

VARIAÇÃO NA FORMA E TAMANHO CORPORAL EM *POECILIA VIVIPARA*  
(TELEOSTEI, POECILIIDAE) EM LAGOAS DA REGIÃO NORTE FLUMINENSE.

**JOSÉ LOUISE GOMES JUNIOR**

Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro -UENF

Campos dos Goytacazes – RJ.  
Março, 2006

VARIAÇÃO NA FORMA E TAMANHO CORPORAL EM *POECILIA VIVIPARA*  
(TELEOSTEI, POECILIIDAE) EM LAGOAS DA REGIÃO NORTE FLUMINENSE.

**JOSÉ LOUISE GOMES JUNIOR**

Dissertação apresentada ao Centro de Biociências e Biotecnologia da Universidade Estadual do Norte Fluminense, como parte das exigências para obtenção do título de Mestre em Ecologia e Recursos Naturais.

Orientador: Prof. Dr. Leandro R. Monteiro.

Campos dos Goytacazes – RJ.

Março/2006

VARIAÇÃO NA FORMA E TAMANHO CORPORAL EM *POECILIA VIVIPARA*  
(TELEOSTEI, POECILIIDAE) EM LAGOAS DA REGIÃO NORTE FLUMINENSE.

**JOSÉ LOUISE GOMES JUNIOR**

Dissertação apresentada ao Centro de Biociências e Biotecnologia da Universidade Estadual do Norte Fluminense, como parte das exigências para obtenção do título de Mestre em Ecologia e Recursos Naturais.

Aprovada em 08 de março de 2006

Comissão Examinadora

---

Prof<sup>ª</sup> Marina Satika Suzuki (Dra. Biociências e Biotecnologia). UENF.

---

Prof. Carlos Ramón Ruiz-Miranda (Dr. Comportamento Animal). UENF.

---

Prof. Mauro José Cavalcanti (Dr. Ciências Biológicas (Zoologia)). UFRJ.

---

Prof<sup>ª</sup> Maria Cristina Gaglianone (Dra. Entomologia). UENF.  
Revisora e Suplente.

---

Prof. Leandro Rabello Monteiro (Dr. Zoologia) UENF.  
Orientador

## **Agradecimentos**

A Deus, pela força que me tem dado para continuar meu percurso e por ser em minha vida único e incomparável. Não há outro como Tu, Senhor;

Aos meus pais, José Louvise Gomes e Maria de Fatima Mendes Gomes, e à minha irmã, Janike Mendes Louvise Gomes, pelo amor, confiança, orientação e segurança. Vocês são meu porto seguro;

Ao meu orientador Professor Leandro Rabello Monteiro por ter me dado este projeto, por ter se tornado meu amigo-irmão, contribuindo no meu crescimento intelectual e moral. À Giane, sua esposa, por sua amizade;

À Rachel e à Débora pela amizade e companheirismos entre nós;

Aos meus tios Francisco, Lúcia, Ivete, Maria Amélia e Marilza, meus primos e amigos pelo incentivo;

À Ana Paula da Silva Amorim pela amizade, incentivo e pelos momentos de risos durante os estudos para prova do mestrado; "... dormir depois do almoço é fundamental para o aprendizado";

Ao Sr Antônio Carlos de Oliveira Pessanha e ao Douglas que me ajudaram na coleta das amostras; à Taísa por ter me ajudado nas fotografias e pela amizade, à Luiggia por ter tido muita paciência comigo e pela sua amizade verdadeira;

À Professora Ana Paula Madeira di Beneditto por aceitar fazer parte da banca de defesa deste projeto e pela contribuição no enriquecimento deste;

Aos Professores Carlos Ramón Ruiz-Miranda e Marina S. Suzuki por aceitarem fazer parte do meu Conselho Acadêmico, por fazerem parte da banca examinadora e contribuírem para o enriquecimento do trabalho;

À Professora Maria Cristina Gaglianone por aceitar ser revisora da dissertação;

Ao Professor Mauro José Cavalcanti (UFRJ) e ao Professor Sérgio Furtado dos Reis (UNICAMP) por terem aceitado fazer parte da banca examinadora;

Aos meus colegas de Laboratório do Setor de Etologia, Andressa, Claudinha, Vera, Maíra, Carlos Leandro, Roberta, Willian, André, Cristine, Lorena pela descontração e amizade entre nós;

Ao curso de Ecologia e Recursos Naturais pela concessão da bolsa de mestrado (UENF/FAPERJ) e ao CNPq e a FAPERJ por terem financiado este projeto;

Agradeço a todos que de alguma forma contribuíram para a realização deste trabalho.

Obrigado.

Índice.	
<b>Resumo</b> .....	V
<b>Abstract</b> .....	VII
<b>Índice de Figuras e Tabelas</b> .....	VIII
<b>Introdução</b> .....	1
<b>Objetivo</b> .....	3
<b>Material e Métodos</b> .....	3
<b>Área de Estudo</b> .....	3
<b>Métodos de Laboratório</b> .....	8
<b>Métodos Estatísticos</b> .....	8
Quantificação da forma e tamanho corporal .....	8
<b>Resultados</b> .....	13
Variação no tamanho corporal .....	13
Variação na forma corporal .....	19
<b>Conclusões</b> .....	35
<b>Bibliografia</b> .....	36

## Resumo

A variação morfológica apresentada por populações de uma mesma espécie pode ser causada por diferenças genéticas, ambientais localizadas geograficamente ou pela interação entre estes fatores. A forma do corpo em peixes influencia principalmente o modo de locomoção durante o forrageamento e a resposta de fuga antipredatória. O tamanho corporal também é uma característica fenotípica muito estudada por estar associado à seleção sexual e fecundidade (assim como a outros parâmetros ecológicos). A espécie *Poecilia vivipara*, por ser encontrada em abundância nas lagoas da Planície Quaternária do Norte Fluminense e por apresentar grande tolerância a variações ambientais, torna-se um bom modelo para estudos sobre divergência morfológica interpopulacional. As lagoas localizadas nesta Planície formam um complexo de habitats com grande variação de fatores bióticos e abióticos, contribuindo para a diferenciação morfológica desta espécie. O objetivo deste estudo é verificar a estrutura da diferenciação morfológica (forma e tamanho corporal) de machos e fêmeas de populações de *P. vivipara* em lagoas da região Norte Fluminense. De cada população foram fotografados entre 40-60 espécimes de cada sexo e em cada indivíduo digitalizados 13 marcos anatômicos. Para a verificação das diferenças no tamanho corporal médio entre as populações foi utilizada uma medida de tamanho geométrico. A quantificação da forma corporal foi realizada através da análise de deformações e da função *thin-plate-spline*. Os maiores tamanhos corporais foram encontrados em populações que habitam ambientes com maior salinidade tanto para fêmeas quanto para machos. Os resultados obtidos nas variáveis canônicas indicaram que existem diferenças de forma significativas entre as populações, mesmo dentro de uma mesma lagoa, e que esta variação na forma está principalmente localizada na região anterior do corpo tanto para machos quanto para fêmeas. As trajetórias alométricas entre forma e tamanho do corpo não são paralelas entre as populações, indicando que existem diferenças de forma independentes do tamanho. As fêmeas apresentam maior influência do tamanho na forma corporal do que os machos. Uma análise de

gradiente direto (*partial least squares*) entre variáveis de forma e ambientais mostrou que o tamanho corporal influenciado pela salinidade representa a principal influência sobre a variação de forma corporal entre as populações da espécie *P. vivipara*.

Palavras-chave: forma corporal, tamanho corporal, *Poecilia vivipara*, morfometria, variação geográfica, alometria.

## Abstract

Morphological variation observed in populations of a single species may be influenced by genetic, environmental factors or by the interactions between these two. The fish body shape mainly influence the fish locomotion during foraging and the anti-predator response. Body size is also a widely studied character because it might be associated to sexual selection and fecundity (as well as other ecological parameters). The species *Poecilia vivipara* is widely and abundantly distributed in the lagoons at the Quaternary plains in northern Rio de Janeiro State, and presents great tolerance to environmental variation, making it a good model to study interpopulational morphological divergence patterns. These lagoons form a complex of habitats with great variation of biotic and abiotic factors, contributing to the morphological differentiation of *Poecilia vivipara*. The aim of this study was to assess the structure of morphological variation (body size and shape) of populations of *P. vivipara* in northern Rio de Janeiro State. From each population, 40-60 individuals were photographed for each sex and 13 landmarks were digitized in the figures. For the analysis of body size variation a geometric size measure was used. The quantification of body shape was accomplished through warp analysis and the *thin plate spline* function. The largest mean body sizes were observed in populations inhabiting saline environments (brackish to salt water) for both males and females. The results obtained by a canonical variates analysis for the shape variables indicate a significant difference in body shape among populations. The major differences are localized in the anterior body for both sexes. The allometric trajectories between size and shape are not parallel among populations, indicating body shape differences independent of size. The females presented a greater influence of body size on shape than males. A direct gradient analysis (partial least squares) among shape and environmental variables showed that body size, influenced by salinity was the major influence on body shape differentiation among populations of *P. vivipara*.

Key-words: Body shape, body size, *Poecilia vivipara*, morphometrics, geographic variation, allometry.



## Índice de Figuras e Tabelas

<b>Tabela 1.</b> Populações de <i>Poecilia vivipara</i> amostradas em lagoas na Região Norte Fluminense e números amostrais analisados neste estudo.....	6
<b>Figura 1.</b> Localização geográfica dos locais amostrados. Os números correspondem aos 26 locais amostrados (ver indicação das lagoas na Tabela 1).....	7
<b>Figura 2.</b> Marcos anatômicos digitalizados nos machos (A) e nas fêmeas (B) de <i>Poecilia vivipara</i> : 1- extremidade anterior da boca; 2- articulação da mandíbula; 3- ponto central da íris do olho; 4- ponto superior esquerdo da abertura do opérculo; 5- ponto do início da abertura do opérculo; 6- extremidade posterodorsal do supraoccipital; 7- ponto superior direito da abertura do opérculo; 8- inserção da nadadeira peitoral; 9- inserção da nadadeira ventral; 10- inserção da nadadeira anal nas fêmeas; inserção do gonopódio nos machos; 11- inserção anterior da nadadeira dorsal; 12- inserção inferior da nadadeira caudal; 13- inserção superior da nadadeira caudal.....	9
<b>Figura 3.</b> Distâncias utilizadas no cálculo do tamanho do centróide. A bola cinza no centro mostra a média das coordenadas X e Y (centróide), e as setas entre os marcos anatômicos e o centróide indicam as distâncias do marco ao centróide.....	10
<b>Figura 4.</b> Diagrama box-plot para variação no tamanho das fêmeas. As linhas horizontais mais grossas representam as medianas, as caixas representam o intervalo interquartil (25-75%) e as linhas tracejadas representam os intervalos de variação. Os círculos abertos representam pontos extremos (outliers). <b>AB</b> -Barra da Lagoa do Açú; <b>AI</b> -Interior da Lagoa do Açú; <b>AP</b> -Ponte Maria da Rosa-Lagoa do Açú; <b>BF</b> -Barra do Furado; <b>BI</b> -Barra do Rio Itabapoana; <b>BJ</b> -Bom Jardim; <b>BU</b> -Buena; <b>CA</b> -Cacimba; <b>CM</b> -Campelo; <b>CT</b> -Cataia; <b>FF</b> - Fazenda Frecheira; <b>GB</b> -Barra da Lagoa de Grussai; <b>GI</b> -Interior da Lagoa de Grussai; <b>IB</b> -Barra da Lagoa de Iquipari; <b>II</b> -Inteior da Lagoa de Iquipari; <b>IM</b> -Imburi <b>LA</b> -Lagamar; <b>LI</b> - Lagoa Limpá; <b>PD</b> -Lagoa da Praia (Ponto 2); <b>PG</b> -Ponta Grossa dos Fidalgos (Lagoa Feia); <b>PR</b> -Lagoa da Praia (Ponto 1); <b>SO</b> -Canto do Sobrado (Lagoa Feia); <b>TG</b> -Tai Grande; <b>TP</b> -Tai Pequeno; <b>TV</b> -Valão Três Vendas; <b>UR</b> -Rio Ururá (Lagoa de Cima).....	15
<b>Figura 5.</b> Diagrama box-plot para variação no tamanho dos machos. As linhas horizontais mais grossas representam as medianas, as caixas representam o intervalo interquartil (25-75%) e as linhas tracejadas representam os intervalos de variação. Os círculos abertos representam pontos extremos (outliers). <b>AB</b> -Barra da Lagoa do Açú; <b>AI</b> -Interior da Lagoa do Açú; <b>AP</b> -Ponte Maria da Rosa-Lagoa do Açú; <b>BF</b> -Barra do Furado; <b>BI</b> -Barra do Rio Itabapoana; <b>BJ</b> -Bom Jardim; <b>BU</b> -Buena; <b>CA</b> -Cacimba; <b>CM</b> -Campelo; <b>CT</b> -Cataia; <b>FF</b> - Fazenda Frecheira; <b>GB</b> -Barra da Lagoa de Grussai; <b>GI</b> -Interior da Lagoa de Grussai; <b>IB</b> -Barra da Lagoa de Iquipari; <b>II</b> -Inteior da Lagoa de Iquipari; <b>IM</b> -Imburi <b>LA</b> -Lagamar; <b>PD</b> -Lagoa da Praia (Ponto 2); <b>PG</b> -Ponta Grossa dos Fidalgos (Lagoa Feia); <b>PR</b> -Lagoa da Praia (Ponto 1); <b>SO</b> -Canto do Sobrado (Lagoa Feia); <b>TG</b> -Tai Grande; <b>TP</b> -Tai Pequeno; <b>TV</b> -Valão Três Vendas; <b>UR</b> -Rio Ururá (Lagoa de Cima). .....	16
<b>Figura 6.</b> Gráfico de dispersão mostrando a associação entre o tamanho corporal das fêmeas de populações de <i>P. vivipara</i> e a salinidade de cada local amostrado. ....	17
<b>Figura 7.</b> Gráfico de dispersão mostrando a associação entre o tamanho corporal dos machos de populações de <i>P. vivipara</i> e a salinidade de cada local amostrado.....	18
Variação na forma corporal.....	19
<b>Figura 8.</b> Ordenação para os dados das fêmeas nos dois primeiros eixos canônicos. As grades de deformações correspondem a desvios (A) positivos e (B) negativos para o primeiro eixo canônico e (C) positivos e (D) negativos para o segundo eixo canônico.	

- As linhas conectando as populações correspondem à árvore de distâncias mínimas calculada a partir das distâncias de Mahalanobis. 1-Barra da Lagoa do Açú; 2-Ponte Maria da Rosa-Lagoa do Açú; 3-Interior da Lagoa do Açú; 4-Barra do Rio Itabapoana; 5-Barra do Furado; 6-Bom Jardim; 7-Buena; 8-Cacimba; 9-Campelo; 10-Cataia; 11-Rio Ururaí (Lagoa de Cima); 12- Fazenda Frecheira; 13-Ponta Grossa dos Fidalgos (Lagoa Feia); 14-Canto do Sobrado (Lagoa Feia); 15-Lagoa da Praia (Ponto 2); 16-Barra da Lagoa de Grussaí; 17-Interior da Lagoa de Grussaí; 18-Imburi; 19-Barra da Lagoa de Iquipari; 20-Interior da Lagoa de Iquipari; 21-Lagamar; 22-Lagoa Limpa; 23-Lagoa da Praia (Ponto 1); 24-Tai Grande; 25-Tai Pequeno; 26-Valão Três Vendas. .23
- Figura 9.** Ordenação para os dados dos machos para os dois primeiros eixos canônicos. As grades de deformações correspondem a desvios (A) positivos e (B) negativos para o primeiro eixo canônico e (C) positivos e (D) negativos para o segundo eixo canônico. As linhas conectando as populações correspondem à árvore de distâncias mínimas calculada a partir das distâncias de Mahalanobis. 1-Barra da Lagoa do Açú; 2-Ponte Maria da Rosa-Lagoa do Açú; 3-Interior da Lagoa do Açú; 4-Barra do Rio Itabapoana; 5-Barra do Furado;6-Bom Jardim; 7-Buena; 8-Cacimba; 9-Campelo; 10-Cataia; 11-Rio Ururaí (Lagoa de Cima);12- Fazenda Frecheira; 13-Ponta Grossa dos Fidalgos (Lagoa Feia); 14-Canto do Sobrado (Lagoa Feia); 15-Lagoa da Praia (Ponto 2); 16-Barra da Lagoa de Grussaí; 17-Interior da Lagoa de Grussaí; 18-Imburi; 19-Barra da Lagoa de Iquipari; 20-Interior da Lagoa de Iquipari; 21-Lagamar; 22-Lagoa da Praia (Ponto 1); 23-Tai Grande; 24-Tai Pequeno; 25-Valão Três Vendas. ....24
- Tabela 2.** Resultados para MANCOVA entre locais amostrados usando nove deformações relativas como variáveis dependentes, o tamanho do centróide como covariável para dados de fêmeas e machos.....25
- Figura 10.** Diagrama de dispersão entre a primeira deformação relativa e o tamanho do centróide para cada amostra de fêmeas de *P.vivipara*. **AB**-Barra da Lagoa do Açú; **AI**-Interior da Lagoa do Açú; **AP**-Ponte Maria da Rosa-Lagoa do Açú; **BF**-Barra do Furado; **BI**-Barra do Rio Itabapoana; **BJ**-Bom Jardim; **BU**-Buena; **CA**-Cacimba; **CM**-Campelo; **CT**-Cataia; **FF**- Fazenda Frecheira; **GB**-Barra da Lagoa de Grussaí; **GI**-Interior da Lagoa de Grussaí; **IB**-Barra da Lagoa de Iquipari; **II**-Interior da Lagoa de Iquipari; **IM**-Imburi **LA**-Lagamar;**LI**- Lagoa Limpa; **PD**-Lagoa da Praia (Ponto 2); **PG**-Ponta Grossa dos Fidalgos (Lagoa Feia); **PR**-Lagoa da Praia (Ponto 1); **SO**-Canto do Sobrado (Lagoa Feia); **TG**-Tai Grande;**TP**-Tai Pequeno; **TV**-Valão Três Vendas; **UR**-Rio Ururaí (Lagoa de Cima).....26
- Figura 11.** Diagrama de dispersão entre a segunda deformação relativa e o tamanho do centróide para cada amostra de machos de *P.vivipara*. **AB**-Barra da Lagoa do Açú; **AI**-Interior da Lagoa do Açú; **AP**-Ponte Maria da Rosa-Lagoa do Açú; **BF**-Barra do Furado; **BI**-Barra do Rio Itabapoana; **BJ**-Bom Jardim; **BU**-Buena; **CA**-Cacimba; **CM**-Campelo; **CT**-Cataia; **FF**- Fazenda Frecheira; **GB**-Barra da Lagoa de Grussaí; **GI**-Interior da Lagoa de Grussaí; **IB**-Barra da Lagoa de Iquipari; **II**-Interior da Lagoa de Iquipari; **IM**-Imburi **LA**-Lagamar; **PD**-Lagoa da Praia (Ponto 2); **PG**-Ponta Grossa dos Fidalgos (Lagoa Feia); **PR**-Lagoa da Praia (Ponto 1); **SO**-Canto do Sobrado (Lagoa Feia); **TG**-Tai Grande;**TP**-Tai Pequeno; **TV**-Valão Três Vendas; **UR**-Rio Ururaí (Lagoa de Cima). ....27
- Figura 12.** Variação na forma corporal associada ao primeiro vetor singular de forma para as amostras de fêmeas de *P. vivipara*. **A**-Variação na forma corporal para a direção positiva; **B** Diagrama mostrando as correlações entre o vetor singular das variáveis causais e as próprias variáveis. A linha horizontal média indica a correlação igual a 0. O comprimento das linhas verticais é proporcional à magnitude das correlações até os valores de 1 (linha horizontal superior tracejada) e -1 (linha horizontal inferior tracejada) (1-Leste; 2- Norte; 3- Tamanho do centróide; 4- Salinidade) **C**-Variação na

forma corporal na direção negativa do primeiro vetor. As deformações foram ampliadas (exageradas) 3 vezes para melhorar a clareza das figuras. ....28

**Figura 13.** Variação na forma corporal associada ao primeiro vetor singular de forma para as amostras de machos de *P. vivipara*. **A**-Variação na forma corporal para a direção positiva; **B**- Diagrama mostrando as correlações entre o vetor singular das variáveis causais e as próprias variáveis. A linha horizontal média indica a correlação igual a 0. O comprimento das linhas verticais é proporcional à magnitude das correlações até os valores de 1 (linha horizontal superior tracejada) e -1 (linha horizontal inferior tracejada) (1-Leste; 2- Norte; 3- Tamanho do centróide; 4- Salinidade). **C**-Variação na forma corporal na direção negativa do primeiro vetor. As deformações foram ampliadas (exageradas) 3 vezes para melhorar a clareza das figuras. ....29

## Introdução

A variação morfológica apresentada por populações de uma mesma espécie pode ser causada por diferenças genéticas (Johnson 2001; Hendry & Taylor 2004), por diferenças ambientais localizadas geograficamente (Bourke *et al.*, 1997; Fermon & Cibert 1998; Monteiro *et al.*, 2003a, Reis *et al.*, 2002a; 2002b; Robinson & Wilson, 1996; Svanbäck & Eklöv 2002; 2003; 2004) ou pela interação entre estes dois fatores (Carvalho 1993; Klingenberg *et al.*, 2003; Pakkasmaa & Piironen 2001). As diferenças morfológicas causadas por fatores genéticos podem ser originárias da seleção natural ou da evolução neutra causada pela separação geográfica entre as populações (Brodie *et al.*, 1995; Clegg *et al.* 2002; Endler 1986; Lande & Arnold 1983). A decomposição do fenótipo em forma e tamanho para análises de diferenciação morfológica decorre do fato do tamanho sofrer maior influência ambiental que a forma (Patton & Brylski 1987), tornando importante o estudo da variação de forma independente do tamanho.

O estudo da diferenciação morfológica em peixes é importante pela grande abrangência de habitats que algumas espécies podem alcançar. A forma do corpo destes animais pode refletir condições ecológicas e influencia o modo de locomoção durante o forrageamento e a resposta de fuga antipredatória, sendo importante para o estudo da adaptação a diferentes ambientes (Ghalambor *et al.*, 2003; 2004; Langerhans *et al.*, 2004; Pakkasmaa & Piironen 2001; Walker 1997; 2001). O tamanho corporal é outra característica muito estudada por apresentar grande plasticidade (Boeuf & Payan 2001; Duston *et al.*, 2004) e estar associado à seleção sexual e fecundidade nos poecilídeos (Endler 1995).

A espécie *Poecilia vivipara* (Bloch & Schneider, 1801) pertence à ordem Cyprinodontiformes e à família Poeciliidae, e é composta por peixes de pequeno porte (aproximadamente de 2 a 5 cm de comprimento). Estes animais habitam ambientes lênticos e rasos, próximos às margens, sendo encontrados em grande número. São peixes onívoros, alimentando-se de pequenos invertebrados e algas (Bizerril & Primo, 2001). Apresentam um acentuado dimorfismo sexual, onde os machos possuem um órgão especializado para a fecundação interna chamado

gonopódio, formado a partir da nadadeira anal, além de serem menores e mais coloridos que as fêmeas. As populações de *P. vivipara* apresentam o tamanho corporal médio positivamente correlacionado com o grau de salinidade do ambiente onde vivem (Bizerril & Primo 2001, Gomes-Jr & Monteiro, submetido) e se distribuem por toda a costa Atlântica da América do Sul. Por ser encontrada em abundância nas lagoas, canais e rios da Planície Quaternária do Norte Fluminense (cuja história geológica é bem conhecida e documentada [Martin *et al*, 1997; Soffiati 1998; Primo *et al*, 2002]) e por apresentar um grande poder de dispersão e tolerância a variações ambientais, torna-se um bom modelo para estudos sobre divergência morfológica espacial.

As espécies de poecilídeos são amplamente utilizadas em estudos de história de vida por exibirem características peculiares como pequeno tempo de geração, alta fecundidade, além da conhecida viviparidade, que é encontrada em diferentes graus dentro da família (Reznick *et al*, 1990; Reznick *et al*, 1997). Os estudos sobre diferenciação no tamanho em poecilídeos envolvem geralmente a variação intrapopulacional, como a verificação de preferência sexual por tamanho de parceiros em machos (Basolo 2004; Basolo & Wagner 2004) e a influência do tamanho corporal na fecundidade ou outros componentes da história de vida (Stearns 2000; Stearns & Hoekstra 2000). Gomes-Jr & Monteiro (submetido) analisaram a variação de tamanho e sua relação com a fecundidade (gradientes de seleção) em populações de *P. vivipara* na região Norte Fluminense, encontrando grande variação nos gradientes de seleção em diferentes populações, assim como uma inequívoca e direta associação do tamanho médio dos indivíduos com o grau de salinidade do ambiente que habitam. Estudos sobre a diferenciação na forma corporal com poecilídeos têm demonstrado a influência de diversos fatores sobre a variação na morfologia corporal dentro de uma mesma espécie, como a alimentação (Robinson & Wilson, 1996), pressão de predação (Langerhans *et al.*, 2004), assim como entre diferentes espécies, como heterocronia e alometria (Strauss, 1992). Neves & Monteiro (2003) estudaram a variação de forma corporal em *P. vivipara* em duas lagoas da região Norte Fluminense, encontrando diferenças significativas até mesmo entre populações dentro de uma mesma lagoa. Estes autores mostraram que para as fêmeas as

maiores diferenças de forma eram encontradas entre ambientes de uma mesma lagoa, ao passo que para os machos, as maiores diferenças de forma eram encontradas entre lagoas. Monteiro *et al.* (2003b) e Monteiro & Gomes-Jr (2005) analisaram as diferenças de forma entre populações de *P. vivipara* provenientes de quatro lagoas da região Norte Fluminense, comparando a magnitude de variação de forma observada a modelos teóricos de evolução neutra e encontrando evidências de que a seleção natural tenha sido um dos processos responsáveis pela diferenciação de forma observada entre populações, apesar de não encontrarem indícios inequívocos sobre o agente de seleção responsável pela variação. Estes estudos apresentam um caráter localizado ou um foco metodológico sobre problemas específicos. Faz-se necessário um estudo sobre a estrutura de variação da forma e tamanho corporal em maior escala espacial e com maior amostragem de populações para verificar a emergência de padrões de variação e associar a variação de forma com possíveis fatores causais.

## **Objetivo**

O objetivo deste estudo foi verificar a estrutura de variação de forma e tamanho corporal de populações da espécie *Poecilia vivipara* que habitam diferentes ambientes, em lagoas, canais e rios localizados na Planície Quaternária do Norte Fluminense, buscando associar estes padrões com possíveis fatores causais. Os estudos exploratórios sobre a variação de forma e de tamanho corporal entre populações em diferentes ambientes são importantes como um primeiro passo para o conhecimento dos processos evolutivos que causam diferenciação morfológica.

## **Material e Métodos**

### **ÁREA DE ESTUDO.**

A planície Quaternária localizada no Norte Fluminense foi formada no Holoceno com a deposição de sedimentos provenientes do Rio Paraíba do Sul e

do mar, através de movimentos regulares do nível do mar causados por modificações paleoclimáticas (Martin *et al.*, 1997). A movimentação marinha causada por recuos e avanços do nível do mar associada com a deposição de sedimentos trazidos com os braços do Rio Paraíba do Sul formou um delta intralagunar, originando um grande número de lagoas interconectadas amplamente distribuídas na planície muitas das quais eram antigos braços do rio principal. No entanto, com as obras de drenagem do DNOS (Departamento Nacional de Obras de Saneamento) na década de 50, muitas lagoas e braços de rio desapareceram ou sofreram redução em seu tamanho e fluxo de água, perdendo o contato entre si ou com o mar através do fechamento das barras (Primo *et al.*, 2002).

As lagoas do Norte Fluminense são caracterizadas por possuírem na sua maioria pouca profundidade, temperatura constante todo o ano, pequena extensão e largura (exceto a Lagoa Feia que é uma das maiores lagoas localizadas do Brasil) (Primo *et al.*, 2002; Suzuki *et al.*, 1998, 2002). A grande complexidade de habitats e a composição ictiofaunística das lagoas (Bizerril & Primo 2001; Primo *et al.*, 2002) originam uma gama de fatores bióticos e abióticos que contribuem para a formação de um mosaico que influencia a diversidade morfológica da espécie *P. vivipara* nesta região.

A Lagoa Feia e a Lagoa do Campelo são as mais antigas e possuem origem relacionada com o desenvolvimento do delta do Rio Paraíba do Sul, em direção ao sul pela deposição de sedimentos aluvionais, iniciando há 5000 anos atrás aproximadamente (Martin *et al.*, 1997; Soffiati 1998). Após este período inicial, houve um deslocamento do braço principal do rio, que passou à direção oeste-leste e continuou o crescimento da planície nesta direção. As lagoas próximas à costa são mais recentes, aproximadamente 2000 anos ou menos, e a maioria originada através do abandono dos antigos braços de rio no delta (Primo *et al.*, 2002).

As lagoas apresentam grandes diferenças ambientais (bióticas e abióticas) entre si, principalmente com relação à salinidade, havendo a formação de gradientes ambientais dentro de uma mesma lagoa (Suzuki *et al.*, 1998; 2002). As lagoas que possuem contatos esporádicos com o oceano através das aberturas

de suas barras, como as Lagoas do Açú, a Lagoa de Iquipari e a Lagoa de Grussaí, apresentam a formação de gradientes de salinidade. As barras das lagoas são caracterizadas por não possuírem vegetação marginal e por apresentarem uma composição ictiofaunística própria de águas salgadas ou salobras, diferente do interior com maior quantidade de macrófitas e ictiofauna característica de água doce (Bizerril & Primo 2001; Suzuki *et al.* 1998; 2002). As Lagoas Feia, do Campelo e de Cima, localizadas mais ao interior da planície, apresentam sempre água doce. Ao norte do Rio Paraíba do Sul, a maior parte dos corpos d'água apresenta água doce (com exceção óbvia do manguezal em Barra do Itabapoana). Ao sul do Cabo de São Tomé, as lagoas encontradas apresentam salinidade variável, a maioria sendo remanescente da antiga ligação da Lagoa Feia com o mar.

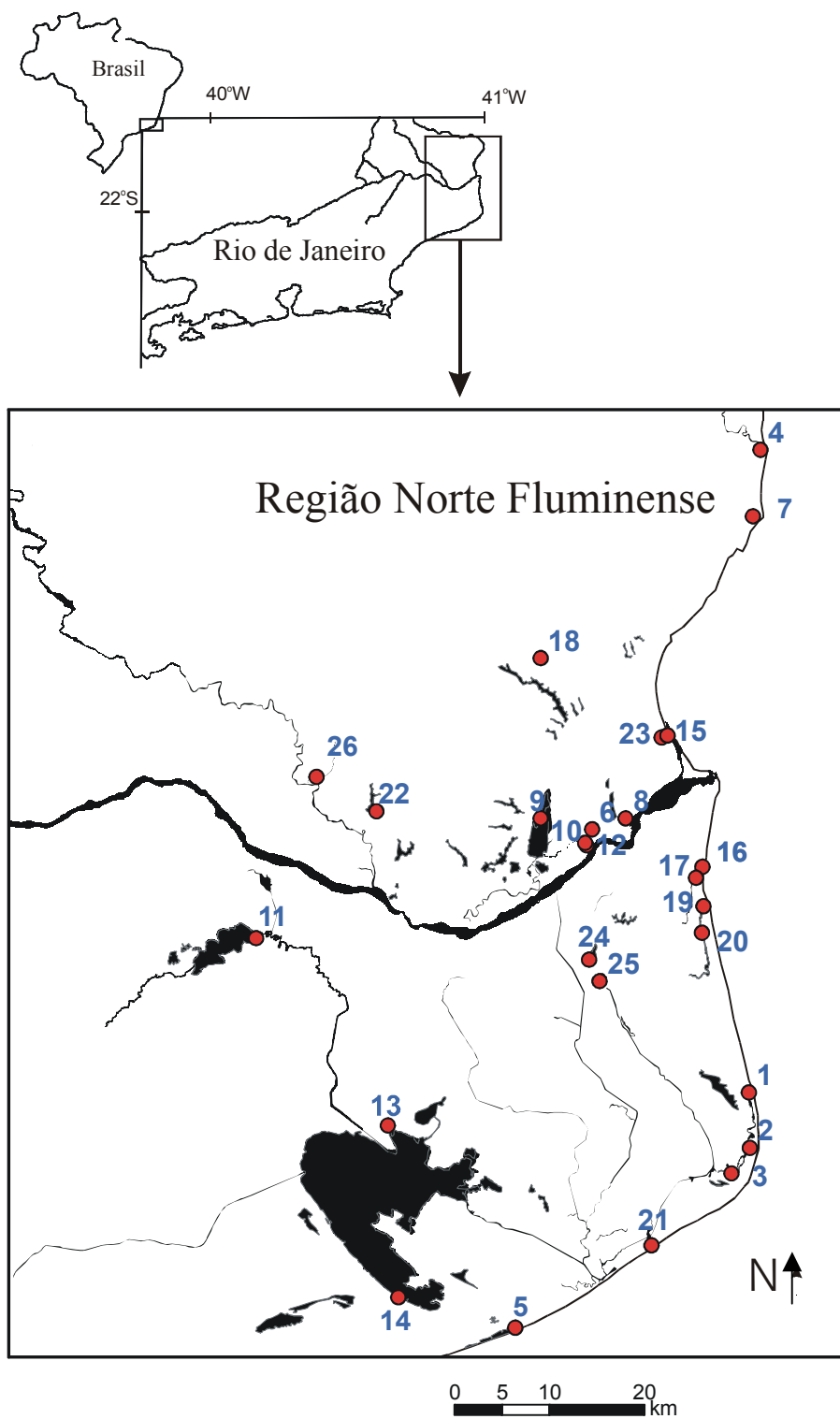
Com exceção da Lagoa de Cima e do manguezal de Barra do Itabapoana, todos os locais amostrados estão localizados dentro da Planície Quaternária. Em algumas lagoas foram coletadas mais de uma população, para a realização de comparações dentro das lagoas com gradientes ambientais diferentes (Tabela 1 e Figura 1). Os termos populações e locais são utilizados correntemente no texto como sinônimos de populações estatísticas ou amostras, visto que não temos dados que confirmem quais amostras corresponderiam a uma mesma população biológica. Estudos anteriores neste mesmo sistema têm demonstrado consistentemente que existem diferenças de tamanho e forma do corpo significativas, mesmo entre indivíduos coletados em diferentes locais dentro de uma mesma lagoa (Neves & Monteiro, 2003; Monteiro & Gomes-Jr, 2005).



**Tabela 1.** Populações de *Poecilia vivipara* amostradas em lagoas na Região Norte Fluminense e números amostrais analisados neste estudo.

No	Lagoa/Valão	Siglas	Número Amostral		Salinidade (ppm)	Coordenadas (UTM)		Data da Coleta
			Fêmea	Machos		Leste	Norte	
1	Lagoa Açú - Farol-Interior	AB	60	46	13*	293432	7566628	10/12/2003
2	Lagoa Açú - Ponte Maria da Rosa	AP	60	60	26,9*	295406	7569316	10/12/2003
3	Lagoa Açú – Barra	AI	60	50	30,5*	295291	7575144	10/12/2003
4	São Francisco – Barra-Itabapoana	BI	60	60	12	296500	7643000	10/09/2004
5	S. Miguel-B.Furado	BF	60	60	16	277236	7553509	07/06/2004
6	Bom Jardim	BJ	60	60	0	278724	7602905	12/11/2002
7	Buena - São Francisco	BU	60	35	0	295700	7636000	10/09/2004
8	Cacimba	CA	60	60	0	282286	7604068	12/11/2002
9	Lagoa do Campelo - Ancoradouro	CM	60	60	0*	273310	7604099	16/12/2003
10	Lagoa da Cataia	CT	59	60	0	278000	7601500	12/02/2004
11	Lagoa de Cima – Ururai	UR	60	59	0	243250	7591450	23/04/2002
12	Fazenda Frecheira	FF	60	60	0	278172	7601227	12/11/2002
13	Lagoa Feia - Ponta Grossa	PG	60	59	0	257200	7571700	13/05/2002
14	Lagoa Feia - Canto do Sobrado	SO	60	60	0	258261	7553560	07/06/2004
15	Lagoa da Praia - Ponto 2	PD	60	57	0	286668	7612836	12/11/2002
16	Lagoa de Grussai – Barra	GB	60	34	7*	290400	7599000	20/11/2003
17	Lagoa de Grussai – Interior	GI	59	60	2,3*	289700	7597800	20/11/2003
18	Imburi	IM	60	60	0	273300	7621000	10/09/2004
19	Lagoa de Iquipari – Barra	IB	60	50	11,1*	290500	7594800	20/11/2003
20	Lagoa de Iquipari – Interior	II	52	54	1,7*	290350	7592000	20/11/2003
21	Lagamar-Farol	LA	59	60	5	285028	7559034	07/06/200
22	Lagoa Limpa	LI	59	-	0	255970	7604828	30/10/2002
23	Lagoa da Praia - Ponto 1	PR	60	60	0	286668	7612836	12/11/2002
24	Lagoa do Taí Grande	TG	52	40	0	278399	7589169	09/09/2004
25	Lagoa do Taí Pequeno	TP	59	52	0	279530	7586898	09/09/2004
26	Valão Três Vendas	TV	60	60	0	249645	7608463	30/10/2002

\* Médias obtidas a partir de séries temporais (M. S. Suzuki, dados não publicados). Demais valores são observações pontuais obtidas no dia da coleta das amostras de *P. vivipara* com densímetro.



**Figura 1.** Localização geográfica dos locais amostrados. Os números correspondem aos 26 locais amostrados (ver indicação das lagoas na Tabela 1).

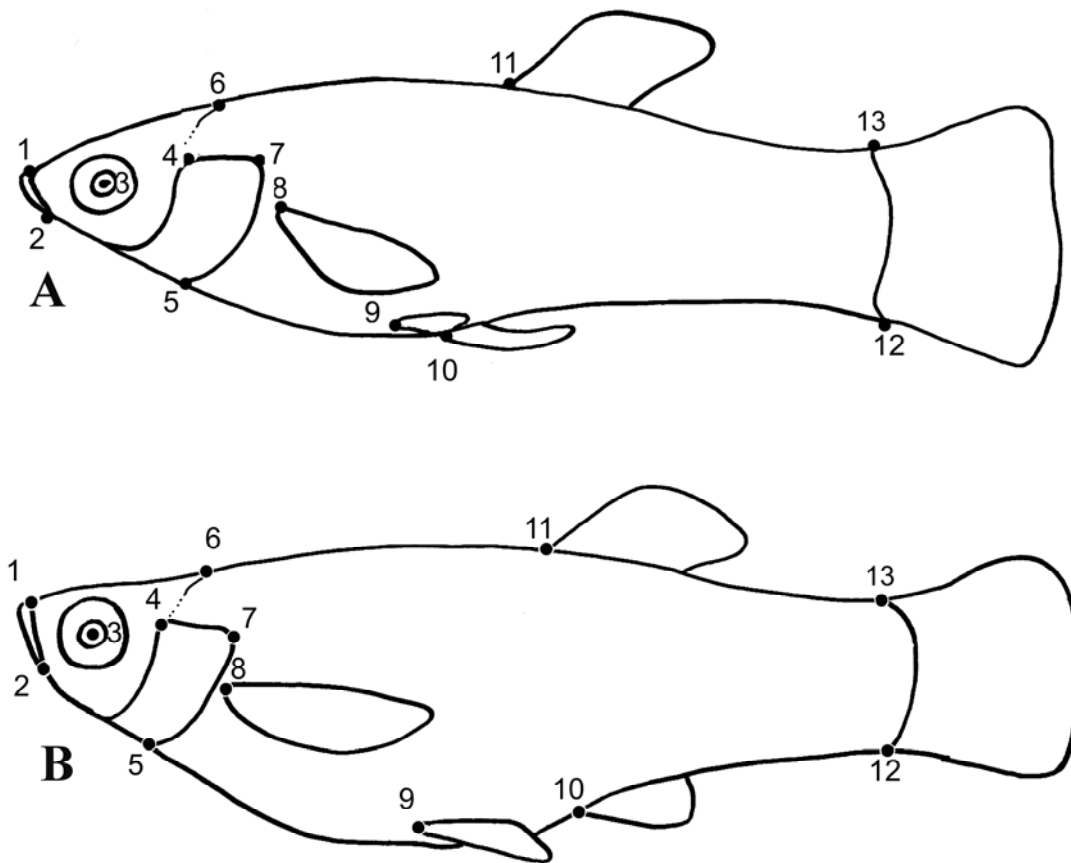
## MÉTODOS DE LABORATÓRIO

Os espécimes foram capturados com uma rede de arrasto de malha fina (tela de mosquito) e fixados em formaldeído a 10% por um dia. No laboratório eles foram separados em machos e fêmeas e acondicionados em frascos com álcool a 70% para conservação. Em cada ponto amostral foram amostrados 60 machos e 60 fêmeas (podendo variar no número amostral pela quantidade máxima de peixes capturados em cada local – Tabela 1). No total, foram utilizadas 1539 fêmeas e 1376 machos. Cada indivíduo foi fotografado com uma câmera Pixera® profissional e as imagens digitais gravadas no computador. Para que as medições realizadas correspondessem à escala real, as fotografias foram realizadas sobre um fundo de papel milimetrado que foi utilizado na calibração espacial da imagem. A captura das coordenadas cartesianas de pontos de referência (marcos anatômicos) foi realizada no programa TPSDig (Rohlf 1998). As coordenadas dos marcos anatômicos foram utilizadas na quantificação da forma e tamanho corporal dos espécimes (Figura 2). Por causa do acentuado dimorfismo sexual na forma do corpo (causado pela diferenciação da nadadeira anal em gonopódio nos machos), os sexos foram analisados separadamente em todas as análises estatísticas. Todos os animais utilizados neste estudo foram identificados com relação ao sexo, o que significa que já haviam atingido a maturidade sexual, eliminando possíveis diferenças ontogenéticas entre as amostras de diferentes locais.

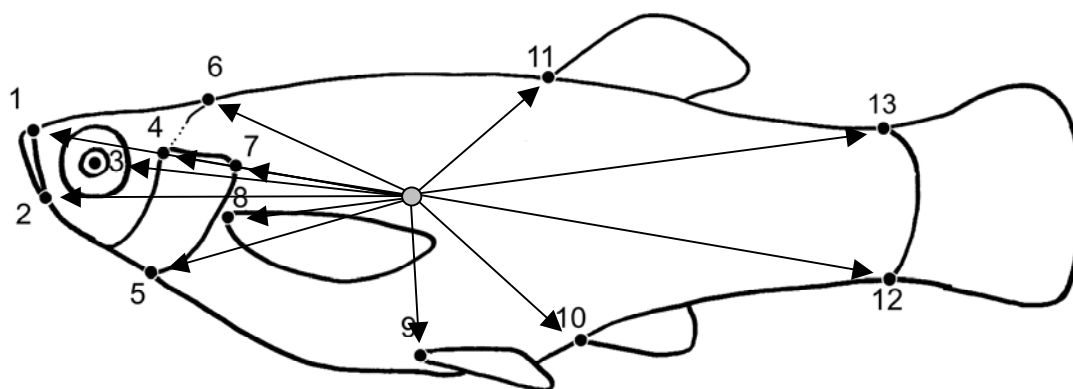
## MÉTODOS ESTATÍSTICOS

### *Quantificação da forma e tamanho corporal*

Para a verificação das diferenças de tamanho corporal médio entre as populações foi utilizado o tamanho do centróide. O tamanho do centróide é uma medida geométrica de tamanho geral comumente utilizada em trabalhos morfométricos e é definido como a raiz quadrada da soma dos quadrados das distâncias de cada marco ao centróide da configuração de pontos. O centróide da



**Figura 2.** Marcos anatômicos digitalizados nos machos (A) e nas fêmeas (B) de *Poecilia vivipara*: 1- extremidade anterior da boca; 2- articulação da mandíbula; 3- ponto central da íris do olho; 4- ponto superior esquerdo da abertura do opérculo; 5- ponto do início da abertura do opérculo; 6- extremidade posterodorsal do supraoccipital; 7- ponto superior direito da abertura do opérculo; 8- inserção da nadadeira peitoral; 9- inserção da nadadeira ventral; 10- inserção da nadadeira anal nas fêmeas; inserção do gonopódio nos machos; 11- inserção anterior da nadadeira dorsal; 12- inserção inferior da nadadeira caudal; 13- inserção superior da nadadeira caudal.



**Figura 3.** Distâncias utilizadas no cálculo do tamanho do centróide. A bola cinza no centro mostra a média das coordenadas X e Y (centróide), e as setas entre os marcos anatômicos e o centróide indicam as distâncias do marco ao centróide.

configuração é encontrado pela média das coordenadas  $x$  e  $y$  dos marcos anatômicos (Monteiro & Reis, 1999). Uma análise de variância foi realizada para verificar a significância das diferenças entre tamanhos corporais médios das diferentes populações. A associação entre o tamanho do corpo médio das populações e a salinidade do ambiente foi testada por regressão.

As coordenadas cartesianas obtidas através da digitalização dos marcos anatômicos possuem informações sobre forma, tamanho, posição e orientação, sendo que para análises estatísticas de forma, os três últimos são chamados parâmetros indesejáveis e precisam ser removidos das coordenadas. A superposição ortogonal generalizada pelos quadrados mínimos (superposição de Procrustes) calcula iterativamente uma configuração média como referência, à qual são sobrepostos os vários espécimes de uma amostra (Rohlf & Slice, 1990). Neste método de superposição, as configurações são transladadas para um local comum a todas, colocando o centróide das configurações na origem (ponto 0,0) do sistema cartesiano, proporcionalizadas igualando o tamanho do centróide de cada configuração a 1 e rotacionadas fazendo com que a soma dos quadrados das distâncias entre os marcos correspondentes nas configurações sendo sobrepostas seja a menor possível. Assim, as coordenadas ajustadas não possuem mais efeito de posição, orientação e tamanho e a distância mínima encontrada pela sobreposição é uma distância de forma chamada de distância de Procrustes. Como os sexos foram analisados separadamente, foram realizadas superposições separadas para machos e fêmeas, primeiramente sobrepondo todos os espécimes, depois separando as populações e sobrepondo cada indivíduo à média de sua população de origem. A superposição das coordenadas permitiu a estimativa de formas médias para cada população e uma média geral a partir de todos os indivíduos. A média geral foi utilizada como referência na análise de deformações. As estatísticas multivariadas lineares utilizadas para a análise de variação da forma devem ser realizadas em espaços de forma lineares (Euclidianos) que são obtidos a partir da análise de deformações (Rohlf, 1996).

A análise de deformações (Bookstein, 1991) a partir da função “*thin plate spline*” decompõe a configuração de referência (no caso, a média de todas as populações) em possíveis variáveis de forma chamadas deformações principais,

que se organizam segundo uma hierarquia determinada pela estrutura latente da matriz de energia de deformação (uma matriz simétrica quadrada cujos elementos são funções da distância entre os pontos da configuração média). A projeção das coordenadas alinhadas pela superposição de Procrustes nos vetores de forma (deformações principais) resulta nas deformações parciais, cujos escores representam em conjunto as transformações necessárias para transformar a configuração média de referência em cada uma das configurações de pontos da amostra, e onde cada deformação parcial pode descrever uma particularidade da variação de forma total encontrada pela análise. Além das deformações parciais, a descrição da variação de forma total em figuras bidimensionais necessita de duas variáveis chamadas componentes uniformes, que quantificam as mudanças de forma globais ou *afines* (que atingem a configuração de pontos como um todo) (Rohlf & Bookstein, 2003).

A matriz com os escores gerados pelas deformações parciais e componentes uniformes foi submetida a uma análise de variáveis canônicas para a análise da estrutura de variação interpopulacional. Esta análise busca eixos que descrevam diferenças de forma maximizando a variação entre os grupos relativa à variação dentro dos grupos (Monteiro & Reis 1999). Os eixos canônicos descrevem as direções de maior variação morfológica entre grupos, e permitem a ordenação destas populações em um espaço canônico multidimensional em termos de similaridade de forma. A árvore de distâncias mínimas (*minimum spanning tree*) foi calculada a partir das distâncias de Mahalanobis (distâncias entre grupos no espaço canônico) para agrupar por similaridade de forma as populações nos dois primeiros eixos canônicos e verificar a eficiência da redução da dimensionalidade. Para uma separação das diferenças de forma alométricas (causadas por diferenças de tamanho) e independentes do tamanho, foi realizada uma análise de covariância multivariada (MANCOVA) utilizando o agrupamento em populações como fator, as variáveis de forma como variáveis dependentes e o tamanho do centróide como covariável. Para a MANCOVA, as variáveis de forma originais (deformações parciais e componentes uniformes) foram transformadas em componentes principais do espaço original, chamados deformações relativas. Assim como componentes principais comuns, estas variáveis de forma podem ser

organizadas em termos da magnitude relativa de seus autovalores (porcentagem de variação explicada) e o conjunto de dados original é resumido e ortogonalizado, o que facilita as operações matriciais.

A associação entre a forma corporal média das populações com possíveis fatores causais foi realizada através do método de deformações singulares ou quadrados mínimos parciais de dois blocos (*two-block partial least squares*). O propósito desta análise é buscar pares de eixos no espaço de forma e no espaço dos fatores causais que expliquem um máximo da covariação entre os dois blocos de variáveis (Rohlf & Corti, 2002; Monteiro *et al*, 2003a). Os fatores causais postulados utilizados nesta análise foram latitude, longitude, salinidade de cada local amostrado e o tamanho médio do centróide de cada população. A significância dos pares de eixos singulares foi obtida a partir de testes de permutação aleatória com 10.000 replicações, utilizando a magnitude da covariância explicada (valores singulares da análise) como estatística. A proporção de variação total de forma entre as populações explicada pela covariância com as variáveis geográficas, salinidade e tamanho foi calculada a partir de um coeficiente de determinação de uma regressão multivariada (Monteiro, 1999) entre as variáveis de forma e as projeções dos vetores singulares (escores).

## Resultados

### *Varição no tamanho corporal*

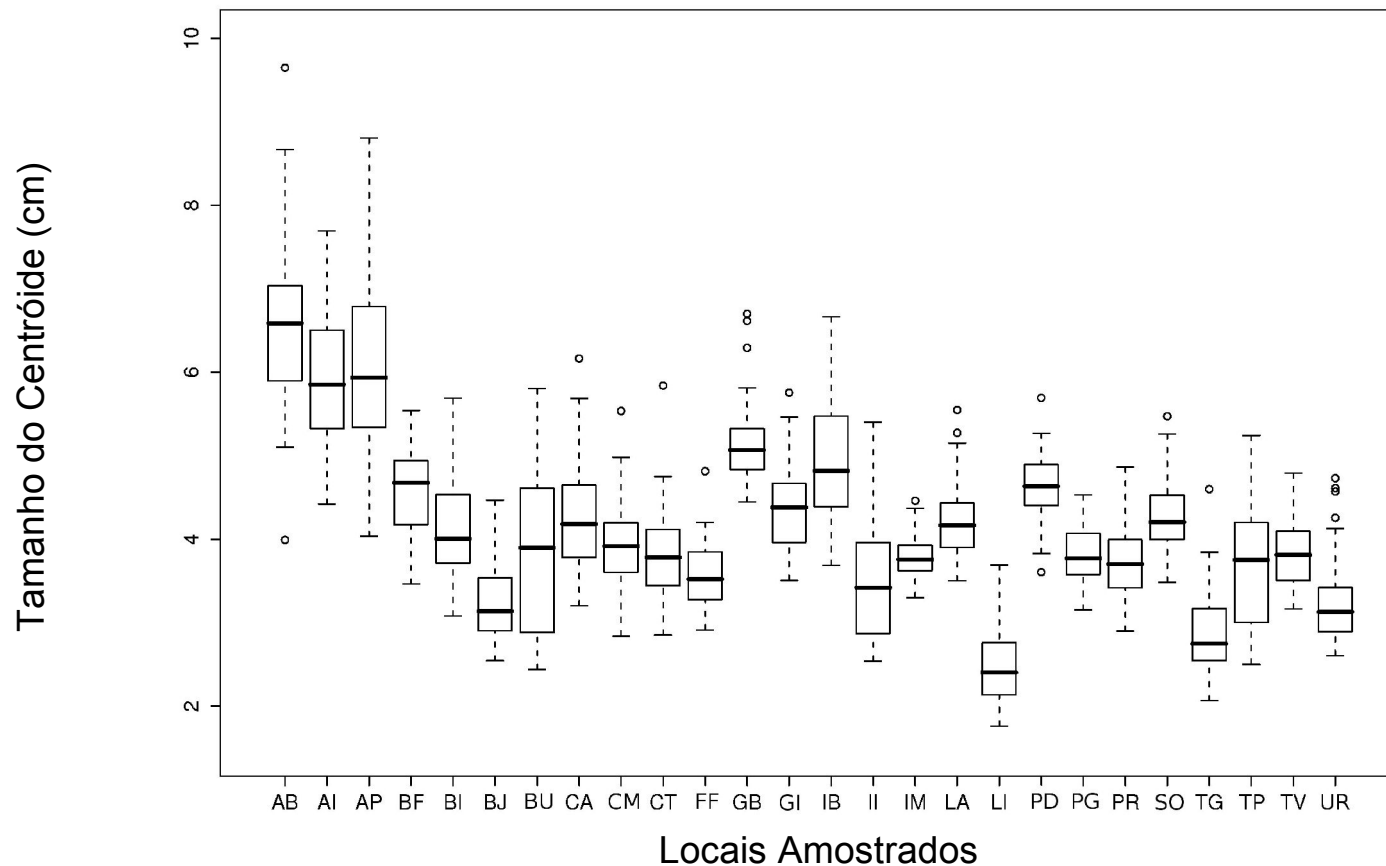
A análise de variância para o tamanho corporal, medido através do tamanho do centróide, foi significativa para machos ( $F= 168,22$  e  $P < 0,0001$ ) e para fêmeas ( $F= 144,67$   $P < 0,0001$ ). O tamanho corporal médio nas fêmeas foi maior nos três locais de coleta da Lagoa do Açú, com os menores valores nas Lagoas Limpa, Bom Jardim, Taí Grande e de Cima (canal de Ururaí) e valores intermediários para os demais locais (Figura 3). Nas lagoas em que existe um gradiente de salinidade acentuado (Açú, Grussaí e Iquipari) os maiores tamanhos



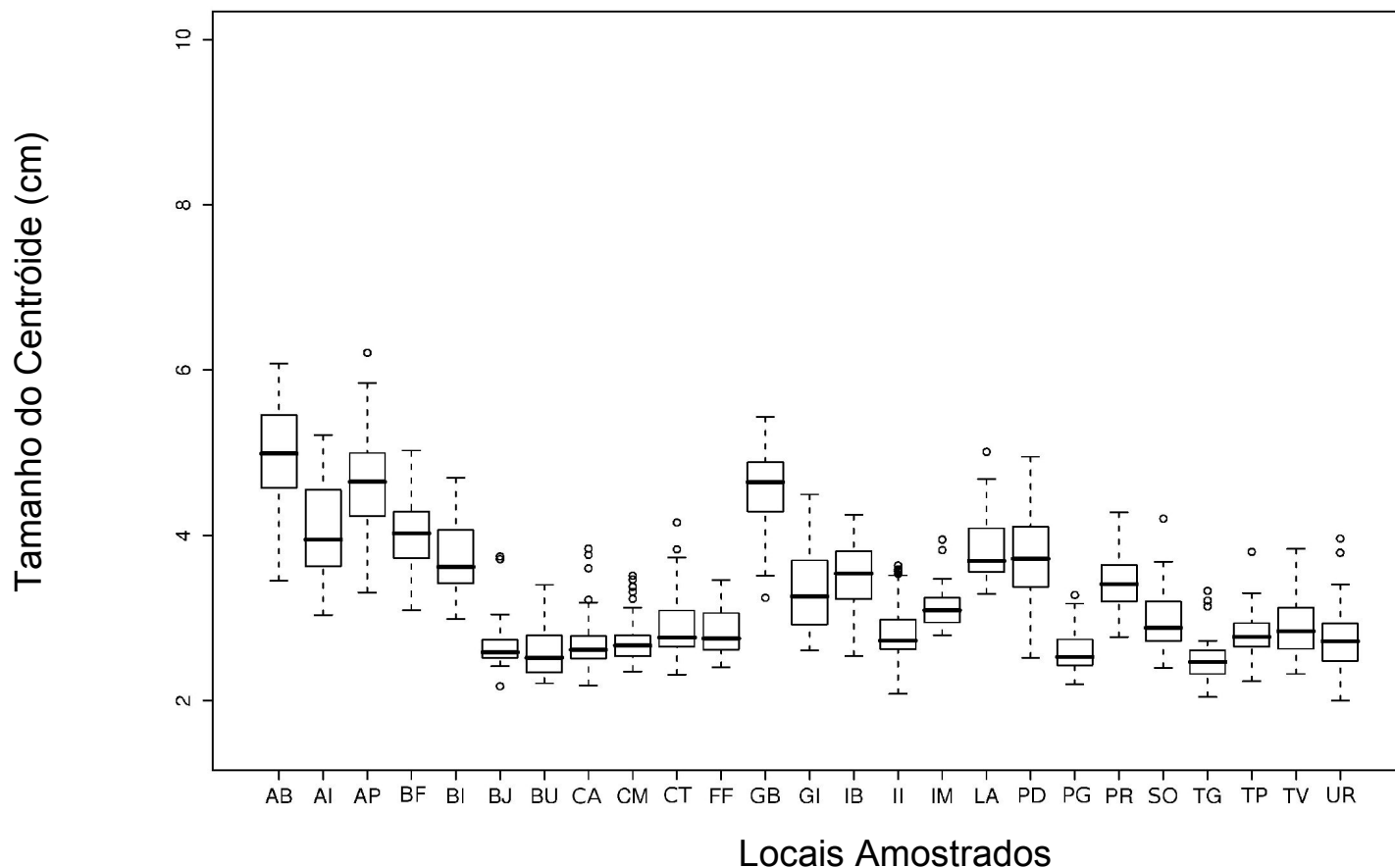
corporais estão localizados nas barras das lagoas, diminuindo em direção ao interior (Figura 3).

Os maiores tamanhos corporais para machos foram encontrados na barra e na Ponte Maria da Rosa na Lagoa do Açú e na barra da Lagoa de Grussaí, os valores intermediários estão no interior da Lagoa do Açú, na Barra do Itabapoana, na Barra do Furado, e Lagoa da Praia (ponto 2), e os menores tamanhos corporais nos demais locais, como na Lagoa do Campelo, Cataia, Taí Grande e Taí Pequeno (Figura 4). A comparação na variação do tamanho corporal entre populações de uma mesma lagoa mostrou que os maiores valores corporais estão presentes na barra das lagoas como é visto nas Lagoas do Açú, de Iquipari e de Grussaí. Os dois locais amostrados na Lagoa Feia (Ponta Grossa dos Fidalgos e Canto do Sobrado) não apresentaram muita diferença também no tamanho corporal entre os machos (Figura 4)

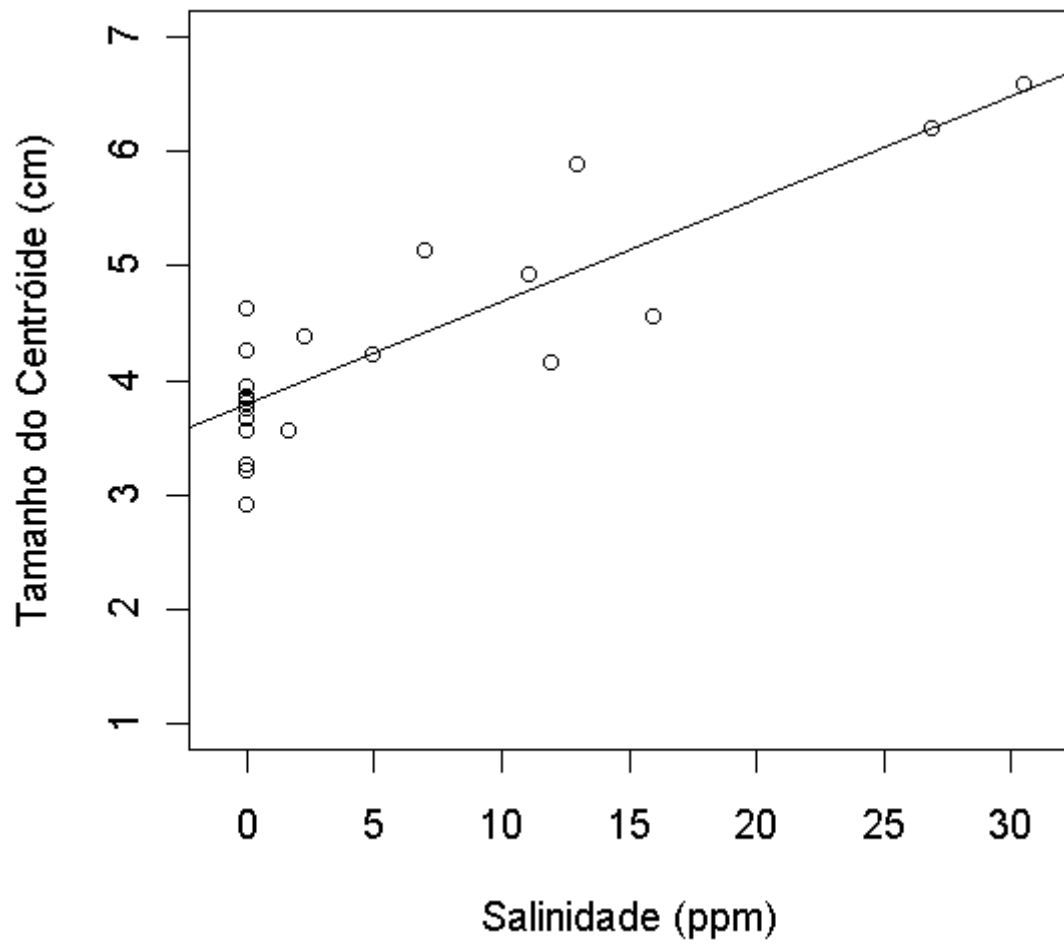
Como observado anteriormente, a salinidade parece influenciar diretamente no tamanho corporal das populações de *P. vivipara* tanto nas fêmeas (Tamanho =  $3,79+0,09 \cdot \text{Salinidade}$ ;  $F = 63,52$ ;  $R^2 = 0,7342$ ,  $P < 0,0001$ ) quanto nos machos (Tamanho =  $2,96+0,07 \cdot \text{Salinidade}$ ;  $F = 60,4$ ;  $R^2 = 0,7242$ ,  $P < 0,0001$ ). As populações localizadas em pontos que possuem interferência marinha (Lagoa do Açú, Lagoa de Grussaí, Lagoa de Iquipari e Barra do Itabapoana) apresentam um tamanho corporal maior que as populações presentes em locais onde a água é mais doce (Lagoa do Campelo, Lagoa da Cataia, Lagoa de Cima entre outras) (Figuras 5 e 6).



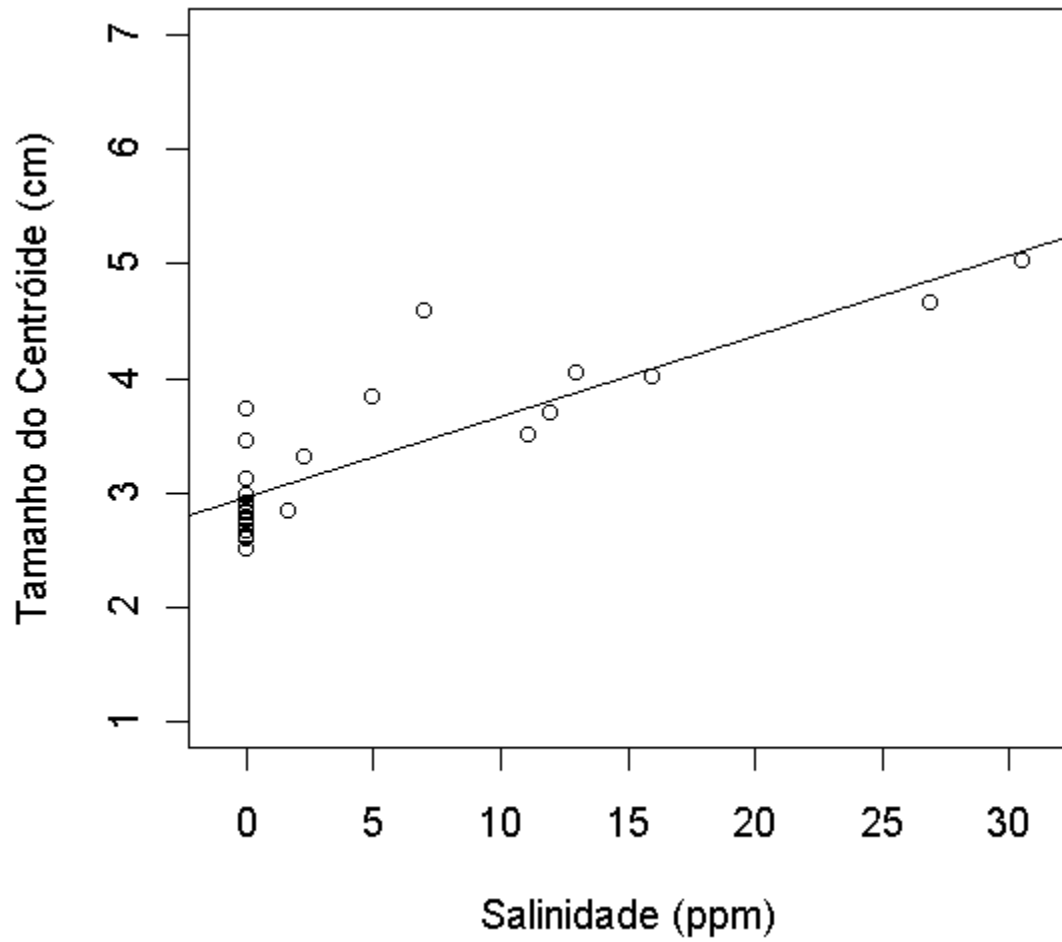
**Figura 4.** Diagrama box-plot para variação no tamanho das fêmeas. As linhas horizontais mais grossas representam as medianas, as caixas representam o intervalo interquartil (25-75%) e as linhas tracejadas representam os intervalos de variação. Os círculos abertos representam pontos extremos (outliers). **AB**-Barra da Lagoa do Açú; **AI**-Interior da Lagoa do Açú; **AP**-Ponte Maria da Rosa-Lagoa do Açú; **BF**-Barra do Furado; **BI**-Barra do Rio Itabapoana; **BJ**-Bom Jardim; **BU**-Buena; **CA**-Cacimba; **CM**-Campelo; **CT**-Cataia; **FF**- Fazenda Frecheira; **GB**-Barra da Lagoa de Grussai; **GI**-Interior da Lagoa de Grussai; **IB**-Barra da Lagoa de Iquipari; **II**-Inteior da Lagoa de Iquipari; **IM**-Imburi **LA**-Lagamar;**LI**- Lagoa Limpa; **PD**-Lagoa da Praia (Ponto 2); **PG**-Ponta Grossa dos Fidalgos (Lagoa Feia); **PR**-Lagoa da Praia (Ponto 1); **SO**-Canto do Sobrado (Lagoa Feia); **TG**-Tai Grande;**TP**-Tai Pequeno; **TV**-Valão Três Vendas; **UR**-Rio Ururáí (Lagoa de Cima).



**Figura 5.** Diagrama box-plot para variação no tamanho dos machos. As linhas horizontais mais grossas representam as medianas, as caixas representam o intervalo interquartil (25-75%) e as linhas tracejadas representam os intervalos de variação. Os círculos abertos representam pontos extremos (outliers). **AB**-Barra da Lagoa do Açú; **AI**-Interior da Lagoa do Açú; **AP**-Ponte Maria da Rosa-Lagoa do Açú; **BF**-Barra do Furado; **BI**-Barra do Rio Itabapoana; **BJ**-Bom Jardim; **BU**-Buena; **CA**-Cacimba; **CM**-Campelo; **CT**-Cataia; **FF**- Fazenda Frecheira; **GB**-Barra da Lagoa de Grussai; **GI**-Interior da Lagoa de Grussai; **IB**-Barra da Lagoa de Iquipari; **II**-Inteior da Lagoa de Iquipari; **IM**-Imburi **LA**-Lagamar; **PD**-Lagoa da Praia (Ponto 2); **PG**-Ponta Grossa dos Fidalgos (Lagoa Feia); **PR**-Lagoa da Praia (Ponto 1); **SO**-Canto do Sobrado (Lagoa Feia); **TG**-Tai Grande; **TP**-Tai Pequeno; **TV**-Valão Três Vendas; **UR**-Rio Ururáí (Lagoa de Cima).



**Figura 6.** Gráfico de dispersão mostrando a associação entre o tamanho corporal das fêmeas de populações de *P. vivipara* e a salinidade de cada local amostrado.



**Figura 7.** Gráfico de dispersão mostrando a associação entre o tamanho corporal dos machos de populações de *P. vivipara* e a salinidade de cada local amostrado.

### *Variação na forma corporal*

A discriminação das populações de fêmeas pelos eixos canônicos foi altamente significativa (Wilks' Lambda < 0,0001;  $F= 26,572$ ,  $P<0,0001$ ), mostrando que as principais diferenças entre as populações de fêmeas estão localizadas principalmente na região cefálica e na inserção da nadadeira peitoral (Figura 7). O primeiro eixo canônico (que explica 32,97% da variação total entre as populações) mostra que as populações localizadas na porção positiva do eixo possuem o opérculo menor, uma abertura relativa maior da boca, diferença na localização do olho e da nadadeira peitoral, além de possuírem um corpo mais baixo quando comparadas com as populações localizadas na porção negativa do primeiro eixo. Este primeiro eixo canônico separa em dois extremos as populações da Lagoa do Açú, Barra do Furado e da barra Iquipari de populações localizadas na Lagoa Limpa, Taí Pequena, Taí Grande, Buena e Rio Ururaí (Lagoa de Cima) presentes na porção positiva do eixo. O segundo eixo canônico (que explica 11,90% da variação total entre as populações) mostra uma diferença de forma no opérculo e na posição de inserção da nadadeira peitoral entre as populações estudadas. As populações localizadas na porção positiva deste eixo possuem um opérculo maior e a inserção da nadadeira peitoral mais próximo a ele, resultando numa região cefálica maior que as populações localizadas no extremo negativo do eixo canônico. Este eixo canônico separa por similaridade de forma populações da Barra do Furado, do Valão Três Vendas, Lagoa da Praia (Ponto 2) e Cacimba na porção positiva do eixo das populações da Lagoa da Cataia e do Taí Pequeno na porção com escores negativos (Figura 7). As linhas localizadas entre as populações formam uma árvore de distâncias mínimas originada pelas distâncias de Mahalanobis e agrupam as populações pela similaridade de forma. Assim, as populações mais próximas entre si no espaço canônico aparecem conectadas por linhas. A visão do agrupamento entre populações que parecem estar distantes, como entre Cataia e Taí Pequeno, reflete a perda de informação durante a redução da dimensionalidade causada pela visão bidimensional de um conjunto de dados multivariado. Apesar de algumas populações geograficamente próximas apresentarem uma alta similaridade fenotípica, como as três populações do Açú (#1,#2 e #3 na Figura 7), este

padrão não é observado de modo geral, pois a população do Taí Pequeno (#25) é fenotipicamente mais próxima da população do Campelo (#9) e a população do Taí Grande (#24) apesar de geograficamente mais próxima (inclusive com escores parecidos no primeiro eixo canônico) ao Taí Pequeno, é fenotipicamente mais próxima à população de Buena (#7).

A diferença de forma entre os machos também foi significativa (Wilks' Lambda < 0,0001;  $F= 21,055$ ;  $P> 0,0001$ ) e se encontra concentrada na região anterior do corpo para os dois primeiros eixos canônicos. O primeiro eixo canônico (explica 33,39% da variação total entre as populações) mostra diferenças na abertura da boca, na posição do olho, no tamanho do opérculo, na inserção da nadadeira peitoral e pélvica e no tamanho relativo da cabeça. Este eixo canônico separa as populações da Lagoa do Açú, da Barra do Itabapoana e da Barra de Grussai localizadas na porção positiva do eixo canônico de populações localizadas em Bom Jardim, Cacimba, Taí Pequeno, Taí Grande, e na Ponta Grossa (Lagoa de Feia) entre outras. O segundo eixo canônico (que explica 11,76% da variação total de forma entre as populações) mostra diferença na localização da extremidade posterodorsal do supraoccipital e também na abertura da boca, fazendo separação entre as populações do Interior e da Barra do Açú, da Barra do Itabapoana, do Taí Pequeno e do Taí Grande de populações localizadas na porção com escores negativos do segundo eixo canônico como Imburi, Bom Jardim, Cacimba, Barra do Furado, Lagoa de Grussaí e Rio Ururaí (Lagoa de Cima) (Figura 8). A árvore de distâncias mínimas para populações de machos mostrou que a redução de dimensões não acarretou uma perda de informação tão grande quanto com as fêmeas. As populações localizadas na Lagoa do Açú, que possuem a forma bem semelhante entre si, foram agrupadas com a população localizada na Barra do Itabapoana no quadrante positivo dos dois eixos. Um outro grupo à parte foi formado no quadrante negativo dos eixos pelas populações de Bom Jardim, Cacimba, Lagoa de Cima (Ururaí) e Imburi. Em outro extremo, as populações de Taí Grande, Taí Pequeno, Buena, Lagoa Feia (Ponta Grossa) e Três Vendas. As demais populações se agrupam em torno do centro da dispersão.

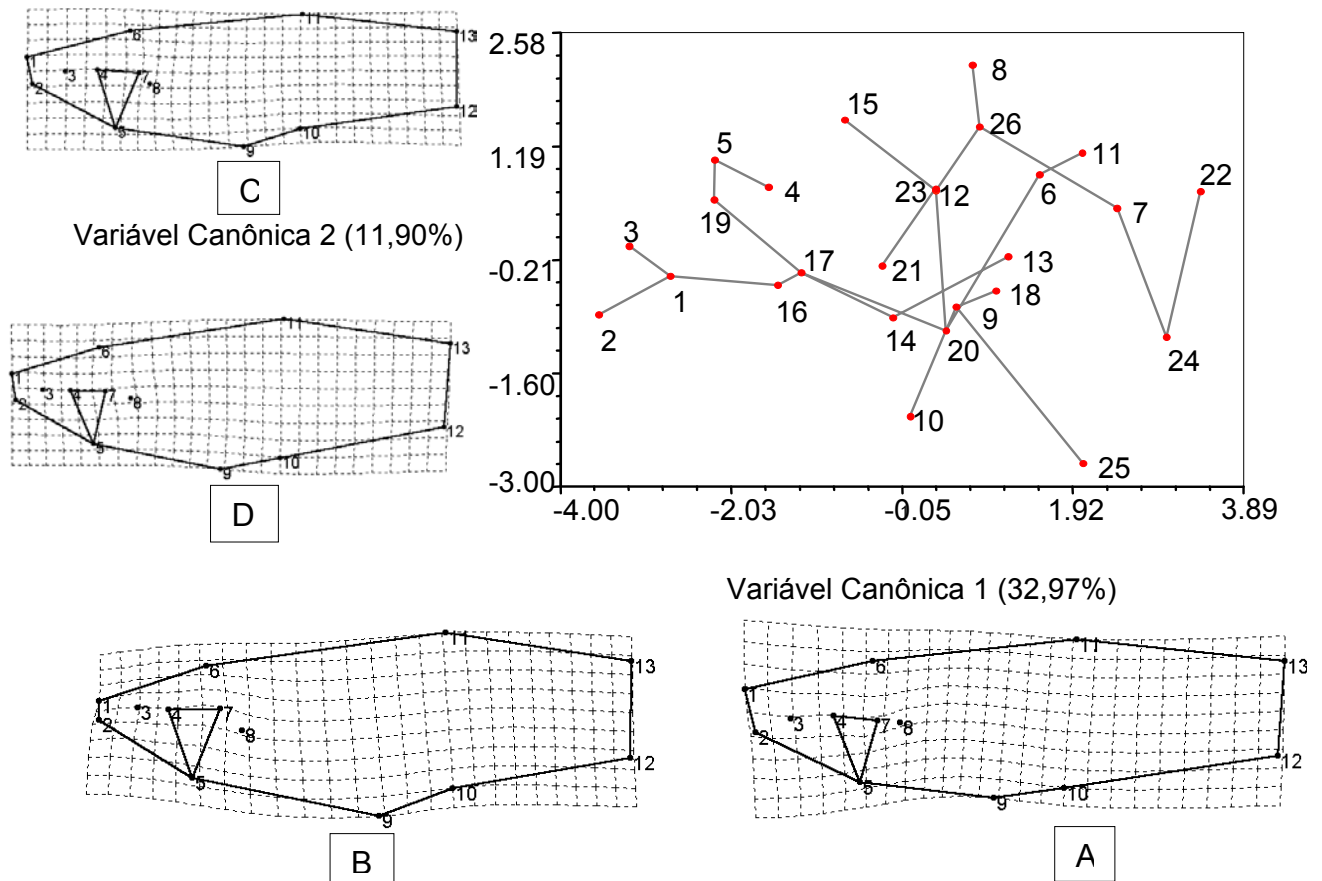
Apesar das diferenças de forma serem significativas, é importante buscar a separação entre diferenças de forma causadas pelas diferenças de tamanho (alométricas) e diferenças de forma independentes do tamanho. A

análise de covariância multivariada (MANCOVA) utilizou as nove primeiras deformações relativas como variáveis de forma (explicando um total de 86,7% da variação total nas fêmeas e 90,89% da variação total nos machos) e o tamanho do centróide como covariável. A MANCOVA foi significativa tanto para populações de fêmeas quanto para machos (Tabela 2). No entanto, o teste de paralelismo entre as trajetórias alométricas (linhas que mostram as taxas de modificação da forma com o aumento do tamanho) foi significativo tanto para machos como para fêmeas ( $P < 0,0000001$  para ambos), mostrando que não existe uma relação única entre forma e tamanho para todas as populações. Por não existir uma única trajetória alométrica para todas as populações, foi ajustado um modelo de MANCOVA com regressões separadas para cada população (Tabela 2). Neste modelo, são realizados testes de significância para a regressão de cada variável de forma (deformações relativas) com tamanho em cada população. Para as fêmeas, o eixo associado com a variação de tamanho em todas as populações estudadas foi a primeira deformação relativa (que expressa 29,87% da variação total da forma corporal). As populações com maiores coeficientes de regressão entre forma e tamanho foram as do Lagamar, da Barra do Furado e da Lagoa da Praia. As populações com menores coeficientes de regressão foram as da Lagoa do Açú (Ponte), Imburi, Taí Pequeno e Valão Três Vendas (Figura 9). Os machos apresentam uma associação da segunda deformação relativa (13,21% da variação total de forma nas populações de machos) com o tamanho em todas as populações. As populações com maiores coeficientes de regressão foram as de Buena, Lagoa de Cima (Ururáí), Interior de Iquipari e Taí Pequeno, enquanto as que apresentaram menores coeficientes foram as da barra da Lagoa do Açú, Lagoa da Cataia e Lagoa da Praia (Figura 10).

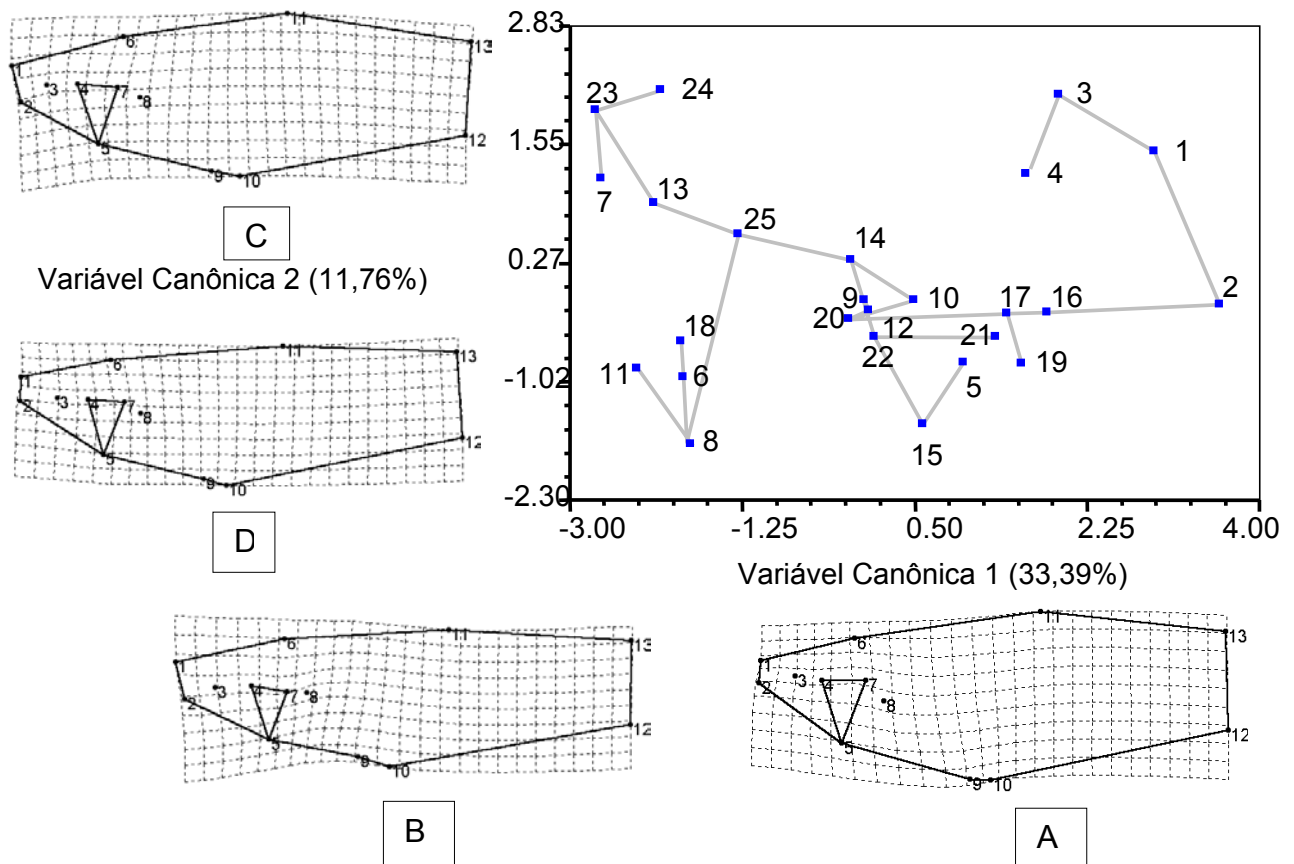
A análise de deformações singulares mostrou um padrão em que o tamanho corporal e a salinidade covariam significativamente com a forma corporal, tanto para fêmeas quanto para machos. No caso das fêmeas, 93,78% da covariância entre os dois grupos de variáveis (Forma versus Latitude, Longitude, Salinidade e Tamanho médio) é explicada pelo primeiro par de vetores que mostra uma variação claramente alométrica da forma corporal, pois as populações localizadas no extremo positivo do primeiro vetor possuem a boca menor, olhos e opérculo mais acima, nadadeira peitoral mais baixa e a forma corporal menos alongada que as populações localizadas no extremo



negativo do vetor (Figura 11). Associado a este primeiro vetor de forma, encontramos um vetor no bloco de variáveis causais dominado pelo aumento da Salinidade e conseqüentemente do tamanho médio dos indivíduos, orientado geograficamente em um gradiente linear de direção noroeste-sudeste na planície (Figura 11). A covariância explicada por este par de vetores é significativa de acordo com o teste de permutações aleatórias ( $P = 0,0012$ ). O segundo par de vetores singulares seria um gradiente geográfico linear orientado na direção sudoeste-nordeste ao longo da planície. No entanto, este vetor não representa uma contribuição parcial (única) significativa para a covariância entre blocos de variáveis de acordo com o teste de permutações aleatórias (3,91% da covariância total,  $P = 0,9988$ ). No caso dos machos, o padrão geral é exatamente o mesmo, tanto para os vetores singulares formados quanto para a descrição das diferenças de forma associadas ao primeiro vetor singular de forma (alométrico). O principal dimorfismo no padrão de modificação de forma é que os machos apresentam uma aproximação entre os marcos 9 e 10, provavelmente associada à diferenciação da nadadeira anal em gonopódio (Figura 12). Para este conjunto de dados, a covariância explicada pelo primeiro par de vetores corresponde a 92,52% do total, significativo de acordo com o teste de permutações aleatórias ( $P = 0,0062$ ). O segundo par de vetores explica 5,68% da covariância entre blocos de variáveis, mas não representa uma contribuição parcial significativa ( $P = 0,9839$ ). Segundo os coeficientes de determinação multivariados obtidos a partir da regressão multivariada das deformações parciais e componentes uniformes nos escores dos vetores singulares, os primeiros vetores singulares de forma explicam 41,1% da variação entre populações para as fêmeas e 39,1% da variação entre populações para os machos. Isto significa que, apesar do padrão alométrico observado ser dominante, existe uma proporção considerável de variação de forma entre populações não explicada pelo modelo.



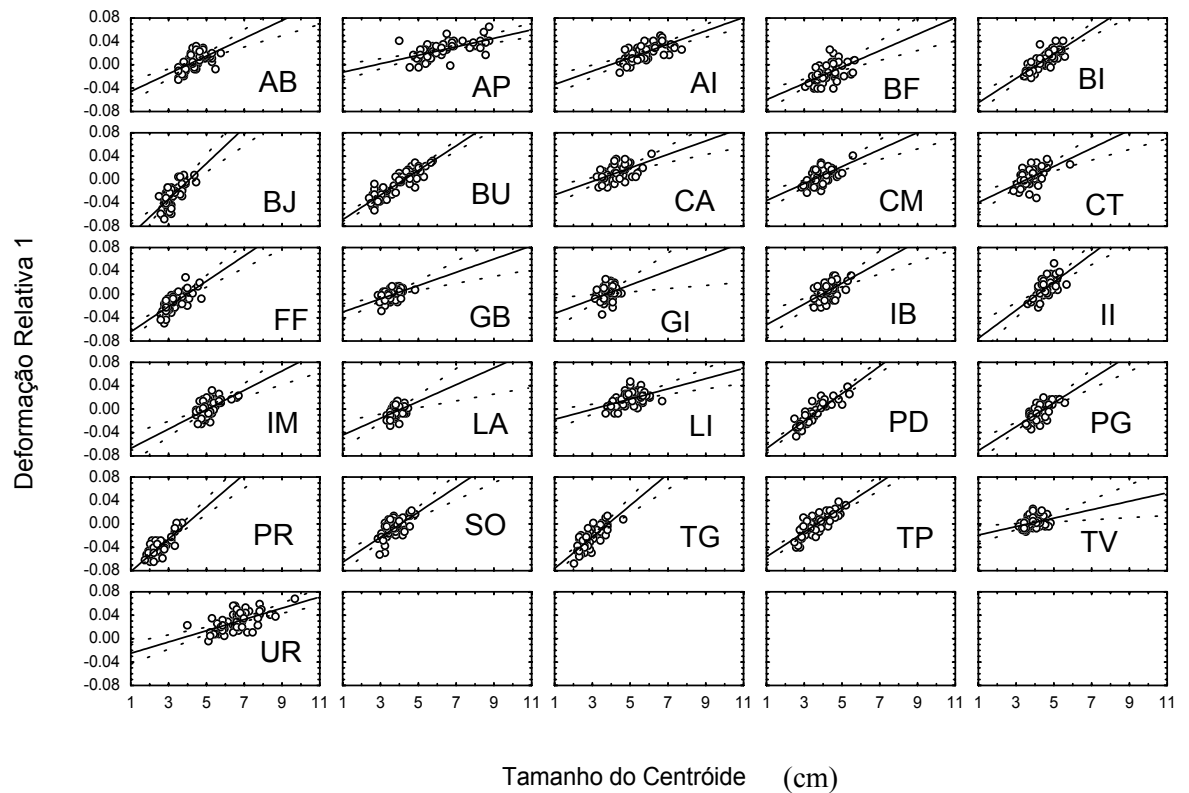
**Figura 8.** Ordenação para os dados das fêmeas nos dois primeiros eixos canônicos. As grades de deformações correspondem a desvios (A) positivos e (B) negativos para o primeiro eixo canônico e (C) positivos e (D) negativos para o segundo eixo canônico. As linhas conectando as populações correspondem à árvore de distâncias mínimas calculada a partir das distâncias de Mahalanobis. 1-Barra da Lagoa do Açú; 2-Ponte Maria da Rosa-Lagoa do Açú; 3-Interior da Lagoa do Açú; 4-Barra do Rio Itabapoana; 5-Barra do Furado; 6-Bom Jardim; 7-Buena; 8-Cacimba; 9-Campelo; 10-Cataia; 11-Rio Ururá (Lagoa de Cima); 12- Fazenda Frecheira; 13-Ponta Grossa dos Fidalgos (Lagoa Feia); 14-Canto do Sobrado (Lagoa Feia); 15-Lagoa da Praia (Ponto 2); 16-Barra da Lagoa de Grussaí; 17-Interior da Lagoa de Grussaí; 18-Imburi; 19-Barra da Lagoa de Iquipari; 20-Interior da Lagoa de Iquipari; 21-Lagamar; 22-Lagoa Limpa; 23-Lagoa da Praia (Ponto 1); 24-Tai Grande; 25-Tai Pequeno; 26-Valão Três Vendas.



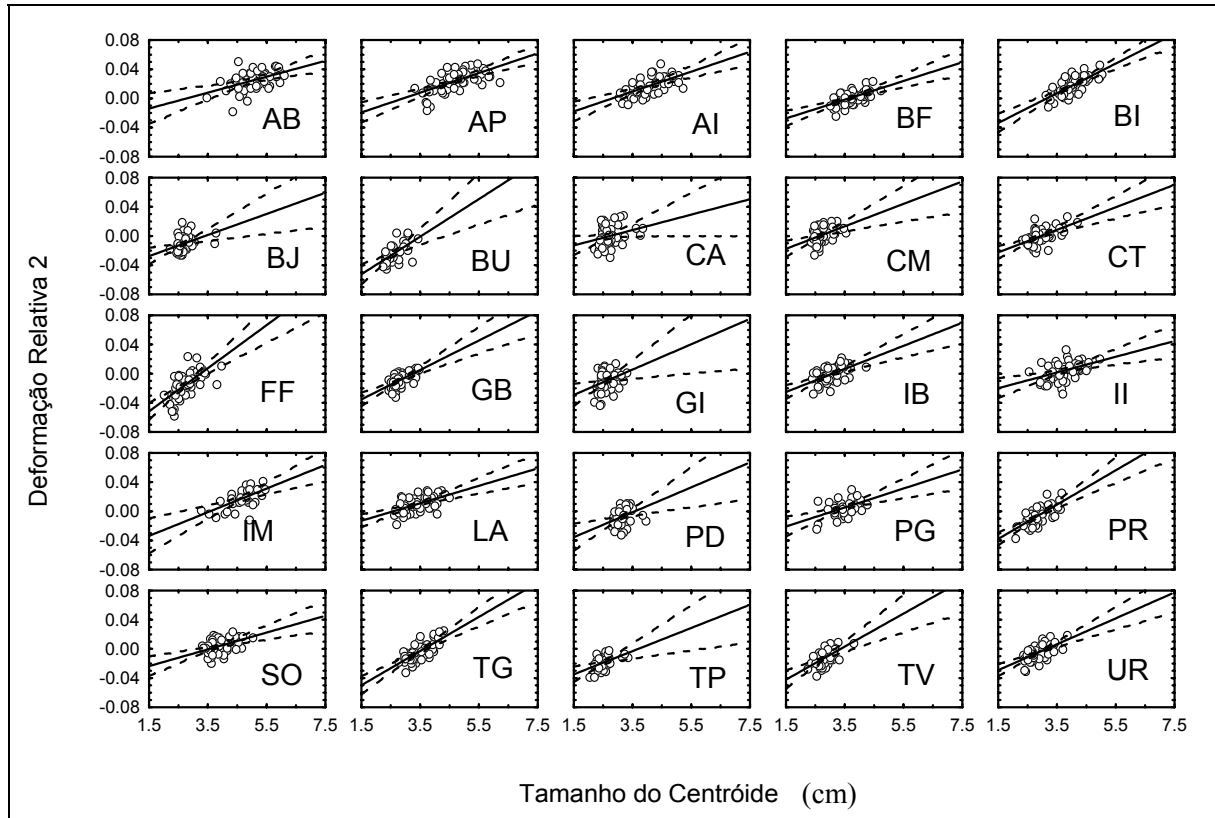
**Figura 9.** Ordenação para os dados dos machos para os dois primeiros eixos canônicos. As grades de deformações correspondem a desvios (A) positivos e (B) negativos para o primeiro eixo canônico e (C) positivos e (D) negativos para o segundo eixo canônico. As linhas conectando as populações correspondem à árvore de distâncias mínimas calculada a partir das distâncias de Mahalanobis. 1-Barra da Lagoa do Açú; 2-Ponte Maria da Rosa-Lagoa do Açú; 3-Interior da Lagoa do Açú; 4-Barra do Rio Itabapoana; 5-Barra do Furado;6-Bom Jardim; 7-Buena; 8-Cacimba; 9-Campelo; 10-Cataia; 11-Rio Ururá (Lagoa de Cima);12- Fazenda Frecheira; 13-Ponta Grossa dos Fidalgos (Lagoa Feia); 14-Canto do Sobrado (Lagoa Feia); 15-Lagoa da Praia (Ponto 2); 16-Barra da Lagoa de Grussaí; 17-Interior da Lagoa de Grussaí; 18-Imburi; 19-Barra da Lagoa de Iquipari; 20-Interior da Lagoa de Iquipari; 21-Lagamar; 22-Lagoa da Praia (Ponto 1); 23-Tai Grande; 24-Tai Pequeno; 25-Valão Três Vendas.

**Tabela 2.** Resultados para MANCOVA entre locais amostrados usando nove deformações relativas como variáveis dependentes, o tamanho do centróide como covariável para dados de fêmeas e machos.

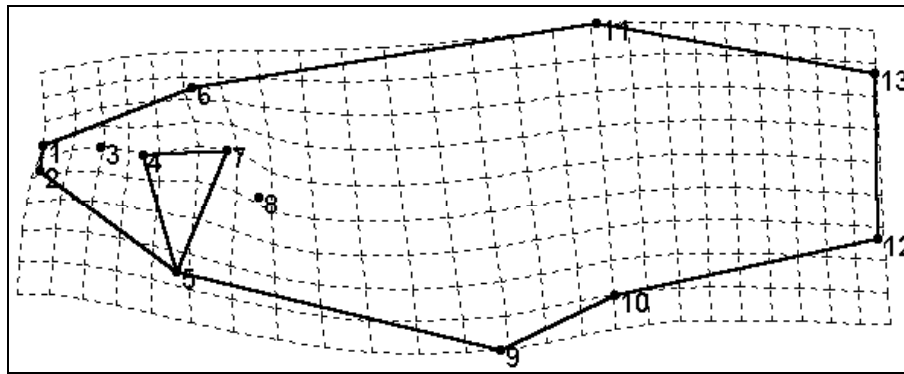
	Valores	F	Wilks' $\lambda$	Rao's <i>R</i>	<i>P</i>
<b>Fêmeas</b>					
Intercepto	0.610993	104.62	0.617985	3.260232	0.00001
Local *Tamanho	0.343709	7.2023			0.00001
Local	0.575521	3.7583			0.00001
<b>Machos</b>					
Intercepto	0.592248	100.82	0.665404	2.551019	0.00001
Local *Tamanho	0.398049	5.7097			0.00001
Local	0.619648	3.0099			0.00001



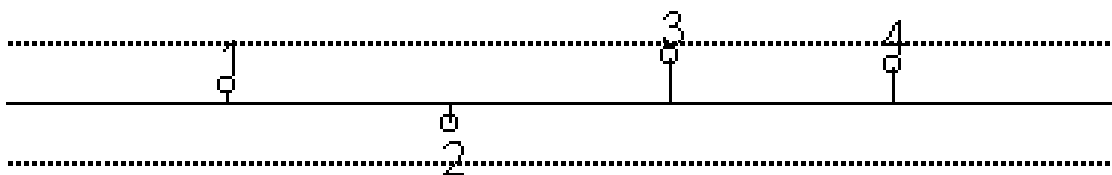
**Figura 10.** Diagrama de dispersão entre a primeira deformação relativa e o tamanho do centróide para cada amostra de fêmeas de *P. vivipara*. **AB**-Barra da Lagoa do Açú; **AI**-Interior da Lagoa do Açú; **AP**-Ponte Maria da Rosa-Lagoa do Açú; **BF**-Barra do Furado; **BI**-Barra do Rio Itabapoana; **BJ**-Bom Jardim; **BU**-Buena; **CA**-Cacimba; **CM**-Campelo; **CT**-Cataia; **FF**- Fazenda Frecheira; **GB**-Barra da Lagoa de Grussai; **GI**-Interior da Lagoa de Grussai; **IB**-Barra da Lagoa de Iquipari; **II**-Inteiro da Lagoa de Iquipari; **IM**-Imburi **LA**-Lagamar; **LI**- Lagoa Limpa; **PD**-Lagoa da Praia (Ponto 2); **PG**-Ponta Grossa dos Fidalgos (Lagoa Feia); **PR**-Lagoa da Praia (Ponto 1); **SO**-Canto do Sobrado (Lagoa Feia); **TG**-Tai Grande; **TP**-Tai Pequeno; **TV**-Valão Três Vendas; **UR**-Rio Ururaí (Lagoa de Cima).



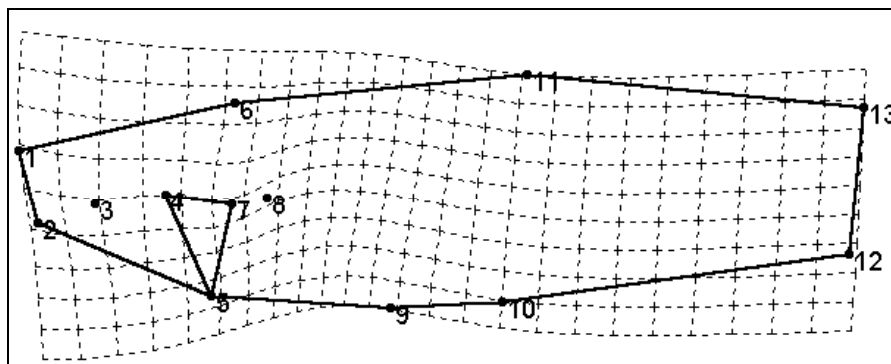
**Figura 11.** Diagrama de dispersão entre a segunda deformação relativa e o tamanho do centróide para cada amostra de machos de *P. vivipara*. **AB**-Barra da Lagoa do Açú; **AI**-Interior da Lagoa do Açú; **AP**-Ponte Maria da Rosa-Lagoa do Açú; **BF**-Barra do Furado; **BI**-Barra do Rio Itabapoana; **BJ**-Bom Jardim; **BU**-Buena; **CA**-Cacimba; **CM**-Campelo; **CT**-Cataia; **FF**- Fazenda Frecheira; **GB**-Barra da Lagoa de Grussai; **GI**-Interior da Lagoa de Grussai; **IB**-Barra da Lagoa de Iquipari; **II**-Inteior da Lagoa de Iquipari; **IM**-Imburi **LA**-Lagamar; **PD**-Lagoa da Praia (Ponto 2); **PG**-Ponta Grossa dos Fidalgos (Lagoa Feia); **PR**-Lagoa da Praia (Ponto 1); **SO**-Canto do Sobrado (Lagoa Feia); **TG**-Tai Grande; **TP**-Tai Pequeno; **TV**-Valão Três Vendas; **UR**-Rio Ururá (Lagoa de Cima).



A

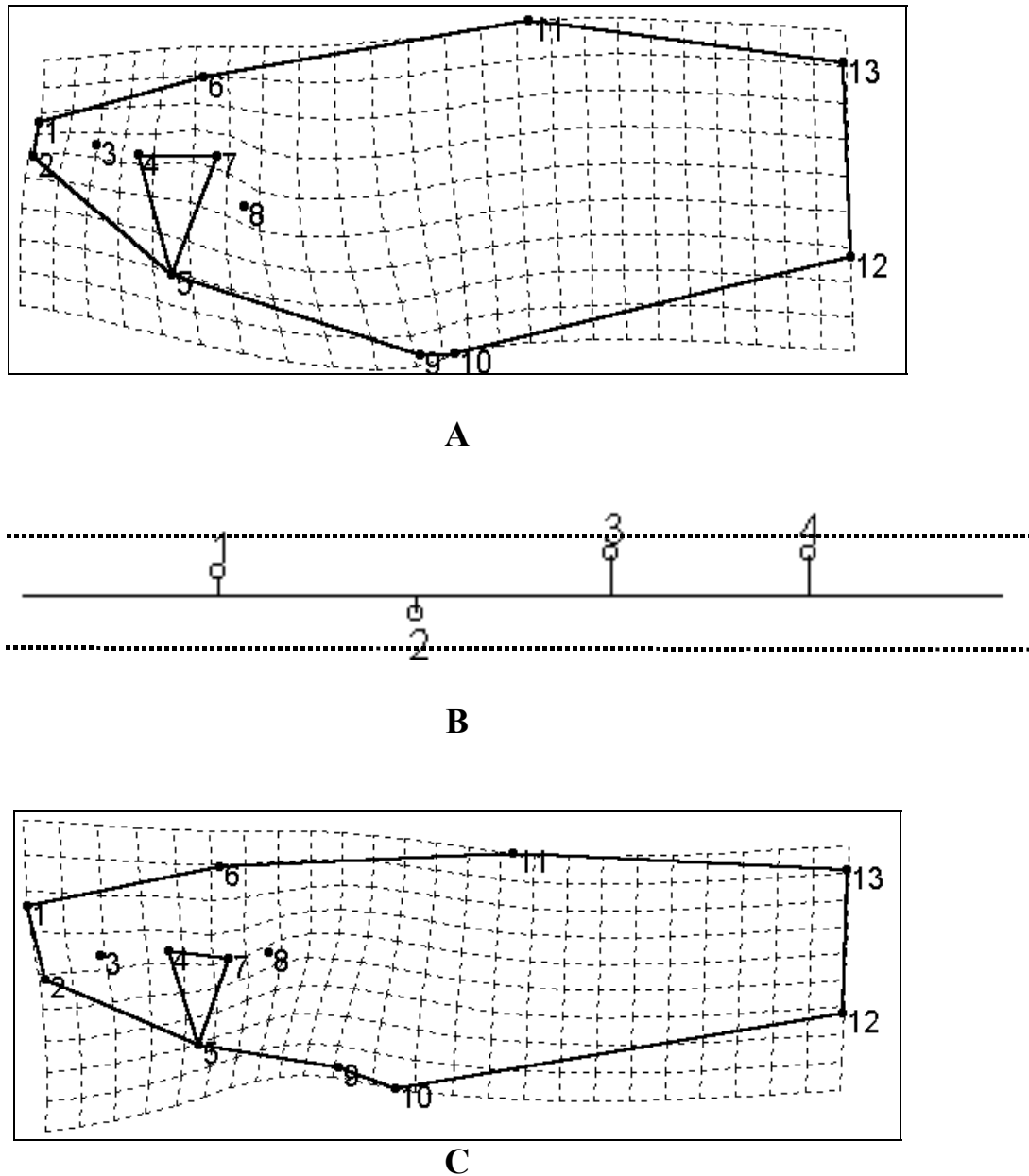


B



C

**Figura 12.** Variação na forma corporal associada ao primeiro vetor singular de forma para as amostras de fêmeas de *P. vivipara*. **A**-Variação na forma corporal para a direção positiva; **B** Diagrama mostrando as correlações entre o vetor singular das variáveis causais e as próprias variáveis. A linha horizontal média indica a correlação igual a 0. O comprimento das linhas verticais é proporcional à magnitude das correlações até os valores de 1 (linha horizontal superior tracejada) e -1 (linha horizontal inferior tracejada) (1-Leste; 2- Norte; 3- Tamanho do centróide; 4- Salinidade) **C**-Variação na forma corporal na direção negativa do primeiro vetor. As deformações foram ampliadas (exageradas) 3 vezes para melhorar a clareza das figuras.



**Figura 13.** Variação na forma corporal associada ao primeiro vetor singular de forma para as amostras de machos de *P. vivipara*. **A**-Variação na forma corporal para a direção positiva; **B**- Diagrama mostrando as correlações entre o vetor singular das variáveis causais e as próprias variáveis. A linha horizontal média indica a correlação igual a 0. O comprimento das linhas verticais é proporcional à magnitude das correlações até os valores de 1 (linha horizontal superior tracejada) e -1 (linha horizontal inferior tracejada) (1-Leste; 2- Norte; 3- Tamanho do centróide; 4- Salinidade). **C**-Variação na forma corporal na direção negativa do primeiro vetor. As deformações foram ampliadas (exageradas) 3 vezes para melhorar a clareza das figuras.



## Discussão

A espécie *P. vivipara* se distribui amplamente pelas lagoas, rios e canais localizados na planície Norte Fluminense e por causa desta distribuição possui uma complexa diversidade morfológica claramente influenciada por fatores ambientais. A utilização da morfometria geométrica como ferramenta para estudos dos processos de diferenciação morfológica entre populações e espécies mostra-se eficaz pelos resultados que oferece.

As características morfológicas são amplamente estudadas por variar entre e dentro das populações, especialmente em espécies de peixes, sendo afetadas por fatores genéticos e ambientais (Ruber & Adams 2001; Wuenschel *et al*, 2004, Gomes-Jr & Monteiro, *submetido*). O mosaico de diferenças ambientais observado nas lagoas localizadas no Norte Fluminense (Suzuki *et al*, 1998; 2002) formam um cenário propício para a diversificação da forma e tamanho corporal de *P. vivipara* (Neves & Monteiro 2003; Monteiro & Gomes-Jr 2005). A influência da salinidade na variação do tamanho corporal dentro da espécie *P. vivipara* verificada anteriormente (Gomes-Jr & Monteiro, *submetido*) foi confirmada com a amostragem mais ampla deste estudo. Isto é refletido nas diferenças de tamanho corporal entre populações que estão localizadas numa mesma lagoa em locais que diferem no grau de salinidade, como na barra e no interior das Lagoas do Açú, de Iquipari e de Grussai. O processo específico pelo qual o grau de salinidade altera os padrões de crescimento para gerar diferenças de tamanho entre indivíduos ainda não é bem conhecido, mas é provável que mais de um mecanismo sejam responsáveis pelo processo, como redução na taxa metabólica basal, aumento da taxa de alimentação, aumento na conversão de alimentos e otimização da osmorregulação em salinidades ótimas (Boeuf & Payan, 2001).

Um padrão interessante que emerge da comparação entre resultados obtidos para machos e fêmeas é que as fêmeas apresentam, além de maiores médias de tamanho, maiores variâncias intrapopulacionais que os machos, como salientado pelas Figuras 3 e 4. Uma possível explicação para este dimorfismo na variação é que o tamanho corporal pode influenciar diferencialmente as características reprodutivas nos dois sexos. Em populações de *P. vivipara* as fêmeas que possuem os maiores tamanhos corporais possuem uma fecundidade maior (Gomes-J & Monteiro, *submetido*),

sendo mais vantajoso (dependendo do ambiente) o investimento em crescimento somático maximizando seu valor adaptativo, como observado em outras espécies de poecilídeos (Reznick 1983, Cheong *et al* 1984). Por outro lado, valores menores de média e variação no tamanho corporal dentro e entre as populações de machos pode ser causada pela pressão seletiva de predadores sobre os machos, por serem mais conspícuos (Endler 1995; Johansson *et al.*, 2004), ou por um processo de seleção sexual para acasalamentos oportunistas (Bisazza & Pilastro, 1997; Pilastro *et al.*, 1997). É possível também que a maior mobilidade dos machos, mostrada em estudos genéticos com outros poecilídeos (Becher & Magurran 2000), tenha alguma contribuição também para a diminuição das diferenças entre médias de diferentes locais, principalmente com relação a locais que se encontram dentro da mesma lagoa ou que apresentam alguma ligação mesmo que temporária. Estudos genéticos são importantes para verificar a existência de fluxo gênico entre os diferentes locais.

A variação da forma do corpo em peixes tem sido amplamente estudada para elucidar como o ambiente pode influenciar a forma corporal destes animais e como sua morfologia se modifica para ocupar vários nichos ecológicos distintos dentro de um ambiente (Kassam *et al*, 2003a; 2003b; 2004a; 2004b). Entre as principais diferenças de forma encontradas entre populações de uma mesma espécie e entre espécies de peixes diferentes estão aquelas localizadas na região da boca e da nadadeira peitoral por serem fortemente influenciadas por fatores de condições ambientais (Kassam *et al*, 2003a; 2003b; 2004a; 2004b; Neves & Monteiro 2003).

Os principais eixos de variação e as associações encontradas com possíveis fatores causais no presente conjunto de dados sugerem que grande parte da variação morfológica entre as populações de *P. vivipara* decorre de diferenças alométricas causadas diretamente por diferenças de tamanho corporal entre as populações. Estas por sua vez, parecem ser diretamente correlacionadas com a salinidade do ambiente, a qual ocorre segundo um gradiente ambiental linear na planície, diminuindo de sudeste para noroeste (Gomes-Jr & Monteiro, *submetido*). A variação alométrica parece explicar aproximadamente 40% da variação de forma entre populações tanto em machos quanto em fêmeas, o que seria suficiente para explicar uma parte da

estrutura de variação morfológica sem a necessidade de invocar um processo adaptativo sobre a forma (Taylor & Siegel, 1995).

Por estarem associadas a diferenças de tamanho, as diferenças de forma na região da boca encontradas entre as populações de *P. vivipara* podem estar relacionadas com diferenças no modo de forrageio de indivíduos com tamanhos diferentes. Indivíduos que possuem bocas relativamente localizadas mais ventralmente, alimentam-se geralmente no substrato ou de material em suspensão enquanto que indivíduos que possuem a boca voltada para cima alimentam-se mais na superfície (Robinson & Wilson, 1995; Svanbäck & Eklöv 2002). No presente estudo, as populações com médias de tamanho menores apresentavam em conjunto uma forma média em que o ângulo de abertura da boca é mais voltado para a frente, ao passo que populações com maiores médias de tamanho apresentavam em média um ângulo de abertura bucal mais voltado para cima, seguindo o mesmo padrão já observado em menor escala espacial por Neves & Monteiro (2003).

Diferenças na forma corporal e em posições relativas de nadadeiras podem estar relacionadas com a eficiência da locomoção durante a prática de forrageio e comportamento anti-predador, em diferentes ambientes (Walker 1997; Boily & Magnan 2002; Langerhans *et al.*, 2003; Langerhans *et al.* 2004). O corpo com aspecto fusiforme facilita a natação por longos períodos em maior velocidade e o forrageio em águas abertas, enquanto o corpo relativamente mais alto aumenta a aceleração e a manobrabilidade, que podem ser importantes em ambientes estruturalmente mais complexos como recifes ou com grande quantidade de plantas aquáticas (Webb 1984; Taylor & McPhail 1985; Swain & Holtby 1989; Robinson & Wilson 1996). A presença ou ausência de predadores também pode ser um fator de seleção importante para a forma do corpo, independente da complexidade estrutural do ambiente (Langerhans *et al.*, 2004). Um estudo anterior (Neves & Monteiro 2003) envolvendo também variação na forma corporal em populações da *P. vivipara* localizadas nas Lagoas de Iquipari e de Grussaí, mostrou que as populações localizadas nas barras das duas lagoas possuíam a forma corporal mais fusiforme que as populações localizadas no interior destas lagoas. No estudo atual, abrangendo um número maior de populações, há uma clara tendência alométrica de animais maiores (tanto machos quanto fêmeas) apresentarem um corpo relativamente mais alto que os animais menores (como fica evidente nas

Figuras 11 e 12). O comprimento relativo do pedúnculo caudal (representado pelo quadrilátero entre os marcos 10, 11, 12 e 13) é maior nos animais menores, o que certamente deve acarretar conseqüências funcionais para a velocidade de aceleração durante o escape de predadores, pois o comportamento de escape estereotipado em peixes, chamado de *C-start* depende da aceleração gerada primariamente da região do pedúnculo caudal (Langerhans *et al.*, 2004). É possível que os indivíduos de *P. vivipara* de diferentes tamanhos estejam sujeitos a diferentes tipos de predadores, de modo que haja uma seleção para diferentes eficiências locomotoras em animais de diferentes tamanhos. Um conhecimento mais aprofundado sobre a comunidade de peixes nas lagoas, principalmente com relação à fauna de predadores de *P. vivipara* poderia revelar alguns padrões de diferenciação de forma não percebidos no presente estudo.

A associação entre a salinidade e o tamanho corporal influenciando a forma corporal nas populações de *P. vivipara* é um componente importante da estrutura de variação de forma entre as populações na planície Norte Fluminense. No entanto, não deve ser o único fator causal neste sistema, visto que mesmo eliminando estatisticamente os efeitos alométricos a partir da MANCOVA, as populações ainda podem ser diferenciadas com relação à forma. As trajetórias alométricas não são as mesmas nas diferentes populações. Este padrão poderia ser decorrente das diferenças de tamanho entre populações e de uma não-linearidade da relação forma-tamanho. Assim, populações em diferentes posições de uma mesma curva, resultariam em inclinações diferentes. No entanto, as populações que aparecem com extremos de inclinação apresentam tamanhos médios intermediários, o que sugere que existam diferenças biológicas significativas entre as populações com relação a padrões alométricos de crescimento. Deve-se salientar que apesar das amostras contemplarem apenas indivíduos sexualmente maduros, o crescimento nestes animais é contínuo. Por outro lado, a maior alometria encontrada nas fêmeas pode ser decorrente da maior variação intra e interpopulacional de tamanho.

Embora as populações de poecilídeos possuam alta capacidade de adaptação às condições ambientais e, por suas características reprodutivas evoluírem rapidamente em resposta a uma pressão ambiental (Reznick *et al.*, 1997) a falta de um isolamento reprodutivo pode prejudicar a diferenciação

entre elas (Magurran 1998). Apesar do sistema lagunar onde estas populações estão inseridas possuir pouco tempo de formação, as populações de *P. vivipara* localizadas nestas lagoas possuem uma grande diferenciação morfológica, sugerindo que a divergência observada entre populações é maior do que se poderia esperar caso estas estivessem sujeitas apenas a processos evolutivos neutros (deriva genética). Um teste utilizando taxas de divergência realizado anteriormente indicou que a diferenciação morfológica entre populações de *P. vivipara* foi resultado de um processo de seleção direcional (Monteiro & Gomes-Jr, 2005), o que tem sido confirmado ainda por estudos experimentais em ambientes homogêneos, ressaltando diferenças genéticas entre populações (Araújo & Monteiro, dados não publicados). A conectividade entre o sistema lagunar até recentes anos atrás pode ter colaborado para a existência de um fluxo gênico entre as populações de *P. vivipara* desta região. Estudos genéticos envolvendo estas populações e os experimentos com diferentes populações em ambiente homogêneo poderão elucidar algumas respostas sobre fluxo gênico e o comportamento evolutivo de cada população e assim, contribuir para maior compreensão da diferenciação morfológica entre as populações de *P. vivipara*.

## Conclusões

- 1- As populações da espécie *P. vivipara* diferem em tamanho corporal tanto dentro, como entre lagoas e canais localizadas na planície quaternária do Norte Fluminense.
- 2- O tamanho corporal de machos e fêmeas é positivamente correlacionado com a salinidade do ambiente onde vivem.
- 3- As fêmeas apresentam maior média e variação intra e interpopulacional no tamanho corporal do que os machos.
- 4- A variação de forma entre as populações de *P. vivipara* segue os mesmos padrões para machos e fêmeas e localiza-se principalmente na região anterior do corpo. A redução da dimensão do espaço de forma original pelas variáveis canônicas não é suficiente para mostrar a complexidade do sistema.
- 5- As relações alométricas entre tamanho e forma não são constantes entre populações, e existem diferenças significativas de forma independentes do tamanho. O padrão de variação alométrica é mais forte nas fêmeas do que nos machos.
- 6- A salinidade e o tamanho corporal são as duas variáveis que mais covariam com a forma corporal, consistindo nos principais fatores causais para variação de forma entre as populações na planície Norte Fluminense.

## Bibliografia

- Basolo A. L. Variation between and within the sexes in body size preferences. **Animal Behaviour** v. 68: p. 75-82. 2004.
- Basolo A L; Wagner, W. F. Covariation between predation risk, body size and fin elaboration in the green swordtail, *Xiphophorus helleri*. **Biological Journal of the Linnean Society** v. 83 p. 87-100. 2004.
- Becher, S. A.; Magurran, A. E. Gene flow in Trinidadian guppies. **Journal of Fish Biology** v.56 p 241-249. 2000.
- Bisazza, A.; Pilastro, A. Small male mating advantage and reversed size dimorphism in poeciliid fishes. **Journal of Fish Biology** v. 50, p. 397-406. 1997.
- Bizerril, C. R. S. F. Primo, P. B. S. **Peixes de águas interiores do Estado do Rio de Janeiro. FEMAR-SEMADS**, Rio de Janeiro, 2001.
- Bookstein, F. L. **Morphometric Tools for Landmark Data. Geometry and Biology**. New York; Cambridge University Press, 1991.
- Boily, P. Magnan, P. Relationship between individual variation in morphological characters and swimming costs in brook charr (*Salvelinus fontinalis*) and yellow perch (*Perca flavescens*). **The Journal of Experimental Biology** v.205, p.1031-1036. 2002.
- Bouef, G. Payan, P. How should salinity influence fish growth? **Comparative Biochemistry and Physiology Part C** v.130, p 411-423. 2001.
- Bourke, P.; Magnan, P. Rodríguez, M. A. Individual variation in habitat use and morphology in brook charr. **Journal of Fish Biology** v. 51 p. 783-794. 1997
- Brodie, III, E. D.; Moore, A. J.; Janzen F. J. Visualizing and quantifying the natural selection. **Trends in Ecology and Evolution** v10 p. 313–318. 1995.
- Carvalho, G. R. Evolutionary aspects of fish distribution: genetic variability and adaptation. **Journal of Fish Biology** v. 43 (supplement A), p. 53-73. 1993.
- Cheong, R. T.; Henrich, S. Farr, J. A Travis, J. Variation in fecundity and its relationship to body size in a population of the Least killfish, *Heterandria formosa* (Pisces: Poeciliidae). **Copeia** 720-726. 1984.
- Clegg, S. M.; Degnan, S. M., Maritz, C.; Estoup, A.; Kikkawa, J.; Owens, I. P. F. Microevolution in island forms: the roles of drift and directional selection in

- morphological divergence of a passerine bird. **Evolution** v. 56 p. 2090-2099. 2002.
- Duston, J. Astatkie, T., Maclsaac, P. F. Effect of body size on growth and food conversion of juvenile striped bass reared at 16–28 °C in freshwater and seawater. **Aquaculture** v. 234 p. 589-600. 2004
- Endler, J. A.. **Natural selection in the wild**. Princeton University Press, New Jersey. 1986.
- Endler, J. A. Multiple-trait coevolution and environmental gradients in guppies. **Trends in Ecology and Evolution** v. 10, p. 22-29. 1995
- Fermon, Y. Cibert, C. Ecomorphological individual variation in a population of *Haplochromis nyererei* from the Tanzanian part of Lake Victoria. **Journal of Fish Biology** v. 53 p. 66-83. 1998.
- Ghalambor, C. K.; Walker, J. A.; Reznick, D. N. Multi-trait selection, adaptation, and constraints on the evolution of burst swimming performance. **Integrative and Comparative Biology** v. 43 p. 431-438. 2003.
- Ghalambor, C. K., Reznick, D. N., Walker J. A.. Constraints on adaptive evolution: The functional trade-off between reproduction and fast start swimming performance in the Trinidadian guppy (*Poecilia reticulata*). **American Naturalist** v. 164 p. 38-50.2004.
- Gomes-Jr, J. L., Monteiro, L. R. Evolutionary parameters relating body size and fecundity in populations of *Poecilia vivipara* in coastal lagoons of south-eastern Brazil. **Ecology of Freshwater Fish. Submetido**.
- Hendry, A P., Taylor, E. B. How much the variation in adaptive divergence can be explained by gene flow. An evaluation using lake-stream stickleback pairs. **Evolution** v.58 p 2319-2331. 2004
- Johansson, J.; Turesson, H.; Persson, A. Active selection for large guppies, *Poecilia reticulata*, by the pike cichlid, *Crenicichla saxatilis*. **Oikos** v. 105, p. 595-605. 2004.
- Johnson, J. B. Hierarchical organization of genetic variation in the Costa Rica livebearing fish *Brachyrhaphis rhabdophora* (Poeciliidae). **Biological Journal of the Linnean Society** v. 72 p. 519-527. 2001.
- Kassan, D.D.; Adams, D. C. Ambali, A. J. D. Yamaoka, K. Body shape variation in relation to resource partitioning within cichlid trophic guilds coexisting along the rocky shore of Lake Malawi. **Animal Biology** v. 53, p. 59-70. 2003a.



- Kassan, D.D.; Adams, D. C. Hori, M. J. D. Yamaoka, K. Morphometric analysis on ecomorphologically equivalent cichlid species from Lakes Malawi and Tanganyika. **Journal of Zoology** v. 260, p. 153-157. 2003b.
- Kassan, D.D.; Adams, D. C. J. D. Yamaoka, K. Functional significance of variation in trophic morphology within feeding microhabitat-differentiated cichlid species in Lake Malawi. **Animal Biology** v 54, p 77-90. 2004a.
- Kassan, D.D.; Mizoiri, S.; Yamaoka, K Interspecific variation of body shape and sexual dimorphism in three coexisting species of the genus *Petrotilapia* (Teleostei, Cichidae) from Lake Malawi. **Ichthyological Research** v 51, p. 195-201. 2004b.
- Klingenberg, C. P.; Barluenga, M. Meyer, A. Body shape variation in cichlid fishes of the *Amphilophus citrinellus* species complex. **Biological Journal of the Linnean Society** v. 80 p. 397-408. 2003.
- Lande, R.; Arnold, S. J. The measurement of selection on correlated characters. **Evolution** v.37 p. 1210–1226. 1983.
- Langerhans, R. B. Layman, C. A; Langerhans, A. K.; DeWitt, T. J. Habitat-associated morphological divergence in two Neotropical fish species. **Biological Journal of the Linnean Society** v. 80, p. 689-698. 2003.
- Langerhans, R. B. Layman, C. A; Shokrollahi, A M. DeWitt, T. J. Predator-driven phenotypic diversification in *Gambusia affinis*. **Evolution** v. 58, p. 2305-2318. 2004
- Magurran, A. E. Population differentiation without speciation. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences** v. 353, p. 275-286. 1998
- Martin, L.; Suguio, K.; Dominguez J. M. L; Flexor, J. M.. **Geologia do quaternário costeiro do litoral Norte do Rio de Janeiro e do Espírito Santo**. CPRM, Belo Horizonte. 1997.
- Monteiro, L. R. Multivariate regression models and geometric morphometrics: the search for casual factors in the analysis of the shape. **Systematic Biology**, v.48, p. 192-199. 1999
- Monteiro, L. R.; Reis, S. F. **Princípios de Morfometria Geométrica**. Ribeirão Preto; Holos Editora, 1999.
- Monteiro, L. R.; Duarte L. C.; Reis, S. F. Environmental correlates of geographical variation in skull and mandible shape of the punaré rat

- Thrichomys apereoides* (Rodentia: Echimyidae). **Journal of Zoology** v. 261, p. 47-57. 2003.
- Monteiro, L. R.; Guillermo, L. H.; Rivera, L. A. Shape spaces metrics and linear model for evolutionary rates. In Mondaini, R. (Org.) **Proceedings of the Second Brazilian Symposium on Mathematical and Computational Biology**. Rio de Janeiro, v. 1, p. 179-207. 2003b.
- Monteiro, L. M.; Gomes-Jr, J. L. Morphological divergence rates for natural selection: uncertainty of parameter estimation and robustness of results. **Genetics and Molecular Biology** v. 28, p. 345-355. 2005.
- Neves, F. M.; Monteiro, L.R. Body shape and size divergence among populations of *Poecilia vivipara* in coastal lagoons of Southeastern Brazil. **Journal of Fish Biology** v 63, p. 928-941. 2003
- Pakkasmaa, S.; Piironen, J. Morphological differentiation among local trout (*Salmo trutta*) populations. **Biological Journal of the Linnean Society** v. 72, p. 231-239. 2001.
- Patton, J. L. Brylski, P. V. Pocket gophers in alfalfa fields : causes and consequences of habitat-related body size variation. **American Naturalist** v.130 p. 493-506. 1987.
- Pilastro, A.; Giacomello, E.; Bisazza, A. Sexual selection for small size in male mosquitofish *Gambusia holbrooki*. **Proceedings of the Royal Society of London B** v. 264, p. 1125-1129. 1997.
- Primo, P. B. S., Bizerril, C. R. S. F.; Soffiati, A **Lagoas do Norte Fluminense-Perfil Ambiental**. Rio de Janeiro: SEMADS 2002.
- Reis, S. F.; Duarte, L. C.; Monteiro, L. R.; Von Zuben, F. J. Geographic variation in cranial morphology in *Thrichomys apereoides* (Rodentia: Echimyidae). I. Geometric descriptions and patterns of variation in shape. **Journal of Mammology** v 83 p. 333-344. 2002a.
- Reis, S. F.; Duarte, L. C.; Monteiro, L. R.; Von Zuben, F. J. Geographic variation in cranial morphology in *Thrichomys apereoides* (Rodentia: Echimyidae). II. Geographic units, morphological discontinuities, and sampling gaps. **Journal of Mammology** v 83 p. 345-353. 2002b.
- Reznick D. The structure of guppy life histories tradeoff between growth and reproduction. **Ecology** v. 64, p. 862-973. 1983.
- Reznick, D. N. Bryga, H. Endler, J. A. Experimentally induced life-history evolution in a natural population. **Nature** v. 346, p. 357-359. 1990.

- Reznick, D. N.; Shaw, F. H.; Rodd, F. H.; Shaw, R. G. Evaluation of the rate of evolution in natural populations of guppies (*Poecilia reticulata*). **Science** v 275, p. 1934-1937. 1997.
- Robinson, B. W.; Wilson, D. S. Experimentally induced morphological diversity in trinidadian guppies. **Copeia**.p. 294-305. 1995.
- Robinson, B. W.; Wilson, D. S. Genetic variation and phenotypic plasticity in a trophically polymorphic population of pumpkinseed sunfish (*Lepomis gibbosus*). **Evolutionary Ecology** v. 10, p. 631-652. 1996.
- Rohlf, F. J. **TPSDig. Versão 1.17**. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook. 1998.
- Rohlf, F. J. Morphometric spaces, shape components and the effect of linear transformations. In Marcus, L., Corti M., Loy A., Naylor G., Slice D. E. (eds.). **Advances in Morphometrics**. New York: NATO ASI Series A: Life Sciences, vol. 284. Plenum Publishing Corp., 1996. p. 117-130.
- Rohlf F. J.; Bookstein, F. L. Computing the Uniform Component of Shape Variation. **Systematic Biology** v. 52 p. 66–69. 2003.
- Rohlf, F. J.; Slice D. E. Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. **Systematic Biology** v.11 p. 1-16. 1990.
- Rohlf, F. J.; Corti, M. Use of two-block partial least squares to study covariation in shape. **Systematic Biology** v. 49 p. 740-753. 2000
- Rüber, L.; Adams, D. C. Evolutionary convergence of body shape and trophic morphology in cichlids from Lake Tanganyika. **Journal of Evolutionary Biology** v 14 p. 325-332. 2001
- Soffiati, A. Aspectos históricos das lagoas do Norte do Estado do Rio de Janeiro. In Esteves, F. A. (ed). **Ecologia das Lagoas Costeiras do Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba e do Município de Macaé, RJ**. Rio de Janeiro: NUPEM-UFRJ. 1998. p. 1-35.
- Stearns, S. C. Life history evolution: successes, limitations, and prospects. **Naturwissenschaften** 87: 476-486, 2000.
- Stearns, S. C., Hoekstra, R. F. **Evolution: an introduction**. New York, Oxford University Press, 2000.
- Strauss, R. E. Developmental variability and heterochronic evolution in poeciliid fishes (Ciprinodontiformes). Mayden, R. L. (ed.) In Systematics historical Ecology, and North American Freshwater Fishes. Palo Alto Stanford University Press, p.492-514. 1992

- Suzuki, M. S.; Ovalle, A. R. C.; Pereira, E. A. Effects of sand bar openings on some limnological variables in a hypertrophic tropical coastal lagoon of Brazil. **Hydrobiologia** v. 368, p. 111-122. 1998.
- Suzuki, M. S.; Figueiredo, R. O.; Castro, S. C.; Silva, C. F.; Pereira, E. A.; Silva, J. A.; Aragon, G. T.. Sand bar opening in a coastal lagoon (Iquipari) in the northern region of Rio de Janeiro State: hydrological and hydrochemical changes. **Brazilian Journal of Biology** v 62: p. 51–62. 2002.
- Svanbäck, R.; Eklöv P. Effects of habitat and food resource on morphology and ontogenetic growth trajectories in perch. **Oecologia** v. 131 p. 61-70. 2002.
- Svanbäck, R.; Eklöv P. Morphology dependent foraging efficiency in perch: a trade-off for ecological specialization? **Oikos** v. 102 p. 273-284. 2003.
- Svanbäck, R.; Eklöv P. Morphology in perch affects habitat specific feeding efficiency. **Functional Ecology** v. 18 p. 503-510. 2004.
- Swain, D. P.; Holtby, L. B. Differences in morphology and behaviour between juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) rearing in a lake or in its tributary stream. **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences** v. 46, p. 1406-1414. 1989.
- Taylor, E. B.; McPhail, J. D. Variation in body morphology among British Columbia populations of coho salmon, *Oncorhynchus kisutch*. **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences** v. 42, p. 2020-2028. 1985.
- Taylor, A. B.; Siegel, M. I. Modeling differences in biological shape in two species of *Peromyscus*. **Journal of Mammalogy**, v. 76, n. 3, p. 828-842, 1995.
- Walker, J. A. Ecological morphology of lacustrine threespine stickleback *Gasterosteus aculeatus* L. (Gasterosteidae) body shape. **Biological Journal of the Linnean Society** v. 61, p. 3-50. 1997.
- Walker J. A. Principal components of body shape variation within an endemic radiation of threespine stickleback. In Marcus, L., Corti M., Loy A., Naylor G., Slice D. E. (eds.). **Advances in Morphometrics**. New York: NATO ASI Series A: Life Sciences, vol. 284. Plenum Publishing Corp., 2001. p. 117-130.
- Webb, P. W. Body form, locomotion and foraging in aquatic vertebrates. **American Zoologist** v. 24, p. 107-120. 1984.

Wuenschel, M.J., Werner, R.G., Hoss, D. E. Effect of body size, temperature, and salinity on the routine metabolism of larval and juvenile spotted seatrout. **Journal of Fish Biology** v. 64, p 1088-1102. 2004.