



ECOLOGIA COMPORTAMENTAL EVOLUTIVA APLICADA A PEIXES DE RIACHO

Tiago Henrique da Silva Pires^{1} & Jansen Zuanon¹*

¹Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Laboratório de Ecologia Comportamental e Evolução, Cx. Postal 2223, CEP 69080-971, Manaus, AM, Brasil.

E-mails: thspires@gmail.com (*autor correspondente); jzuanon3@gmail.com

Resumo: Observações diretas em campo constituem uma importante fonte de informações sobre a história natural e o comportamento de peixes de riacho. Contudo, tais observações diretas podem ser insuficientes para permitir conclusões robustas sobre as causas dos fenômenos biológicos envolvidos, já que dados observacionais frequentemente falham em demonstrar de forma contundente relações de causa e efeito. Neste estudo nós trazemos conceitos necessários para a formulação de hipóteses a partir de uma versão derivada da História Natural e da Etologia, a Ecologia Comportamental Evolutiva. Essa perspectiva permite análises do contexto evolutivo e do valor adaptativo dos padrões comportamentais observados, e serve de base para novas hipóteses que podem ser aplicadas a muitos grupos de organismos. Observações e experimentos envolvendo peixes de riacho originaram e deram subsídio a muitas teorias sobre a evolução de comportamentos e de características morfológicas peculiares que são amplamente debatidas pela comunidade científica. Após apresentar os conceitos chaves, nós trazemos alguns exemplos de programas de pesquisas com peixes que culminaram na formulação de importantes teorias, onde cientistas aproveitaram as oportunidades que os peixes de riacho oferecem e conduziram observações, amostragens e experimentos controlados em campo e laboratório. Descrevemos nosso programa de pesquisas, que tem uma espécie amazônica de peixe de riacho (*Crenuchus spilurus*) como organismo modelo. Ao final, advogamos pela pluralidade de métodos e análises no estudo da Ecologia Comportamental Evolutiva de peixes de riacho.

Palavras-chave: adaptação; equilíbrio custo-benefício; evolução; seleção natural; seleção sexual.

BEHAVIORAL EVOLUTIONARY ECOLOGY - WITH APPLICATIONS TO FRESHWATER STREAM FISH: Direct field observation constitutes an important source of information on life history and behavior of stream fish. Unfortunately, information gathered from direct field observations are often limited and thus may fail to provide robust testing for the causation of biological phenomena. Here, we bring concepts that form the theoretical foundation necessary for raising hypotheses in Evolutionary Behavioral Ecology, a study area directly derived from natural history and ethology that directly incorporates evolutionary processes and the adaptative value of behavioral patterns observed. This perspective allows the analysis of the evolutionary context and the adaptive value of observed behavioral patterns, and serves as the basis for new hypotheses that can be applied to many groups of organisms. Using this framework, field observations and experiments encompassing freshwater stream fish have subsidized many theories on the evolution of behavioral and morphological traits that are widespread debated by scientific community. After presenting the main key concepts, we bring some examples of research programs with freshwater fish that culminated in the formulation of important theories and where scientists took advantage of the opportunities provided by stream fish to conduct observations, samplings and controlled experiments both in the field and in captivity. We also describe our own research program, which uses an Amazonian

freshwater stream fish (*Crenuchus spilurus*) as a model organism. By doing so, we advocate for the use of several methods and analyses for the study of Evolutionary Behavioral Ecology of freshwater stream fish.

Keywords: adaptation; evolution; life history trade off; natural selection; sexual selection.

INTRODUÇÃO

O que é Ecologia Comportamental Evolutiva?

“Pode-se sentar por horas à frente de um aquário e observá-lo como se faz com as chamas de uma fogueira a céu aberto ou observando água corrente. Todo o pensamento consciente é alegremente perdido neste estado de vacância aparente, e ainda assim, nestas horas de ociosidade, aprende-se verdades essenciais sobre o macrocosmo e o microcosmo. Se eu pudesse jogar em um lado de uma balança tudo o que aprendi com os livros da biblioteca, e em outro lado, tudo que obtive dos ‘livros dentro dos riachos correntes’, certamente a balança penderia para este último” (Konrad Lorenz 2002; originalmente publicado em 1949).

O excerto acima demonstra o quanto os estudos em riachos contribuíram com os fundamentos da Etologia, o estudo do comportamento animal. Lorenz não apenas salienta que observações de riachos e aquários podem ser uma fonte de conhecimento, mas que são atividades agradáveis, algo que nós certamente estamos de pleno acordo. Contudo, quem já se sentou à frente de um aquário ou mergulhou para observar o comportamento de algum tipo de organismo, quase sempre se pergunta: “o que eu estou observando é comum e esperado, ou é algo inusitado?”. Esta não é uma pergunta simples de ser respondida e tipicamente demanda conhecimento teórico. A Ecologia Comportamental Evolutiva é um ramo do conhecimento derivado da História Natural e da Etologia, e se apresenta como um caminho conceitualmente robusto entre as observações de fenômenos naturais e os testes de hipóteses.

De forma bastante geral, o intuito da Ecologia Comportamental Evolutiva é entender quais são os potenciais benefícios que animais adquirem ao apresentarem seus repertórios comportamentais. Alguns autores, assim como nós no presente texto, optam por incluir também quaisquer características fenotípicas,

não apenas as comportamentais. Acreditamos que isso seja particularmente útil para leitores em início de carreira, já que os processos evolutivos que produzem características fenotípicas são os mesmos, independentemente de serem comportamentais ou não. A Ecologia Comportamental Evolutiva parte do princípio de que a grande maioria das características observadas existe porque elas concedem aos indivíduos maiores chances de sobreviver e reproduzir, o que finalmente resulta na propagação dos genes que eles carregam. Contudo, apresentar certas características fenotípicas tipicamente incorre em arcar com custos associados. Por exemplo, embora exibir movimentos e cores chamativas possa ser vantajoso na atração de parceiros reprodutivos, tal comportamento também pode atrair a atenção de predadores. Dessa forma, é esperado que a seleção natural tenha moldado os indivíduos por meio de um balanço entre os custos de mortalidade e os benefícios reprodutivos de exibir características conspícuas. Além disso, muitas características fenotípicas podem ser limitadas por fatores intrínsecos aos indivíduos, como a baixa reserva energética, ou por fatores populacionais, por exemplo quando o acesso a recursos é limitado por outros indivíduos.

O foco nos custos e benefícios é necessário para se entender como levantar hipóteses em Ecologia Comportamental Evolutiva de peixes de riacho. Tais hipóteses poderão ser testadas por meio de observações e experimentos, mas é preciso primeiro contextualizar o campo de conhecimento em termos de seus conceitos centrais.

Conceitos centrais

Adaptação é um conceito central na Ecologia Comportamental Evolutiva. A palavra transmite a ideia de modificação ao longo do tempo; contudo, ela abarca vários significados na linguagem coloquial, e mesmo dentro da Biologia o termo pode ser utilizado para descrever uma grande

diversidade de fenômenos. Por exemplo, na Fisiologia, adaptação pode descrever um ajuste fisiológico em resposta a um determinado estímulo, e o termo pode ser usado como sinônimo de habituação, atenuação, acomodação, aclimatação ou até mesmo plasticidade fenotípica. Em Biologia Evolutiva (incluindo os estudos de ecologia e comportamento), adaptação se refere à atuação da seleção natural em produzir ou manter características nos organismos (Fox & Westneat 2010).

Vamos considerar o exemplo de uma população de peixes que possua variação no tamanho da nadadeira caudal. Isto é, alguns indivíduos possuem nadadeiras mais longas do que outros. Por simplicidade, vamos considerar apenas duas variantes, indivíduos podem possuir nadadeiras caudais curtas ou longas. Vamos considerar também que nadadeiras maiores proporcionam melhor desempenho de natação em ambientes com maior correnteza. Por seleção natural, indivíduos neste tipo de ambiente que possuam nadadeiras longas terão menor gasto energético com a natação, o que irá permitir que eles usem uma parcela maior de energia para deixar mais descendentes, em média, do que peixes que possuem nadadeiras mais curtas (e que terão maior gasto energético com a natação). Neste exemplo simples, a característica “nadadeira” pode assumir as condições “longa” ou “curta”, e o ambiente favorecerá, por meio de um balanço energético mais eficiente e maior sucesso reprodutivo, aqueles com nadadeira “longa”. Se a característica é herdada, indivíduos com nadadeiras longas passam a perfazer uma proporção cada vez maior da população a cada geração subsequente (Figura 1).

Note que, para a Ecologia Comportamental Evolutiva, o mesmo processo pode ser evocado ao trocar a característica morfológica (nadadeira) por determinado comportamento. Por exemplo, considere uma população inicial que possua variação no comportamento aversivo a uma substância química (e.g. cheiro) emitida por um predador de emboscada. Os indivíduos que são aversos a tal substância irão detectar de forma antecipada a presença do predador no ambiente e fugir, enquanto que os indivíduos que falham em reagir à pista química serão mais frequentemente predados. Por conta da maior probabilidade de

mortalidade, esses últimos indivíduos irão deixar uma menor quantidade de descendentes ao longo do tempo, fazendo com que se tornem cada vez mais raros na população.

Se pudéssemos observar a população ao longo do tempo, iríamos notar a modificação em frequência dos valores da característica ao longo do tempo. Isto é, estaríamos observando a evolução. Para o ambiente de forte corrente de água, a variante que possui maior sucesso reprodutivo (peixes com nadadeiras longas) pode ser chamada de adaptativa, e a população, após esse processo, pode ser dita como tendo se adaptado às condições ambientais (via processo de adaptação), e a característica que evoluiu por meio de seleção é considerada uma adaptação (como um resultado).

Embora adaptação evoque modificação ao longo do tempo direcionada pelo ambiente, pesquisadores raramente conseguem testemunhar o processo completo de modificação, em função do tempo necessário para que isso ocorra. Portanto, diferentes áreas da Biologia restringem o conceito de adaptação, dando ênfase a uma parte do processo de evolução por seleção natural. Em Ecologia Comportamental, o foco é dado à variante que é favorecida por seleção natural no ambiente presente. Isso requer o uso de uma definição de adaptação que enfatiza a utilidade contemporânea dos comportamentos (ou outras características) observados. Por exemplo, Reeve & Sherman (1993) definem adaptação como “variação fenotípica que resulta em maior aptidão (i.e. *fitness*) entre variantes específicas em um dado ambiente”. Logicamente que, como qualquer aplicação de conceito, há limitações desta e de outras definições de adaptação (Reeve & Sherman 1993).

A seleção natural age na probabilidade de que um indivíduo possa sobreviver, reproduzir e transmitir seus alelos para gerações futuras no ambiente que ocupa. A aptidão (*fitness*) se refere a essa tal “probabilidade”, isto é, se refere à capacidade de deixar descendentes para as gerações futuras. Características que conferem maior aptidão são aquelas que trazem algum benefício ao possuidor, o que pode ocorrer, por exemplo, em termos de menor chance de mortalidade, maior eficiência em gasto energético, melhores condições de obter recursos, capacidade

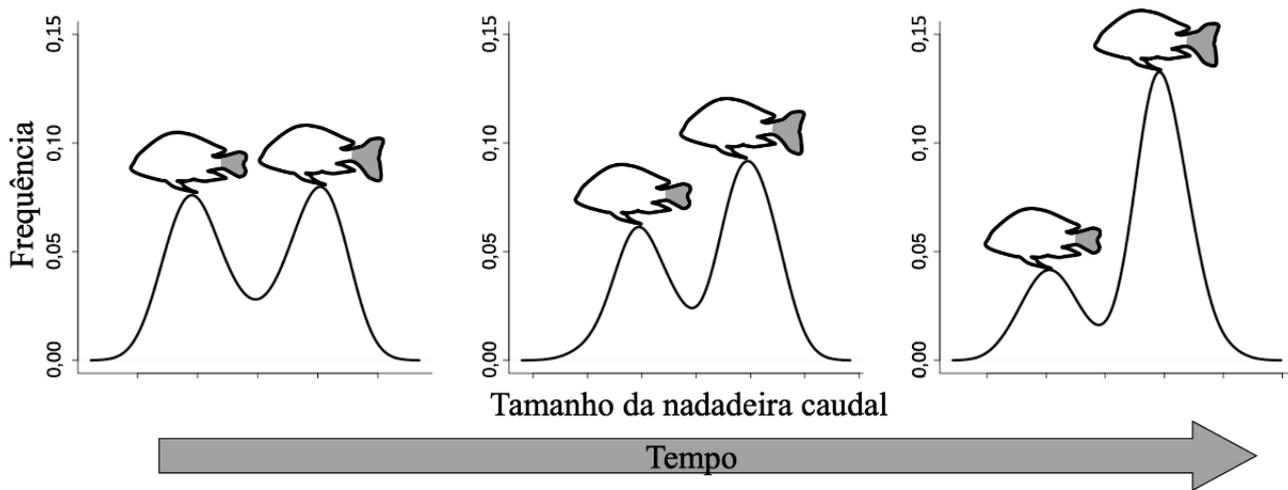


Figura 1. Evolução por seleção natural representada pela modificação na frequência de ocorrência de indivíduos com nadadeiras caudais maiores ao longo do tempo. Considere peixes com tamanhos de nadadeiras que possam ser categorizadas em “longas” e “curtas”, representadas pela região cinza das silhuetas dos peixes dentro de cada gráfico. No início (painel da esquerda), há a mesma quantidade de peixes com nadadeiras longas e curtas, o que é representado pelos dois picos semelhantes da curva de frequência (proporção) de indivíduos por tamanho de nadadeira. O ambiente favorece indivíduos com nadadeiras longas, o que significa que ocorrerá uma diminuição do número de indivíduos com nadadeiras curtas ao longo do tempo e um simultâneo aumento do número de indivíduos com nadadeiras longas, como mostrado nos painéis central e da direita.

Figure 1. Evolution by natural selection as represented by modifications in the frequency of individuals bearing larger caudal fins through time. Please consider fish whose sizes of fins can be categorized into “large” and “short”, represented by the gray outline within each fish in each chart. Initially (left pane), the amount of fish bearing each category of fin size is the same, as represented by the similar height of peaks in the frequency curve (proportion) of individuals. The environment favors individuals with longer fins, meaning that there will be a reduction in the number of individuals with short fins through time and a simultaneous increase in the number of individuals with long fins, as depicted in the central and right panes.

de obter parceiros reprodutivos, ou melhor escolha de parceiros reprodutivos. É importante frisar que aptidão é um termo utilizado na comparação entre indivíduos da mesma espécie e não se aplica a comparações entre espécies.

Os processos evolutivos que moldam os indivíduos podem alterar a maneira como uma população se modifica ao longo do tempo. A seleção direcional representa uma modificação progressiva na frequência de uma característica na população. Contudo, nenhuma característica se modifica na mesma direção indefinidamente. Vamos retomar o exemplo de um ambiente que favorece nadadeiras caudais maiores, mas agora vamos partir de uma população inicial que apresenta vários tamanhos de nadadeiras que se enquadrariam na categoria “curta”. Ao longo do tempo, observaríamos um aumento gradual dos tamanhos das nadadeiras, mas isso ocorreria até que se atingisse um limite em que nadadeiras exageradamente grandes perderiam em eficiência

natatória (e resultariam em gastos energéticos desnecessários). O ambiente não requer o máximo de natação possível, apenas o necessário para lidar com a condição local de velocidade da água. Neste caso, a própria seleção natural cuidaria de remover os dois extremos: as nadadeiras exageradamente grandes, e as muito curtas. Este processo em que a seleção age contra valores exageradamente altos e baixos de certas características, reduzindo a variabilidade, é chamado de seleção estabilizadora (Figura 2).

A seleção natural por meio de mortalidade diferencial provavelmente perfaz uma das maiores forças de seleção natural, como enfatizado por Charles Darwin (1859). Sobreviver é a condição inicial necessária para deixar a maior quantidade possível de descendentes para as próximas gerações. Contudo, muitas características que favorecem o sucesso reprodutivo imediato também podem aumentar a chance de mortalidade. Darwin (1871) esteve

especialmente preocupado com uma categoria de características morfológicas comum a muitos organismos e que representavam um desafio à sua ideia de seleção natural, as características sexuais secundárias. Tais características são comuns a muitas espécies e frequentemente são muito extravagantes, como a cauda do pavão ou os chifres dos alces. Muitas espécies de peixes possuem estruturas visualmente conspícuas, como nadadeiras hipertrofiadas e pigmentadas em cores vivas e chamativas. Essas características são usadas durante interações sociais, como no comportamento de corte e durante lutas, formando sinais de comunicação visual e transmitindo informação entre indivíduos. Darwin cunhou a expressão seleção sexual para enfatizar a força evolutiva que deriva da interação entre machos e fêmeas (seleção intersexual) ou entre indivíduos do mesmo sexo (seleção intrasexual). A seleção sexual enfatiza que a interação entre indivíduos pode exercer uma importante força evolutiva, inclusive em oposição à seleção por mortalidade. Embora frequentemente tratada de forma isolada por simplicidade, a seleção sexual é um caso

especial de seleção natural.

Para ilustrar o processo de seleção sexual, vamos considerar fêmeas exercendo escolhas por parceiros. Há uma longa discussão acerca dos critérios usados por fêmeas na escolha de machos como parceiros reprodutivos, e revisar estes conceitos não é objetivo do presente artigo. Por agora, vamos considerar um exemplo simples, o de seleção sexual desenfreada (*runaway sexual selection*), que foi originalmente postulada por Ronald Fisher (1930). Considere uma população ancestral em que existe polimorfismo (i.e. várias formas) na cor da nadadeira anal de uma espécie de peixe, com alguns machos possuindo uma leve concentração de pigmentos vermelhos e outros sem nenhum sinal de vermelho. Considere, ainda, que nesta população surge, por mutação, um polimorfismo na preferência da fêmea, com o surgimento de uma fêmea (*apenas uma*) que é atraída por machos que apresentam cor vermelha. A fêmea irá se acasalar preferencialmente com machos que possuem nadadeiras avermelhadas e, se a preferência por machos for herdável, irá produzir filhas que apresentam a preferência por

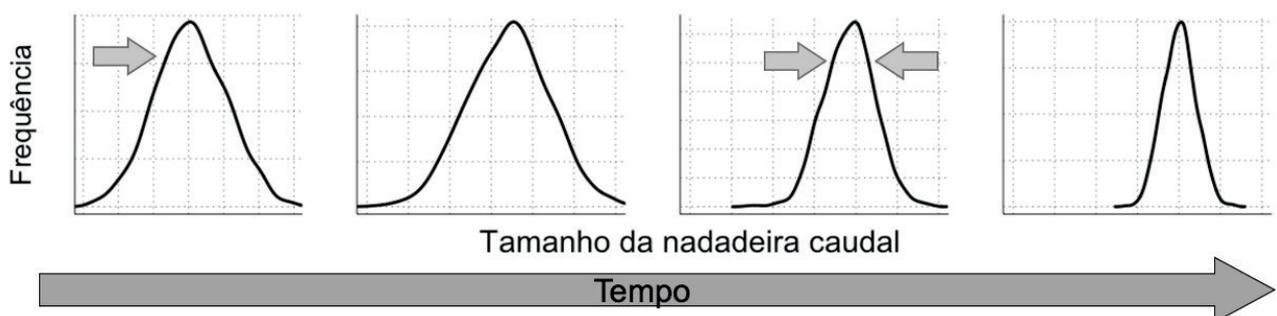


Figura 2. Exemplo de seleção direcional seguida por seleção estabilizadora. O painel da esquerda representa a população em um momento inicial, onde a maior parte dos peixes possui um valor médio de nadadeira caudal, poucos indivíduos possuindo nadadeiras muito grandes ou muito pequenas (seguindo uma distribuição normal). A seta curta em cinza representa uma pressão de seleção. Inicialmente a pressão é imposta pelo ambiente, que favorece indivíduos com maiores tamanhos de nadadeira caudal (indivíduos mais à direita nos gráficos). Embora o ambiente favoreça os indivíduos com nadadeiras maiores e o aumento de sua frequência ao longo do tempo, surge uma pressão de seleção para eliminar as nadadeiras exageradamente grandes (por serem energeticamente muito custosas em produzir, por exemplo). Essa pressão de seleção é representada pela seta curta cinza apontando para a esquerda. O resultado final (último painel à direita) é uma redução da diversidade fenotípica (seleção estabilizadora).

Figure 2. Example of directional selection followed by stabilizing selection. The left pane represents a population in an initial stage, where the majority of the fish bear an average size of caudal fin size, few individuals bearing much larger or much smaller fins (following a normal distribution). The gray arrow represents a selection pressure. Initially, the pressure is posed by the environment, which favor individuals of larger fin sizes (those to the right of the panes). Although the environment favor individuals of larger fin sizes - leading to the increase on the frequency of occurrence of this phenotype - a new selective pressure eventually emerges, eliminating the overly large fin sizes (for being energetically costly, for example). This selection pressure is represented by the short gray arrow pointing to the left. The net result (rightmost pane) is the reduction of phenotypic diversity due to the stabilizing selection.

parceiros reprodutivos que possuem nadadeiras avermelhadas. Considerando também que a cor da nadadeira anal seja uma característica herdável, ela irá produzir filhos que apresentam a nadadeira avermelhada. A rejeição de parte da população pelos machos sem pigmentos na nadadeira irá fazer com que estes sejam progressivamente sub-representados nas gerações subsequentes, tornando a população composta majoritariamente por machos de nadadeiras avermelhadas. Ainda, o critério da fêmea sendo “quanto mais vermelho, melhor” (e existem razões para se esperar que isso aconteça por certo período), é esperado que ocorra um aumento progressivo na intensidade de pigmentos vermelhos na nadadeira ao longo do tempo, bem como um possível aumento da área da nadadeira, já que ambas as características aumentariam a quantidade total de vermelho usada na sinalização. O resultado é que a população rapidamente evoluiria de um estágio monomórfico (machos e fêmeas semelhantes) para acentuado dimorfismo sexual (machos com nadadeira vermelha e hipertrofiada, e fêmeas sem essas características, mas com acentuada preferência por machos que as possuem). Mas, novamente, toda seleção direcional atinge um fim. Neste caso, é esperado que seleção por viabilidade coloque um limite ao aumento indefinido da conspicuidade dos ornamentos, já que machos com ornamentos muito atrativos também estariam mais susceptíveis a predadores visualmente orientados. A conspicuidade da nadadeira estaria, portanto, em um balanço entre seleção natural por predação, o que representa os custos dos ornamentos, e os benefícios advindos da maior probabilidade de se obter parceiros reprodutivos (seleção sexual; no caso, intersexual).

Até aqui, descrevemos como a seleção estabilizadora se manifesta ao incorporar agentes externos aos indivíduos, as tais “forças” que exercem pressões de seleção. No exemplo dos ornamentos dos machos, fêmeas exercem uma pressão para o aumento da conspicuidade, enquanto predadores exercem pressão para nadadeiras cada vez menos conspícuas. Do ponto de vista dos conjuntos de genes que formam os indivíduos, as forças evolutivas resultam em um equilíbrio custo-benefício (*tradeoffs*, na literatura em inglês): tanto um investimento excessivo quanto um investimento precário em colorido

das nadadeiras irão resultar em menor aptidão. Equilíbrios custo-benefício são ubíquos na natureza e moldam a forma como as adaptações podem ocorrer. Nada teria tanto sucesso evolutivo quanto um organismo que atingisse a maturidade sexual já ao nascer, imediatamente gerasse um número ilimitado de descendentes com características idênticas às suas, e pudesse viver para sempre. Mas tal organismo, apelidado de demônio de Darwin, não existe, e a razão para isso é que equilíbrios custo-benefício afetam todos os organismos. É impossível maximizar todos os componentes que favorecem a aptidão sem incorrer em custos.

Os melhores exemplos de equilíbrio custo-benefício vêm de características de história de vida, tais como o tamanho de primeira maturação sexual, tamanho máximo, fecundidade e tamanho dos ovócitos. Por exemplo, considere uma espécie de peixe que possa maximizar sua aptidão ao elevar ao máximo o número de filhotes ao longo da vida, o que parece se aplicar a muitas espécies de peixes que lançam os ovos na coluna d'água. Para esses peixes, fêmeas grandes possuem uma quantidade exponencialmente maior de ovócitos quando comparadas a fêmeas pequenas, de forma que o investimento em tamanho corpóreo aumenta o retorno futuro de aptidão. Como a energia é limitada, fêmeas que têm o primeiro evento reprodutivo mais tardiamente investiriam mais energia em crescimento somático, fazendo com que a reprodução ocorra em um tamanho maior. Contudo, adiar a reprodução significa aumentar as chances de pagar o maior dos custos de aptidão, que é a mortalidade antes de ter a chance de realizar pelo menos um evento reprodutivo (mortalidade de jovens). Portanto, a relação entre tempo até a primeira maturação (relacionado ao tamanho e fecundidade) e a chance de mortalidade rege o momento da vida em que fêmeas devem atingir a maturidade sexual por meio de um equilíbrio custo-benefício entre investimento somático e reprodutivo. Este arcabouço nos permite prever com elevada acurácia o momento em que deve ocorrer o tamanho de primeira maturação (Stearns 1992). De fato, muitas relações de custo-benefício parecem emergir da incapacidade de investimento energético simultâneo em atividades que aumentam a aptidão. Em algum grau, o maior investimento em uma atividade/

característica implica em menos energia devotada a outras atividades/características.

ASPECTOS METODOLÓGICOS

Para abordar as particularidades dos estudos de Ecologia Comportamental Evolutiva e suas relações com o estudo de peixes de riacho, dividimos o texto em tópicos. A sequência de enfoques apresentada objetiva conduzir o leitor desde os primeiros passos desse tipo de estudo (a forma de elaborar as questões a serem abordadas), passando pela apresentação de algumas das principais teorias que embasam essa área de pesquisa, e culminando com exemplos baseados em alguns dos principais programas de pesquisas em Ecologia Comportamental Evolutiva que vêm utilizando peixes de riachos neotropicais como organismos-modelo.

Elaborando questões em Ecologia Comportamental Evolutiva

As pesquisas em Ecologia Comportamental Evolutiva utilizam a lógica de que a seleção natural atua de forma a se obter a maior aptidão, dadas as limitações. Nessa perspectiva, é possível avaliar o significado e o valor adaptativo de determinadas características de história de vida das espécies. Ainda na linha do exemplo sobre o tamanho da nadadeira caudal de peixes, nós poderíamos iniciar com a pergunta “Por que as nadadeiras caudais [de um grupo de peixes] têm a distribuição de tamanhos que observamos hoje em dia?”. Para responder essa pergunta, investigaríamos a eficiência energética da natação de peixes com vários tamanhos de nadadeiras sob velocidades de correnteza semelhantes às que ocorrem no ambiente natural da espécie. Ainda, não haveria impedimento em se estudar experimentalmente tamanhos de nadadeiras que não existem na natureza, a fim de investigar eficiências energéticas que pudessem estar disponíveis à ação da seleção natural. Em outras palavras, seriam investigadas nadadeiras artificialmente grandes e pequenas, a fim de se entender as razões pelas quais tais características não existem atualmente sob condições naturais, sob a hipótese de que valores extremos (muito curtas ou longas) são ineficientes para realizar a natação exigida pelo ambiente. Especificamente, isso poderia ocorrer

por requererem excesso de energia (no caso das nadadeiras muito longas) ou por não conseguirem vencer a velocidade da correnteza (nadadeiras muito curtas).

Experimentos produzindo características que vão além da amplitude das características existentes em ambiente natural ajudam a identificar causalidade e inflam a variação nos extremos da distribuição, aumentando nosso poder de detectar seleção (Sinervo & Basolo 1996). De fato, experimentos são quase sempre necessários para determinar quais características estão sob seleção. Embora observações de campo sejam importantes fontes primárias de informações, desconhecemos programas de pesquisa em Ecologia Comportamental Evolutiva que dispensem manipulações experimentais, sejam elas em campo ou em ambiente laboratorial.

Como em qualquer área do conhecimento, a forma como as perguntas são feitas é fundamental para gerar hipóteses e delinear pesquisas em Ecologia Comportamental Evolutiva. No exemplo anterior, a pesquisa se iniciou com uma pergunta: “Por que um animal realiza certo comportamento (ou possui determinada característica fenotípica)?”. Contudo, uma pergunta que explicita os custos e benefícios deixaria mais claro o objetivo da pesquisa, como por exemplo: “Quais os custos evitados e os benefícios adquiridos de se realizar certo comportamento (ou possuir determinada característica fenotípica)?”. Além disso, esta nova forma evita que a resposta questione algo que é usado como uma premissa do estudo: a adaptação. Direcionamento é dado para sobrevivência, gasto energético, tempo, danos físicos, número e qualidade de parceiros reprodutivos e número de descendentes deixados, dentre outras medidas comumente relacionadas à aptidão. Nessa formulação, é explicitamente discutida a forma com que a seleção natural atua ao otimizar características fenotípicas, ao longo de gerações, em resposta a uma característica do ambiente.

Ecólogos não são estranhos a tal ideia de otimização de custos e benefícios gerada por seleção natural. Muitos livros-texto de Ecologia explicam a teoria do forrageamento ótimo, em que indivíduos selecionam alimentos que provêm a maior quantidade de energia pelo menor custo energético utilizado em obtê-los. Esta teoria é

um bom exemplo do tipo de otimização moldado por seleção natural que rege o pensamento da Ecologia Comportamental Evolutiva.

Além da teoria de forrageamento ótimo, outro bom exemplo ocorre com as chamadas táticas reprodutivas alternativas (TRAs). No caso de algumas espécies de peixes, machos não territoriais podem fazer uma incursão rápida ao sítio de nidificação de machos dominantes no momento em que estes estão prestes a fertilizar os ovócitos recém depositados por uma fêmea. Os machos não territoriais, chamados de *sneakers*, lançam seus espermatozoides juntamente com os do macho dominante, fertilizando parte dos ovócitos depositados. *Sneakers*, portanto, adquirem sucesso reprodutivo sem arcar com os custos relacionados à manutenção de território, atração de fêmeas e comportamento de corte, entre outros. Essa inabilidade em arcar com os custos associados à reprodução frequentemente está associada a indivíduos com tamanho corpóreo pequeno (Taborsky 2008). O exemplo das TRAs é ilustrativo, pois o benefício reprodutivo é direto e os custos associados à manutenção de território e fêmea são bastante claros. Mas, em muitos casos, a variação fenotípica pode não ser tão discreta (com categorias de machos) e os custos e benefícios podem não ser tão óbvios.

Peixes estão na vanguarda dos estudos de TRAs, perfazendo a grande maioria dos estudos nesta área (Taborsky 2008). Pela facilidade de manutenção em laboratório e observação em campo, peixes de riacho têm sido alvos de muitos programas de pesquisa com fundamentos na Ecologia Comportamental Evolutiva. A seguir, discutimos espécies de peixes de riacho que se mostraram bons modelos nessa área de estudos: lebiste (*Poecilia reticulata*) e platis e espadinhas (gênero *Xiphophorus*), todos poeciliídeos da ordem Cyprinodontiformes. Além disso, apresentamos nossas pesquisas com *Crenuchus spilurus* (Characiformes: Crenuchidae) como exemplo de estudos desenvolvidos no âmbito da Ecologia Comportamental Evolutiva envolvendo peixes de riacho no Brasil.

Lebistes em riachos do Caribe

Uma das espécies com maior proeminência na Ecologia Comportamental Evolutiva é o lebiste (*Poecilia reticulata*), que é muito comumente

encontrada em lojas de aquarismo. Trata-se de uma espécie de pequeno porte (cerca de 3 cm de comprimento) que apresenta acentuado dimorfismo sexual, em que machos possuem manchas vermelhas, laranjas, amarelas, azuis e pretas pelo corpo, enquanto as fêmeas têm uma coloração olivácea clara e pouco chamativa. Lebistes ocorrem naturalmente nas ilhas de Trinidad, Barbados e em rios costeiros da Venezuela e das Guianas (Fricke *et al.* 2020).

John Endler desenvolveu um lindo programa de pesquisas com essa espécie. Aqui, destacaremos duas pesquisas principais. A primeira foi relatada em dois artigos principais (Reznick & Endler 1982, Reznick *et al.* 1990) que investigaram a reposta evolutiva do tamanho de primeira maturação sexual em relação à predação sobre diferentes estágios da vida. Em alguns riachos, o principal predador dos lebetes é o jacundá (ou joaninha) *Crenicichla alta* (Cichliformes: Cichlidae), que se alimenta de lebetes adultos (sexualmente maduros). Em outros locais, a principal fonte de predação é imposta pelo rivulus de Hart (*Anablepsoides hartii* Cyprinodontiformes: Rivulidae), que ataca predominantemente lebetes jovens, isto é, aqueles que ainda não atingiram a primeira maturação sexual. Riachos onde a pressão de predação em adultos (pelo jacundá) é maior, apresentam lebetes que atingem a maturidade sexual em tamanhos menores. Além disso, a maior predação sobre adultos parece ter levado a um maior investimento em elevado número de filhotes (maior fecundidade) em detrimento ao tamanho dos ovócitos, um indicativo forte de favorecimento de quantidade sobre qualidade dos filhotes produzidos. O inverso ocorre nos locais onde a pressão de predação é exercida por rivulus, onde os lebetes atingem a maturação sexual em tamanhos maiores. Os pesquisadores fizeram a translocação de lebetes entre os riachos com diferentes regimes de predação. Lebistes que outrora experimentavam maior risco de predação pelo jacundá passaram a viver em ambiente em que o principal predador era o rivulus de Hart, e passaram a apresentar maiores tamanhos de primeira maturação sexual. Em experimentos conduzidos sob condição laboratorial observando duas gerações seguintes, os pesquisadores observaram que as

modificações nessa característica de história de vida eram herdadas. Esses estudos confirmaram expectativas teóricas baseadas em relações de custo-benefício em teoria de história de vida, um ramo muito sólido da Ecologia (Comportamental) Evolutiva e se tornaram marcos no entendimento de processos evolutivos.

Endler (e outros pesquisadores) também estudou a relação entre predação por *Crenicichla alta* e preferência das fêmeas sobre o padrão de colorido dos machos de lebistes (Endler 1980, 1991). Ele observou que machos que possuíam manchas grandes de coloração laranja, vermelha, amarela e azul tinham maior chance de acasalamento. Portanto, fêmeas pareciam exercer uma pressão de seleção para o aumento da conspicuidade da coloração dos machos. O oposto ocorreu em relação à predação por *Crenicichla alta*: em riachos que possuíam muitos destes predadores, machos de lebistes de coloração menos chamativa e com pigmentação mais semelhante à do substrato (coloração críptica) predominavam na população. Por meio de experimentos, Endler (1980) demonstrou um progressivo declínio da proporção de lebistes com coloração chamativa no tratamento experimental onde havia predadores visualmente orientados, e um progressivo aumento da conspicuidade da coloração dos machos na ausência de tais predadores. Ainda, em riachos onde o predador mais comum de lebistes era um lagostim, que tem baixa sensibilidade aos comprimentos de onda próximos do vermelho, os lebistes possuíam maior proporção de coloração vermelha e alaranjada, com pouca expressão de azul e amarelo. Esses experimentos com peixes de riacho tiveram impacto amplo no conhecimento científico sobre o balanço de forças entre seleção sexual e seleção natural atuando na modificação de características sexuais secundárias. Ainda mais importante, tais estudos demonstraram que a seleção natural poderia atuar de forma bem mais rápida (poucas gerações) do que o esperado.

Evolução de espadinhas do gênero *Xiphophorus*

Embora estudos em Ecologia Comportamental Evolutiva sejam tipicamente baseados em processos de adaptação, há espaço para descoberta de processos evolutivos não adaptativos e até

mesmo decrementais aos indivíduos. Talvez o exemplo mais notório venha dos estudos de preferência de fêmeas de espadinhas do gênero *Xiphophorus*. Este grupo de peixes de riacho da América Central e México também é muito comum em lojas de aquarofilia e fazem parte da mesma família dos lebistes, Poeciliidae.

Muitas espécies de *Xiphophorus* são chamadas comumente de espadinhas, em alusão ao prolongamento exagerado dos raios ventrais da nadadeira caudal de machos que formam as estruturas chamadas popularmente de “espadas”. Algumas espécies, contudo, não apresentam a espada, sendo este o caráter ancestral do grupo. Alexandra Basolo (1990, 1995) fez experimentos extraíndo cirurgicamente as “espadas” da nadadeira caudal de espécies que as possuem e colando-as nas caudais de machos de espécies que não as possuem. A pesquisadora notou que fêmeas das espécies testadas preferiram machos com espada, ainda que machos de suas espécies não possuíssem naturalmente essa característica. Ela concluiu que a evolução dessa espada se deu por um viés sensorial ancestral das fêmeas; em outras palavras, fêmeas possuem uma tendência natural a escolher machos com espadas. Em algumas espécies, houve variação genética suficiente para a produção deste ornamento, o que resultou em um aumento gradativo do ornamento que deu origem à estrutura em forma da espada. Contudo, a preferência das fêmeas poderia ser completamente espúria, sem uma relação direta com a qualidade dos machos como parceiros reprodutivos? Por que existiria tal preferência pelas espadas? Para responder a essa pergunta, Rosenthal e Evans (1998) usaram vídeos de machos em comportamento de corte e avaliaram a preferência das fêmeas de *Xiphophorus helleri*, uma das espécies em que os machos possuem espadas mais alongadas. Eles notaram que fêmeas de fato preferiam imagens de machos que apresentavam a espada quando comparado com imagens de machos sem elas. Contudo, quando os pesquisadores deram a opção de fêmeas em escolher imagens de machos com tamanhos corpóreos grandes e sem espada *vs* machos com espada, mas com tamanho corporal menor, as fêmeas passaram a preferir os machos maiores, mas sem espada. Os pesquisadores propuseram que as fêmeas possuem um viés de preferência por

machos de tamanhos corpóreos grandes e que as espadas em algumas espécies criam a ilusão de um tamanho corporal maior, gerando o viés sensorial. Assim, a preferência aparentemente espúria poderia, na verdade, possuir valor adaptativo, já que fêmeas de muitas espécies de peixes possuem muitas vantagens em acasalar com machos de maiores tamanhos corpóreos (Rosenthal 2017).

Crenuchus spilurus como modelo experimental em estudos com peixes de riacho

Embora vários estudos em Ecologia Comportamental Evolutiva tenham sido conduzidos com peixes no Brasil, a maior parte ocorreu de forma pontual, existindo poucos programas de pesquisas de média/longa duração nesta área. Nós iniciamos um programa utilizando o peixe *Crenuchus spilurus*, uma espécie comum na Amazônia que apresenta acentuado dimorfismo sexual. Machos desta espécie possuem nadadeiras dorsal e anal hipertrofiadas e ornamentadas predominantemente em vermelho e com manchas amarelas. Como se tratava de uma espécie pouco conhecida em relação a diversos aspectos de sua história natural, nós iniciamos o programa com um estudo de história natural e autoecologia, que também descreveu aspectos básicos do comportamento de corte (Pires *et al.* 2016). Nós notamos que a espécie ocorre primariamente em riachos pequenos (de primeira e segunda ordem) sendo raramente encontrada em riachos maiores ou em canais de rios e lagos de planície de inundação (ambientes adjacentes a rios que são sazonalmente inundados).

Consideramos inicialmente a razoável premissa de que o fato da espécie ocorrer preferencialmente em riachos pequenos é indicativo de que ela apresenta adaptações para viver nesse tipo de ambiente, em detrimento a ambientes de planície de inundação. Contudo, na maior parte da drenagem nas terras baixas da Amazônia não há barreiras físicas que separam esses dois tipos de ambientes, o que poderia permitir o contato ocasional de indivíduos com o ambiente desfavorável. No trabalho conduzido por Stefanelli-Silva *et al.* (2018), levantamos então a pergunta: indivíduos de *C. spilurus* que se deslocassem para canais de rios poderiam estar expostos a um ambiente desfavorável à sua reprodução? Usamos caminhões-pipa para

coletar águas da planície de inundação de rios de água preta e branca e simulamos água de riacho em laboratório, usando água de poço e folhas mortas coletadas em igarapés prístinos em uma reserva florestal perto de Manaus. Sob condição de água de planície de inundação, os peixes raramente se reproduziram. Em contraste, o número de casais se reproduzindo em água semelhante à de igarapés chegou a mais de 80%. Isso nos indicou que a condição da água poderia mediar processos fisiológicos que dificultariam a reprodução quando em ambiente desfavorável. Poderiam os peixes então perceber um ambiente desfavorável e ativamente evitá-lo? Conjecturamos que diferenças na composição química da água poderiam representar pistas químicas aos indivíduos. A floresta sazonalmente alagável (várzeas e igapós) possui composição florística bastante diferente da floresta ripária em riachos de terra firme amazônicos (Ter Steege *et al.* 2013). Portanto, as folhas mortas que caem nos riachos e nas planícies de inundação de grandes rios liberam substâncias químicas distintas, que poderiam indicar o que informalmente categorizamos como “cheiro de riacho” e “cheiro de floresta alagada”. Nós elaboramos um experimento simples em que permitimos a indivíduos de *C. spilurus* escolher livremente entre dois ambientes com características químicas distintas durante o período de uma hora. Notamos que os indivíduos escolhiam predominantemente o ambiente químico representado pela água de riacho, cuja composição química era afetada por espécies de plantas da floresta ripária dos igarapés. De fato, *C. spilurus* parece conseguir discriminar entre o ambiente químico de igarapés e o de floresta alagada, preferindo o tal “cheiro de riacho”. Usamos este estudo para ressaltar a importante relação que a floresta ripária possui com os organismos aquáticos na Amazônia.

Além da preferência pelo ambiente químico de riachos, estudamos também o comportamento reprodutivo de *C. spilurus* no seu ambiente natural e em cativeiro. Essa espécie apresenta um comportamento reprodutivo onde o macho é quem toma conta da desova, o que dura até a eclosão dos ovos e dispersão das larvas; a fêmea deposita os ovócitos no local escolhido pelo macho e se retira logo em seguida. No trabalho de Pires *et al.* (no prelo) apresentamos resultados baseados

em observações diretas em campo (durante sessões de mergulho livre) que demonstram que a maior parte dos eventos de cortejo nessa espécie são realizados por machos de pequeno porte. Machos grandes parecem investir mais energia na defesa de sítios de nidificação, permanecendo a maior parte do tempo abrigados nesses locais. O comportamento de cortejo dos machos pequenos e não territoriais, contudo, frequentemente não tinha sucesso na condução da fêmea até um sítio de desova. Isso porque o sítio frequentemente estava ocupado por um macho de grande porte que intimidava o rival menor e “assumia” o seu lugar no cortejo da fêmea. Contudo, parte do comportamento de corte parece necessitar que machos sigam as fêmeas em áreas menos protegidas do riacho, o que nunca foi visto sendo realizado por grandes machos territoriais. Fêmeas, ao se afastarem dos territórios dos machos, entravam novamente em comportamento de corte com machos menores e não territoriais. Nós conjecturamos que o comportamento dos machos territoriais poderia representar uma estratégia para minimizar gastos com o cortejo de fêmeas, o que apelidamos de “pirataria de corte”. Nessa perspectiva, “terceirizar” o comportamento de corte pode ser benéfico visto que o cortejo pode trazer custos bastante elevados, tanto em termos energéticos quanto em relação ao risco de predação. Mas essa história tem detalhes que a tornam potencialmente bem mais complexa.

Machos maiores possuem ornamentos exponencialmente mais conspícuos (Borghezan *et al.* 2019). As nadadeiras dorsal e anal se tornam proporcionalmente cada vez maiores à medida que o indivíduo cresce. Esses ornamentos devem torná-los especialmente atraentes para as fêmeas, mas também devem fazer com que sejam mais prontamente detectados por predadores visualmente orientados. Iniciamos essa pesquisa inserindo trios de indivíduos compostos por dois machos de tamanhos diferentes e uma fêmea de tamanho semelhante ao do macho menor em aquários. Cada aquário tinha apenas um sítio de desova (no caso, um pedaço de cano de PVC), que foi rapidamente tomado e defendido pelo macho maior. Filmamos a interação de 22 trios por 25 horas contínuas e quantificamos a frequência de ocorrência de comportamento de corte, se este era realizado pelo macho territorial ou não territorial.

Observamos o interior dos sítios de nidificação dos aquários por 20 dias na procura por ovos, e observamos que em todos os casos, o macho maior foi o que obteve sucesso reprodutivo. Em cerca de metade dos casos, os machos territoriais obtiveram sucesso reprodutivo com pouco esforço de corte; contudo, em outros casos, eles tiveram que cortejar intensamente a fêmea. Notamos que isto ocorreu apenas quando houve interações agressivas entre os machos: ao saírem perdedores dos confrontos, machos menores cessaram todas as tentativas de cortejo com a fêmea. Interessantemente, foram os machos menores que iniciaram as interações agressivas. Concluimos o nosso trabalho indicando que machos territoriais podem utilizar de suas posições hierárquicas para defender recursos necessários à reprodução (sítios de desova) e que isto lhes proporciona a oportunidade de explorar o custoso comportamento de corte realizado por outros machos (geralmente menores). Notamos que a busca ativa pelo confronto e eventual derrota dos machos menores podem fornecer um bom indicativo de suas poucas chances de reprodução e representar uma tentativa de evitar o “parasitismo” do comportamento de corte.

CONCLUSÃO

Lacunas e perspectivas na Ecologia Comportamental Evolutiva de peixes de riachos brasileiros

A contribuição da Ecologia Comportamental Evolutiva à Ictiologia brasileira ainda é, infelizmente, muito tímida. Parte do problema pode estar na forma de diálogo com pesquisadores de outras áreas já bem estabelecidas. Existem três pontos principais que causam estranheza a pessoas com formação em áreas correlatas e que podem dificultar a discussão científica levantada por ecólogos comportamentais e evolutivos: 1) Ecólogos comportamentais usam linguagem teleológica no cotidiano, o que pode ser mal compreendido; 2) Ecólogos comportamentais presumem adaptação; 3) Ecólogos comportamentais evolutivos frequentemente se baseiam no conceito biológico de espécie. Nos próximos parágrafos, expomos tais discordâncias em mais detalhe.

Ecólogos comportamentais frequentemente

usam linguagem que dá margem a sentido dúbio ou teleológico. O uso de termos como “escolha”, “estratégia” e “táticas” por ecólogos comportamentais evolutivos causa confusão para pessoas externas à área. Isso ocorre porque esses termos são usados tanto da forma convencional (ao comunicar que um animal escolhe um de dois parceiros reprodutivos, por exemplo) quanto como uma forma de abreviar um processo evolutivo adaptativo. É implícito nestes termos que “a seleção natural favoreceu indivíduos que responderam a uma certa circunstância desta forma em particular”. Entretanto, na imensa maioria dos casos estes termos não implicam decisões conscientes tomadas pelos indivíduos. Ainda, ecólogos evolutivos utilizam a palavra em inglês “*for*” para exprimir algo que aumentou em frequência na população por seleção natural. Contudo, a palavra pode ser mal interpretada como exprimindo um pensamento teleológico; isto é, que se teve intenção inicial para que tomasse seu formato final. Claramente, ecólogos evolutivos e comportamentais entendem que a evolução não se dá de forma programada, muito menos que ela seja controlada por um agente onisciente.

Ecólogos comportamentais presumem adaptação. Embora esta seja uma saudável crítica à ecologia comportamental, é preciso salientar que a ampla aderência a esta crítica teve base em visões políticas. Uma das principais obras que fundamentam a ecologia comportamental é o livro *Sociobiology: The New Synthesis* (Wilson 1975). Nela, Wilson estuda as bases do comportamento social sob a luz da biologia populacional, da biologia evolutiva e do comportamento. No capítulo final do citado livro, Wilson defende a utilização do pensamento evolutivo para entender o comportamento humano. Contudo, no período histórico da publicação, havia um compreensível temor de que o texto de Wilson pudesse ser usado pela extrema direita para justificar horríveis ações como as vistas na Alemanha nazista. De fato, os nazistas haviam se apoiado (de forma obviamente enviesada) em cientistas como Ernst Haeckel para fundamentar suas ideias de determinismo genético. Stephen Jay Gould e Robert Lewontin, ambos importantíssimos para o desenvolvimento do pensamento evolutivo e que tiveram forte influência no pensamento da Sistemática Filogenética, foram opositores

abertos das ideias de Wilson. Como notado por Segerstråle (2000), o debate tomou vertentes para discussões inócuas que opunham esquerda contra direita, experimentalistas contra naturalistas etc. Mais tarde, Gould e Lewontin (1979) fizeram uma crítica com conteúdo menos político e mais científico, por meio de um texto muito bem redigido e influente sobre o que chamaram de “programa adaptacionista”. A crítica principal é de que muitos fenômenos na natureza podem não ser adaptativos e que, portanto, presumir generalizadamente a ocorrência de adaptação pode ser errôneo. É importante notar, contudo, que seleção natural gerando adaptação é uma premissa comum a muitos estudos ecológicos, como é o caso de todos os modelos de otimização, e da ideia de que existe uma economia da natureza, expressão que constitui o título do livro texto mais influente na formação inicial de muitos ecólogos (Ricklefs 2016).

Uso do conceito biológico de espécie. Uma vez que o processo de formação de novas espécies pode ser lento e complexo, distinguir entre os limites que separam populações ou espécies é um problema recorrente em Biologia. Apesar das reconhecidas limitações, muitos biólogos evolutivos aderem ao conceito biológico por considerar que não há arcabouço teórico superior para substituí-lo (Coyne & Orr 2004). Por outro lado, existem árdios defensores do conceito filogenético de espécie, especialmente dentre os sistematistas e taxonomistas, uma vez que este conceito foca na identificação de grupos historicamente relacionados.

Tais pontos de divergência podem ser resolvidos com esclarecimentos simples (como no caso do primeiro item acima) ou bastando ter em mente que as diferentes visões pertencem a uma esfera de discussão científica ao nível dos embates em revistas especializadas e livros, onde pontos de vistas distintos são confrontados, mas sem clara resolução consensual. A não existência de um consenso permite que as vertentes de pensamento sejam exploradas cientificamente e o embate de ideias seja mantido.

A perspectiva científica representada pela Ecologia Comportamental Evolutiva constitui uma excelente ponte entre estudos naturalísticos e testes formais de hipóteses. Não se trata apenas de observar o ambiente natural e levantar hipóteses

para serem testadas em ambiente controlado. Ao contrário, vários caminhos são possíveis. As observações feitas durante a execução de experimentos podem lançar luzes sobre hipóteses que possam requerer dados de observações feitas em ambiente natural ou manipulações feitas em ambiente natural. A pluralidade de métodos em Ecologia Comportamental Evolutiva usando peixes de riacho segue lançando importantes luzes e ajudando a desvendar importantes processos biológicos, e esperamos que este texto encoraje futuros ictiólogos e pesquisadores em geral a navegar nessas instigantes águas da Ciência.

AGRADECIMENTOS

Os autores são gratos pelas sugestões de dois revisores anônimos. Esta é a contribuição #69 do Projeto Igarapés. Agradecemos ao programa FIXAM/FAPEAM (processo 062.01500/2018) pelo apoio financeiro. JZ agradece ao CNPq pela concessão de bolsa de produtividade científica (#313183/2014-7).

REFERÊNCIAS

- Basolo, A. L. 1990. Female preference predates the evolution of the sword in swordtail fish. *Science*, 250(4982), 808–810. DOI: 10.1126/science.250.4982.808
- Basolo, A. L. 1995. Phylogenetic evidence for the role of a pre-existing bias in sexual selection. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, 259(1356), 307–311. DOI: 10.1098/rspb.1995.0045
- Borghazan, E. D. A., Pinto, K. D. S., Zuanon, J., & Pires, T. H. S. 2019. Someone like me: Size-assortative pairing and mating in an Amazonian fish, sailfin tetra *Crenuchus spilurus*. *PloS one*, 14(9), e0222880. DOI: 10.1371/journal.pone.0222880
- Coyne, J. A., & Orr, H. A. 2004. *Speciation*. Sunderland: Sinauer Associates: p. 545.
- Darwin, C. 1859. *On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*. London: John Murray: p. 502.
- Lorenz, K. 2002. *King Solomon's ring*. Routledge classics: p. 224
- Darwin, C. 1871. *The decent of man and selection in relation to sex*. London: John Murray.
- Endler, J. A. 1980. Natural selection on colour patterns in *Poecilia reticulata*. *Evolution*, 34(1), 76–91. DOI: 10.2307/2408316
- Endler, J. A. 1991. Variation in the appearance of guppy color patterns to guppies and their predators under different visual conditions. *Vision research*, 31(3), 587-608. DOI: 10.1016/0042-6989(91)90109-I
- Fisher, R. A. 1930. *The genetical theory of natural selection*. Oxford: Clarendon Press.
- Fricke, R., Eschmeyer, W., & Van Der Laan, R. 2020. *Eschmeyer's Catalog of Fishes*: <http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>. (accessed April 29, 2020).
- Fox, C. W. & Westneat, D. F. 2010. Adaptation. In: D. F. Westneat & C. W. Fox (Eds.), *Evolutionary Behavioral Ecology*. pp. 16–31. New York: Oxford University Press.
- Pires, T. H. S., Farago, T. B., Campos, D. F., Cardoso, G. M., & Zuanon, J. 2016. Traits of a lineage with extraordinary geographical range: ecology, behavior and life-history of the sailfin tetra *Crenuchus spilurus*. *Environmental Biology of Fishes*, 99(12), 925-937. DOI: 10.1007/s10641-016-0534-5
- Rosenthal, G. G., & Evans, C. S. 1998. Female preference for swords in *Xiphophorus helleri* reflects a bias for large apparent size. *PNAS*, 95(8), 4431-4436. DOI: 10.1073/pnas.95.8.4431
- Sinervo, B. & Basolo, A. L. 1996. Testing adaptation using phenotypic manipulations. In: Rose, M. R. & Lauder, G. V. (Eds), *Adaptation*. pp. 149–185. New York: Academic Press.
- Stearns, S. C. 1992. *The evolution of life histories*. Oxford: Oxford University Press. p. 249
- Stefanelli-Silva, G., Zuanon, J., & Pires, T. H. S. 2019. Revisiting Amazonian water types: Experimental evidence highlights the importance of forest stream hydrochemistry in shaping adaptation in a fish species. *Hydrobiologia*, 830(1), 151-160. DOI: 10.1007/s10750-018-3860-0
- Reeve, H. K. & Sherman, P. W. 1993. Adaptation and the goals of evolutionary research. *The Quarterly Review of Biology*. 68(1), 1–32. DOI: 10.1086/417909
- Ricklefs, R. A. 2016. *A Economia da Natureza*. (7a Ed.). Rio de Janeiro: Guanabara Koogan.
- Reznick, D., & Endler, J. A. .1982. The impact

- of predation on life history evolution in Trinidadian guppies (*Poecilia reticulata*). *Evolution* 36(1), 160-177. DOI: 10.2307/2408156
- Reznick, D. A., Bryga, H., & Endler, J. A. 1990. Experimentally induced life-history evolution in a natural population. *Nature*, 346(6282), 357-359. DOI: 10.1038/346357a0
- Rosenthal, G. G. 2017. Mate choice: the evolution of sexual decision making from microbes to humans. Princeton: Princeton University Press. p. 632.
- Rosenthal, G. G., & Evans, C. S. 1998. Female preference for swords in *Xiphophorus helleri* reflects a bias for large apparent size. *PNAS*, 95(8), 4431-4436.
- Taborsky, M. 2008. Alternative reproductive tactics in fish. In: Oliveira, R. F., Taborsky, M. & Brockmann, H. J. (Eds) *Alternative Reproductive Tactics*. pp. 251–299. Cambridge: Cambridge University Press.
- Ter Steege, H., Pitman, N. C., Sabatier, D., Baraloto, C., Salomao, R. P., Guevara, J. E., ... & Silman, M. R. 2013. Hyperdominance in the Amazonian tree flora. *Science*, 342(6156). DOI: 10.1126/science.1243092

Submitted: 09 August 2020

Accepted: 06 May 2021

*Associate Editors: Érica Pellegrini Caramaschi,
Rosana Mazzoni e
Rafael Pereira Leitão*