureza*. Rio de Janeiro (RJ): Guanabara Koogan. 503 p.
- Riesch R, Plath M, Schlupp I & Marsh-Matthews E. 2009. Matrotrophy in the cave molly: an unexpected provisioning strategy in an extreme environment. *Evolutionary Ecology*. 24:789-801.
- Roff DA. 1984. The evolution of life history parameters in teleosts. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 41:989-1000.
- Roff DA. 2002. *Life history evolution*. Sunderland (MA): Sinauer Associates, Inc. 527p.
- Rosen DE & Bailey RM. 1963. The poeciliid fishes (Cyprinodontiformes), their structure, zoogeography, and systematics. *Bulletin of the American Museum of Natural History*. 126(1):1-176.

- Santos GM, Juras AA, Merona B & Jegu M. 2004. Peixes do baixo Rio Tocantins. 20 anos depois da Usina Hidrelétrica Tucuruí. Brasília (DF): Eletronorte. 215 p.
- Schoener TW. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science*. 174: 27-37.
- Schrader M & Travis J. 2005. Population differences in pre- and postfertilization offspring provisioning in the least killifish, *Heterandria formosa*. *Copeia*. 2005:649-656.
- Scrimshaw NS. 1944. Superfetation in poeciliid fishes. *Copeia*. 1944:180-183.
- Scrimshaw NS. 1945. Embryonic development in poeciliid fishes. *Biological Bulletin*. 88(3):233-246.
- Scrimshaw NS. 1946. Egg size in poeciliid fishes. *Copeia*. 1946:20-23.
- Segers FHID & Taborsky B. 2012. Competition level determines compensatory growth abilities. *Behavioral Ecology*. 23(3):665-671.
- Shine R. 1978. Propagule size and parental care: the 'safe harbor' hypothesis. *Journal of Theoretical Biology*. 75:417-424.
- Shine R. 1989. Ecological influences on the evolution of vertebrate viviparity. *In*: Wake DB & Roth G, eds. *Complex organismal functions, integration and evolution in vertebrates*. New York (NY): Wiley. p. 263-278.
- Sibly RM & Calow P. 1982. Asexual reproduction in protozoa and invertebrates. *Journal of Theoretical Biology*. 96:401-424.
- Sibly RM & Calow P. 1983. An integrated approach to life-cycle evolution using selective landscapes. *Journal of Theoretical Biology*. 102:527-547.
- Smith-Gill SJ. 1983. Developmental plasticity: developmental conversion versus phenotypic modulation. *American Zoologist*. 23:47-55.
- StatSoft Inc. 2007. *Statistica 8 Software*. Tucksa, StatSoft.
- Stearns SC. 1976. Life history tactics: A review of the ideas. *Quarterly Review of Biology*. 51:3-47.
- Stearns SC & Sage RD. 1980. Maladaptation in a marginal population of the mosquitofish, *Gambusia affinis*. *Evolution*. 34:65-75.
- Stearns SC & Crandall RE. 1984. Plasticity for age and size at sexual maturity: a life-history response to unavoidable stress. *In*: Potts GW & Wootton RJ, eds. *Fish Reproduction: Strategies and Tactics*. London: Academic Press. p. 13-34.
- Stearns SC. 1992. *The evolution of life histories*. New York (NY): Oxford University. 249 p.
- Strong DR. 1980. Null hypothesis in ecology. *Synthese*. 43:271-285.

- Tarkan AS. 2006. Reproductive ecology of two cyprinid fishes in an oligotrophic lake near the southern limits of their distribution range. *Ecology of Freshwater Fish*. 15:131-138.
- Thibault RE & Schultz RJ. 1978. Reproductive adaptations among viviparous fishes (Cyprinodontiformes: Poeciliidae). *Evolution*. 32(2):320-333.
- Tilman D. 1982. Resource competition and community structure. Princeton (NJ): Princeton University Press. 296 p.
- Torres-Dowdall J, Handelsman CA, Reznick DN & Ghalambor CK. 2012. Local Adaptation and the Evolution of Phenotypic Plasticity in Trinidadian Guppies (*Poecilia reticulata*). *Evolution*. 66(11):3432-3443.
- Travis J, Farr JA, Henrich S & Cheong RT. 1987. Testing theories of clutch overlap with the reproductive ecology of *Heterandria formosa*. *Ecology*. 68:611-623.
- Trexler JC. 1985. Variation in the degree of viviparity in the sailfin molly *Poecilia latipinna*. *Copeia*. 1985(4):999-1004.
- Trexler JC. 1989. Phenotypic plasticity in poeciliid life histories. *In*: Meffe A & Snelson FF, eds. *The Ecology and Evolution of Poeciliid Fishes (Poeciliidae)*. Englewood Cliffs (NJ): Prentice Hall. p. 201-213.
- Trexler JC. 1997. Resource availability and plasticity in offspring provisioning: embryo nourishment in sailfin mollies. *Ecology*. 78:1370-1381.
- Turner CL. 1947. Viviparity in teleost fishes. *The Scientific Monthly*. 65:508-518.
- Vazzoler AEAM. 1996. *Biologia da Reprodução de Peixes Teleósteos: Teoria e Prática*. Maringá (SP): EDUEM/SBI. 169 p.
- Vitousek P, D'antonio CM, Loope LL, Rejmánek M & Westbrooks R. 1997. Introduced species: a significant component of human-caused global change. *New Zealand Journal of Ecology*. 21:1-16.
- Weatherley AH & Gill HS. 1987. *The Biology of Fish Growth*. London: Academic Press. 443 p.
- Wiens JA. 1977. On competition and variable environments. *American Scientist*. 65:590-597.
- Winemiller KO & Donald C. 1989. La evolución de las estrategias de vida en los peces de los llanos Occidentales de Venezuela. *Biollania*. 6:7-122.
- Winemiller KO. 1989. Patterns of variation in life history among South American fishes in seasonal environments. *Oecologia*. 81:225-241.
- Winemiller KO & Rose KA. 1993. Why do most fish produce so many tiny offspring? *The American Naturalist*. 142:585-603.

- Wootton RJ. 1984. Introduction: Strategies and tactics in fish reproduction. *In*: Potts GW & Wootton RJ, eds. Fish reproduction: strategies and tactics. London: Academic Press. p. 1-12.
- Wootton RJ. 1990. Ecology of teleost fishes. London: Chapman & Hall. 404 p.
- Wourms JP. 1981. Viviparity: the maternal-fetal relationship in fishes. *American Zoologist*. 21:473-515.
- Wourms JP & Lombardi J. 1992. Reflections on the evolution of piscine viviparity. *American Zoologist*. 32:276-293.
- Yan H. 1986. Reproductive strategies of the Clear Creek gambusia, *Gambusia heterochir* (Reproduction, endangered species, ecology) [tese]. Austin (TX): University of Texas at Austin. 188 p.
- Zandonà E, Auer SK, Kilham SS, Howard JL, López-Sepulcre A, O'Connor MP, Bassar RD, Osorio A, Pringle CM & Reznick DN. 2011. Diet quality and prey selectivity correlate with life histories and predation regime in Trinidadian guppies. *Functional Ecology*. 25:964-973.
- Zar JH. 1999. Biostatistical analysis. 4th ed. Englewood Cliffs (NJ): Prentice-Hall. 662p.
- Zavala-Camin LA. 1996. Introdução aos estudos sobre alimentação natural de peixes. Maringá (SP): EDUEM. 129 p.
- Zippin C. 1958. The removal method of population estimation. *Journal of Wildlife Management*. 22(1):82-90.
- Zúñiga-Veja JJ, Reznick DN & Johnson JB. 2007. Habitat predicts reproductive superfetation and body shape in the livebearing fish *Poeciliopsis turrubarensis*. *Oikos*. 116(6):995-1005.