

**UNIVERSIDADE ESTADUAL DE PONTA GROSSA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA EVOLUTIVA
(Associação Ampla entre UEPG e UNICENTRO)**

BRUNA ANGELINA MAYER

**ASPECTOS COMPORTAMENTAIS DE UM PEIXE NEOTROPICAL QUE
EXPERIMENTA A AUSÊNCIA DE PEIXES PREDADORES SOB A PERSPECTIVA
DA HIPÓTESE DA INGENUIDADE ECOLÓGICA**

**PONTA GROSSA
2020**

BRUNA ANGELINA MAYER

**ASPECTOS COMPORTAMENTAIS DE UM PEIXE NEOTROPICAL QUE
EXPERIMENTA A AUSÊNCIA DE PEIXES PREDADORES SOB A PERSPECTIVA
DA HIPÓTESE DA INGENUIDADE ECOLÓGICA**

Dissertação de mestrado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Evolutiva da Universidade Estadual de Ponta Grossa, como parte dos requisitos para obtenção do título de mestre em Ciências Biológicas (Área de concentração em Biologia Evolutiva).

Orientador: Prof. Dr. Roberto Ferreira Artoni

Coorientador: Prof. Dr. Igor de Paiva Affonso

**PONTA GROSSA
2020**

M467 Mayer, Bruna Angelina
Aspectos comportamentais de um peixe neotropical que experimenta a ausência de peixes predadores sob a perspectiva da hipótese da ingenuidade ecológica / Bruna Angelina Mayer. Ponta Grossa, 2020.
35 f.

Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas - Área de Concentração: Biologia Evolutiva), Universidade Estadual de Ponta Grossa.

Orientador: Prof. Dr. Roberto Ferreira Artoni.
Coorientador: Prof. Dr. Igor de Paiva Affonso.

1. Evolução. 2. Naïveté. 3. Peixe. 4. População isolada. 5. Predação. I. Artoni, Roberto Ferreira. II. Affonso, Igor de Paiva. III. Universidade Estadual de Ponta Grossa. Biologia Evolutiva. IV.T.

CDD: 597



*Programa de Pós-Graduação em Biologia Evolutiva
Associação Ampla entre a Universidade Estadual de Ponta
Grossa (Departamento de Biologia Estrutural, Molecular e
Genética) e a Universidade Estadual do Centro-Oeste
(Departamento de Ciências Biológicas)*



PPG - Biologia Evolutiva

ATA DE DEFESA DE DISSERTAÇÃO DE MESTRADO Nº. 04/2020

Ata referente à Defesa de Dissertação de Mestrado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Evolutiva, uma Associação Ampla entre a Universidade Estadual de Ponta Grossa e a Universidade Estadual do Centro-Oeste, pela candidata **Bruna Angelina Mayer**.

Aos vinte e oito dias do mês de fevereiro de dois mil e vinte, no auditório do PPG-BioEvoI, da Universidade Estadual de Ponta Grossa, sob a presidência do Prof. Dr. Roberto Ferreira Artoni em sessão pública, reuniu-se a Comissão Examinadora da Defesa de Dissertação do aluno **Bruna Angelina Mayer**, do Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas - Área de concentração em Biologia Evolutiva, visando o título de Mestre, constituída pelos: Prof. Dr. Vinicius Abilhoa (PPG-BioEvoI/UEPG) e Prof.ª Dr.ª Leticia Cucolo Karling (UTFPR). Atestada pela colenda Congregação do Colegiado de Curso do Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas, área de concentração em Biologia Evolutiva. Iniciados os trabalhos a presidência deu conhecimento aos membros da Comissão e ao candidato das normas que regem a defesa de dissertação. A seguir o candidato passou a defesa de sua dissertação intitulada: "**Aspectos comportamentais de um peixe neotropical que experimenta a ausência de peixes predadores sob a perspectiva da hipótese da ingenuidade ecológica**". Encerrada a defesa, procedeu-se ao julgamento e a Comissão Examinadora considerou o candidato **APROVADO**. A Presidência ressaltou que a obtenção do título de Mestre está condicionada ao disposto da atual aprovação de outorga do Título de Mestre em Ciências Biológicas, Área de concentração em Biologia Evolutiva, **com validade de sessenta dias**; assim como comprovante de envio de um artigo científico proveniente de seu trabalho de dissertação a revista com Qualis igual ou superior a B1 (Biodiversidade – Capes) **até o prazo máximo de 90 dias após a defesa**; o não depósito da versão definitiva da Dissertação, bem como as cópias em CD (PDF) com todas as correções feitas e atestadas pelo orientador, assim como o comprovante de envio do artigo nestes prazos, anulará toda possibilidade de outorga definitiva do Título, recebimento de Certidão e outros documentos, bem como a solicitação do Diploma. Nada mais havendo a tratar, lavrou-se a presente ata, que vai assinada pelos membros da Comissão Examinadora.

Observação (se necessário)

Alteração de Título: sim não

Novo título: _____

Ponta Grossa, vinte e oito de fevereiro de dois mil e vinte.

Prof. Dr. Roberto Ferreira Artoni (PPG-BioEvoI/UEPG)

Prof. Dr. Vinicius Abilhoa (PPG-BioEvoI/UEPG)

Prof.ª Dr.ª Leticia Cucolo Karling (UTFPR)

Roberto Ferreira Artoni
Vinicius Abilhoa
Leticia Cucolo Karling

AGRADECIMENTOS

Gostaria de agradecer, primeiramente, aos professores Dr. Roberto Ferreira Artoni e Dr. Igor de Paiva Affonso pela orientação, apoio e confiança durante todo o processo de desenvolvimento da dissertação e do mestrado. Sempre compreensivos e companheiros, não mediram esforços para ajudar no que fosse preciso e possível. Muito obrigada pela oportunidade de participar deste projeto.

Agradeço ao Programa de Pós-graduação em Biologia Evolutiva pela oportunidade de cursar o mestrado, à CAPES pela bolsa concedida, à UEPG e à UTFPR pelo espaço e estrutura, à UNICENTRO pela parceria, ao IAP pela autorização da pesquisa, aos administradores e funcionários do Parque Estadual de Vila Velha pelo apoio, ao Corpo de Bombeiros de Ponta Grossa pela assistência ao trabalho de campo e à RPC e à Imprensa Universitária (UEPG) pela divulgação do projeto de pesquisa.

A todos os professores que de uma forma ou de outra contribuíram para meu trabalho e minha formação, Prof.^a Dr.^a. Rafaela Lopes Falaschi, Prof. Dr. Mateus Henrique Santos, Prof.^a Dr.^a. Letícia Cucolo Karling, Prof.^a Dr.^a. Mara Cristina Almeida, Prof.^a Dr.^a. Maelin Silva, Prof.^a Dr.^a. Jézili Dias, Prof. Dr. Vinícius Abilhoa, Prof. Dr. Raul Rennó Braga, Prof.^a Dr.^a Rosângela Capuano Tardivo, entre outros tantos que trabalham para manter a qualidade de ensino no meio acadêmico, muito obrigada, todos vocês foram muito importantes.

Agradeço, também à equipe de funcionários da UEPG e da UTFR, em especial à secretária Zoli pela atenção e cuidado com os alunos, ao técnico de laboratório Miguel e motorista Jeferson pelo transporte e apoio em coletas, sempre prontos para ajudar.

Muito obrigada a todos os amigos e colegas do PPGBioEvol, do Laboratório de Genética e Evolução da UEPG, do Laboratório de Ecologia Aquática da UTFPR, do Laboratório de Botânica e Conservação da Natureza da UTFPR e toda a equipe do projeto. Foi um grande prazer tê-los comigo nessa caminhada, compartilhando o dia-a-dia, conhecimento, alegrias, angústias... Vocês foram muito importantes, tornando tudo mais fácil e leve (não ousou citar nomes pois a lista é imensa, entretanto, cada um sabe o quanto é importante para mim).

Obrigada a todos os companheiros que participaram das coletas, muitas vezes difíceis, com sol, chuva, calor, frio, mas sempre com alegria, dedicação e

comprometimento. Foram dias cansativos, mas também muito felizes. Sempre lembrarei desses momentos com carinho.

Agradeço ao Eduardo Grou pela confecção dos modelos 3D de *Hoplías* sp. utilizados nos experimentos, ficaram perfeitos.

Obrigada à banca avaliadora pelo tempo dedicado a contribuir para minha dissertação.

Agradeço imensamente à minha família: meu pai Eliéser, minha mãe Angela, minha irmã Brenda e meu namorado Guilherme, por todo apoio e incentivo. Obrigada por acreditarem em mim, sem vocês eu não conseguiria.

Meu carinho e gratidão a todos!

“Se vi mais longe foi por estar
em pé sobre ombros de gigantes.”

Isaac Newton

RESUMO

Populações isoladas por muitas gerações tendem a sofrer alterações genotípicas e fenotípicas que se acentuam ao longo do tempo de forma a inviabilizar o cruzamento com indivíduos da população matriz. Esse fenômeno evolutivo é conhecido como especiação alopátrica e, apesar de relativamente comum, é um processo lento, cujo estabelecimento é de difícil percepção em populações naturais. Dentre as expressões fenotípicas afetadas pelo isolamento, o comportamento pode apresentar alterações discretas. Mediante esse contexto, investigou-se uma população de um pequeno caracídeo Neotropical (*Astyanax aff. fasciatus*) que vive isolada geograficamente em completa abstenção de interações com outra espécie de peixe, e, portanto, experimenta atenuação de efeitos da predação. Tal configuração de isolamento é rara na natureza e caracteriza uma excelente oportunidade para testar hipóteses ecológico-evolutivas, tal como a Hipótese da Ingenuidade Ecológica (HIE), que sugere que o isolamento entre presa e predador acarreta a perda da capacidade da presa reconhecer ou responder com eficiência a uma ameaça de predação. Nesse cenário, investigou-se experimentalmente (i) o reconhecimento do predador (nível 1 da HIE), sob a hipótese de que indivíduos de populações isoladas (PI) perderam a capacidade de reconhecer um peixe predador; e (ii) a resposta a um estímulo de predação (nível 2 da HIE), sob a hipótese de que esses indivíduos isolados apresentam resposta anti-predador similar às apresentadas por indivíduos da população não isolada (PNI). Os resultados sugerem que indivíduos da PI apresentam diminuição da percepção da ameaça de predação específica, mas sua resposta ao estímulo de ataque generalizado é semelhante à resposta apresentada por indivíduos da PNI. Esses resultados sugerem que a ausência do predador ao longo de gerações proporciona a perda de comportamentos com elevado custo energético (como vigilância) e posteriormente comportamentos que demandam custo menor (como fuga). Além disso, a agilidade na fuga provavelmente não é diminuída pois essas populações estão sujeitas a estímulos de outros predadores (como aves) e a interações intraespecíficas negativas, como a agressividade na disputa por recursos.

Palavras-chave: evolução, *naïveté*, peixe, população isolada, predação.

ABSTRACT

Populations isolated for many generations tend to develop genotypic and phenotypic changes that may increase over time and make crossing with individuals from the parent population unfeasible. This evolutionary phenomenon is known as allopatric speciation and, although relatively common, it is a slow process whose establishment is difficult to perceive in natural populations. Among the phenotypic expressions affected by isolation, behavior may show slight changes. Within this context, we investigated a population of a small Neotropical characid (*Astyanax* aff. *fasciatus*) that lives geographically isolated and completely abstaining from interactions with other fish species, and therefore experiences reduction of predation effects. Such high-level isolation configuration is rare in nature and provides an excellent opportunity to test ecological-evolutionary hypotheses, such as the *Naïveté* Hypothesis (NH), which suggests that isolation between prey and predator leads to the loss of the prey's ability to recognize or respond efficiently to a threat of predation. In this scenario, we experimentally tested (i) predator recognition (NH, level 1), under the hypothesis that individuals from isolated populations (IP) lost their ability to recognize a predatory fish; and (ii) the response to a predation cue (NH, level 2), under the hypothesis that these individuals present an anti-predator response which is similar to those presented by individuals from the non-isolated population (NIP). The results suggest that individuals in IP have a decreased perception of the threat of specific predation, but their response to the generalized attack cue is similar to the response presented by individuals in the NIP. These results suggest that the absence of a given predator over generations led to the loss of high-costly behaviors (such as vigilance), and subsequently lower cost behaviors (such as escape). In addition, the escape agility is probably not diminished as these populations are subject to stimuli from other predators (such as birds) and to negative intraspecific interactions, such as aggressiveness in the dispute over resources.

Keywords: Evolution, *naïveté*, fish, isolate populations, predation.

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO GERAL	9
1.1	O PARQUE ESTADUAL DE VILA VELHA	10
1.2	<i>Astyanax aff. fasciatus</i>	13
1.3	UMA VISÃO SOBRE O ESTADO DA ARTE DE POPULAÇÕES ISOLADAS DE PEIXES	15
	REFERÊNCIAS	16
2	EFEITOS DO ISOLAMENTO GEOGRÁFICO NO COMPORTAMENTO ANTI-PREDADOR DE UMA POPULAÇÃO SELVAGEM SOB A PERSPECTIVA DA HIPÓTESE DA INGENUIDADE	19
2.1	INTRODUÇÃO	19
2.2	MATERIAL E MÉTODOS	21
2.2.1	Espécies e Área de Estudo	21
2.2.2	Coleta e Aclimatação	23
2.2.3	Experimento 1: Reconhecimento do Predador.....	24
2.2.4	Experimento 2: Resposta Anti-Predador	27
2.3	RESULTADOS	28
2.3.1	Experimento 1	28
2.3.2	Experimento 2	29
2.4	DISCUSSÃO	30
	REFERÊNCIAS	32

1 INTRODUÇÃO GERAL

A Biologia Evolutiva é o ramo da ciência que investiga mecanismos geradores da biodiversidade. O conhecimento dos processos evolutivos e de todas as questões envolvidas subsidiam direcionamentos precisos de ações de conservação da natureza (CRANDALL et al., 2000, FRANKHAM, 2010). Dentro do contexto de pesquisas em evolução, uma Unidade de Conservação no Município de Ponta Grossa, Paraná, o Parque Estadual de Vila Velha (PEVV), apresenta uma configuração ambiental rara em que populações da mesma espécie são encontradas sob pressões naturais distintas, condições essas que fornecem uma oportunidade única para estudar eventos evolutivos recentes.

O PEVV é uma unidade de conservação que se localiza no alto curso da bacia do Rio Tibagi, em Ponta Grossa, estado do Paraná, região Sul do Brasil. Esta região apresenta formas raras de arenito, conhecidas localmente como *furnas* ("cavernas profundas e íngremes") que são buracos naturais. A conectividade de grandes massas de água está ausente, mas há um fluxo contínuo entre as furnas através de pequenos poros das rochas. Há ainda, no PEVV, a Lagoa Dourada, ambiente conectado a um riacho, o que permite fluxo gênico.

Habitando o PEVV estão populações de lambaris da espécie *Astyanax aff. fasciatus*, que serão utilizados como organismos modelo para investigar possíveis divergências evolutivas de populações sob diferentes graus de isolamento e diferentes pressões evolutivas. Essas divergências podem estar ligadas a um processo de especiação alopátrica (MATOSO et al., 2010, SHIBATTA; ARTONI, 2005).

Muitas linhas de pesquisa podem ser aplicadas no PEVV para que obtenha-se um maior entendimento sobre os diversos fatores que cercam a especiação. Para as questões comportamentais e de interação, várias hipóteses ecológicas podem ser testadas, todas integralmente baseadas no fator de isolamento. Inicialmente, a hipótese da ingenuidade (DARWIN, 1839; 1845) pode fornecer algumas compreensões como, por exemplo, o auxílio ao entedimento da dinâmica de invasão de espécies. A ingenuidade pode ser interpretada como uma novidade evolutiva ou ecológica para a qual um determinado organismo está despreparada e é comumente

abordada em estudos ecológicos em ilhas ou relacionados à invasão (SAUL et al., 2013, CARTHEY; BANKS, 2014).

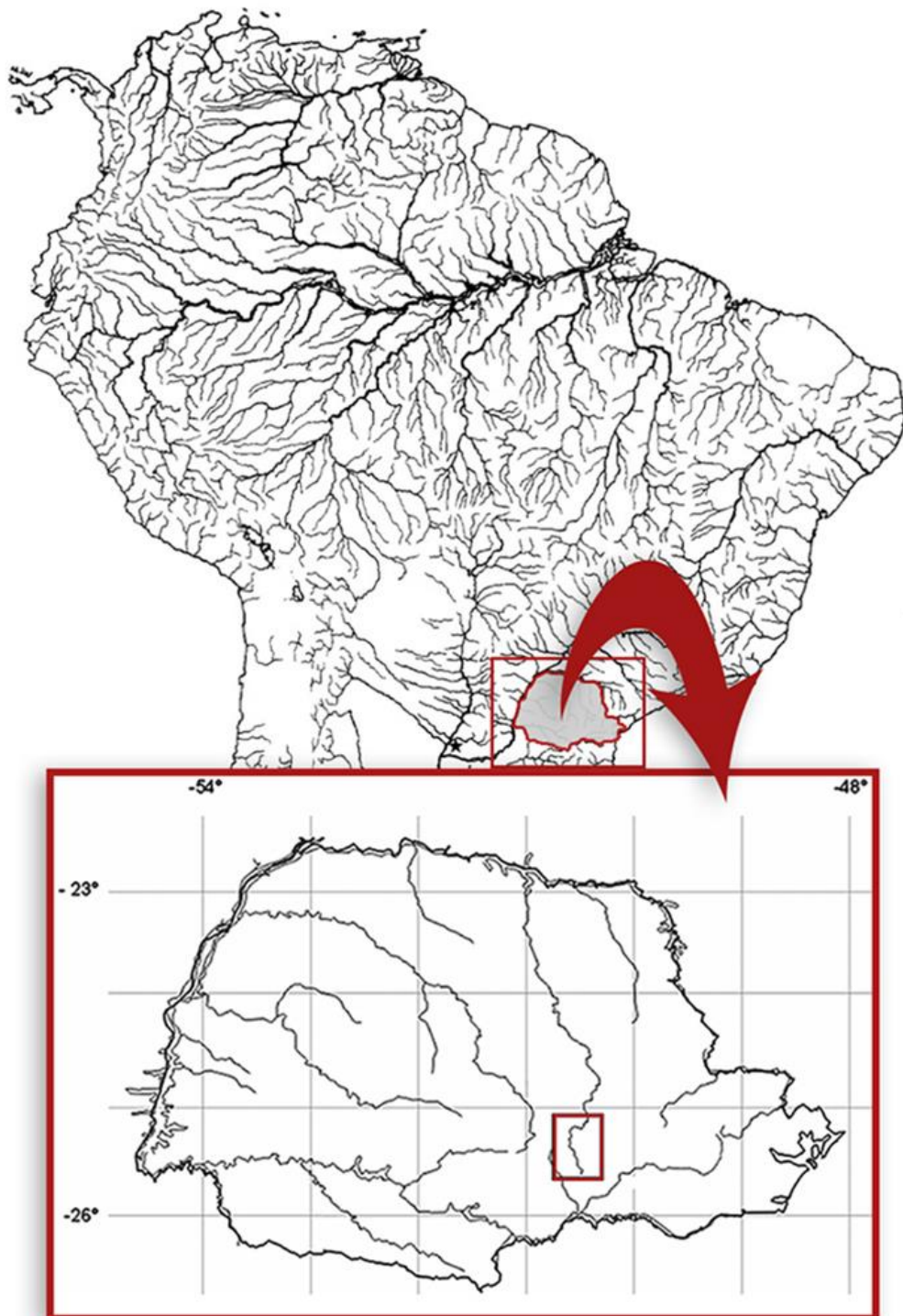
Considerando que as populações de peixes das furnas estão em condições de isolamento a inúmeras gerações e portanto livres de inimigos naturais como predadores e competidores, é provável que a diminuição de interações interespecíficas negativas tenham permitido a seleção de indivíduos com respostas anti-predador ineficientes ou ausentes (COX; LIMA, 2006; SIH et al. 2010).

1.1 O PARQUE ESTADUAL DE VILA VELHA

O Parque Estadual de Vila Velha (PEVV), segundo Campos e Dalcomune (2011), foi estabelecido como uma Unidade de Conservação, no ano de 1953 e está localizado numa região denominada Campos Gerais, no Sul do Brasil (Figura 1), entre as coordenadas 25°12'34" e 25°15'35" de latitude S, 49°58'04" e 50°03'37" de longitude W abrangendo uma área de 3.122,11ha, com altitude máxima de 1.068m. Possui um clima temperado de acordo com a classificação climática de Köppen e encontra-se no curso superior do rio Tibagi, abrigando parte das nascentes do mesmo, cuja drenagem conta com duas bacias principais: a do rio Quebra Perna e do rio Guabiroba (CAMPOS; DALCOMUNE, 2011). Ainda de acordo com Campos e Dalcomune (2011), no PEVV ocorrem Formações denominadas por Maack (1946b apud CAMPOS; DALCOMUNE, 2011) como "Arenito Vila Velha" que conta com arenitos esbranquiçados da Formação Furna e siltitos da formação Ponta Grossa, que são sobrepostos por arenitos róseos-avermelhados do Grupo Itararé.

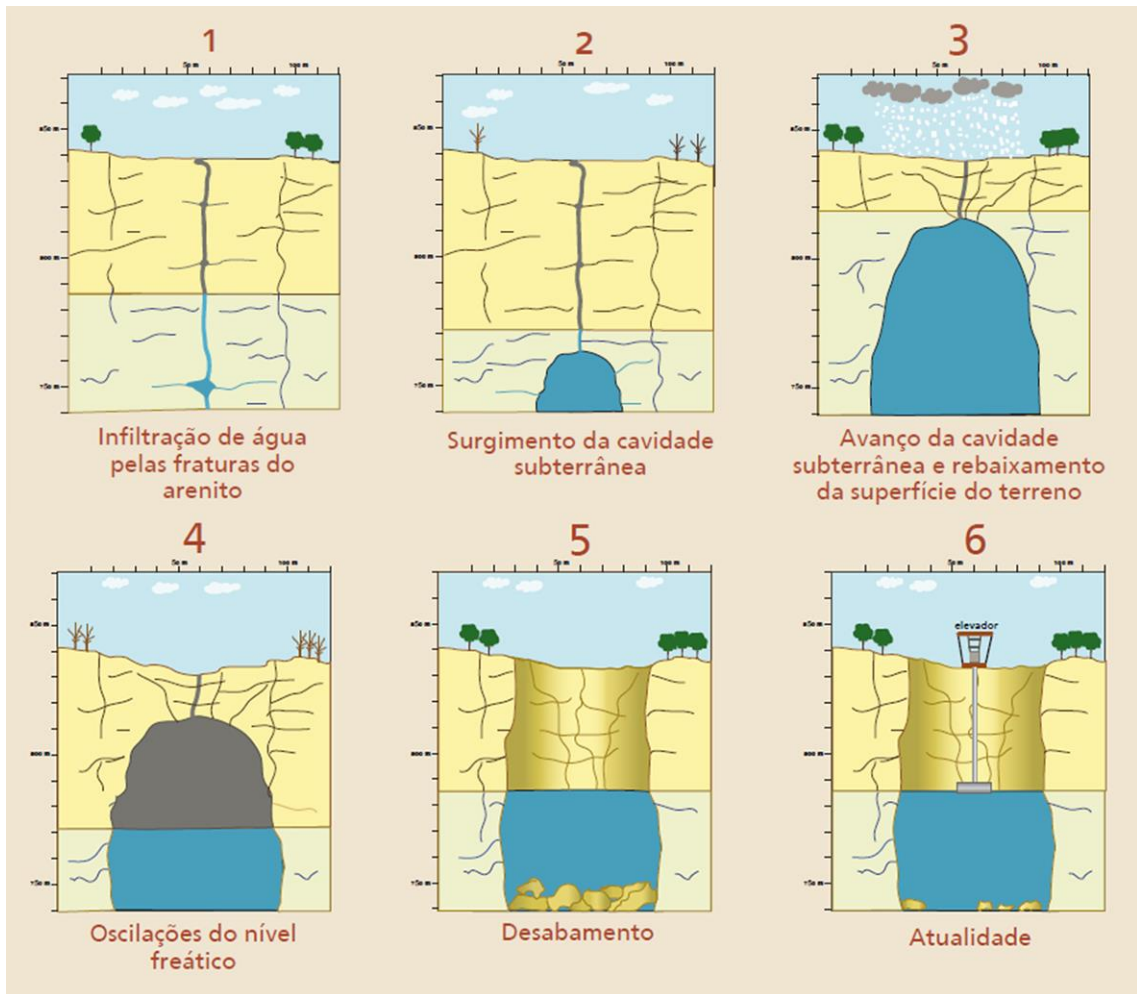
Dentre as feições de relevo encontradas no PEVV, destacam-se as *furnas* que, segundo Melo, et. al. (2011) são "um tipo de poço de desabamento (sinkholes), formados pelo colapso do teto de grandes cavidades subterrâneas" (Figura 2). Estas possuem diâmetro médio de 80 m com paredes atingindo profundidades de até 110 m sendo a lâmina de água com cerca de 50 m, sendo tais formações interconectadas por águas subterrâneas (CAMPOS; DALCOMUNE, 2011). Existem várias furnas no PEVV, entretanto, as mais conhecidas são as furnas denominadas Furna 1, 2, 3 e 4 e Lagoa Dourada (Figura 3) sendo a Furna 3 seca, e a Lagoa Dourada uma furna em "estágio terminal", assoreada (MELO, et. al., 2011; CAMPOS; DALCOMUNE, 2011). No presente estudo o foco está na Furna 2 que é o local onde se encontra uma população de *Astyanax aff. fasciatus* isolada.

Figura 1 – Mapa representando a localização do Parque Estadual de Vila Velha (PEVV).



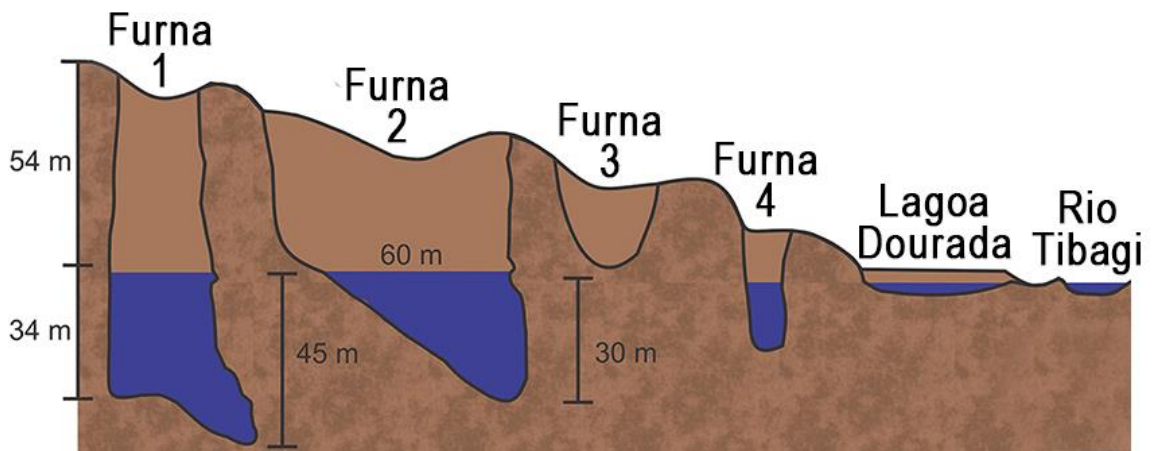
Fonte: Adaptado de Campos e Dalcomune (2011)

Figura 2 – Representação gráfica do processo de formação das Furnas.



Fonte: Mineropar

Figura 3 – Representação de profundidade das Furnas (sinkholes) e Lagoa Dourada (Dourada Lagoon)



Fonte: Adaptado de Matoso et al. (2013)

O PEVV é conhecido nacional e internacionalmente por sua relevância turística, científica e ecológica como escrito por Campos e Dalcomune (2011) que

destacam que o desenvolvimento de pesquisas na fauna local são de grande importância.

1.2 *Astyanax* aff. *fasciatus*

O gênero *Astyanax* é, segundo Matoso et al. (2013), um dos mais diversos e numerosos dentro da família Characidae apresentando uma grande plasticidade fenotípica e genética. Estão presentes em abundância nas águas tropicais e subtropicais da América do Sul e Central (MELO, 2005) e apresentam grande valor comercial e científico, sendo também muito utilizado na pesca esportiva (SHIBATTA; ARTONI, 2005). Este gênero se trata de um grupo polifilético sendo difícil a delimitação entre as espécies (GAVAZZONI; MARGARIDO; GRAÇA, 2016).

A espécie *Astyanax fasciatus* (Cuvier, 1819) é considerada um complexo de espécies crípticas (PAZZA et al., 2008). Os peixes desta espécie são conhecidos popularmente como lambari-do-rabo-vermelho. Indivíduos da espécie *A. fasciatus* são encontrados somente no Rio São Francisco, alto curso do Rio Paraná, sendo que as populações provindas de outros lugares provavelmente são espécies distintas (MELO, 2005), entretanto, devido à semelhança, apesar de ainda não ser descrita, a espécie encontrada no Rio Tibagi e seus afluentes são identificados como *Astyanax* aff. *fasciatus*. Um estudo publicado por Matoso et al. (2010), mostra o resultado de análises da variabilidade genética comparando indivíduos de 3 locais: Furnas (1 e 2), Lagoa Dourada e Rio Tibagi, onde resultados mostram diferenças significativas entre as populações do Rio Tibagi e da Lagoa Dourada quando comparados à população das Furnas. Esses resultados sugerem que um possível fenômeno evolutivo esteja ocorrendo nesta população, como efeito fundador e deriva genética, originado por evento de isolamento, possivelmente vicariância que é proveniente de modificações geológicas, porém esse dado ainda é incerto (SHIBATTA; ARTONI, 2005). Estudos morfométricos também corroboram com a hipótese citada anteriormente pois a população da Furna 2 se mostra diferente em alguns aspectos morfológicos (principalmente diferenças nas escamas circum-pedunculares e no número de raios da nadadeira anal) quando comparadas a populações externas (SHIBATTA; ARTONI, 2005). Outra diferença, que é possível observar, mas que ainda não existem publicações sobre tal, é o tamanho dos olhos. Os indivíduos da Furna 2 apresentam olhos maiores quando comparados aos

indivíduos da Lagoa Dourada (ainda sem base estatística, apenas observação dos pesquisadores) e essa característica pode estar relacionada a quantidade de luz que incide na Furna 2, sendo menor que a luminosidade da Lagoa Dourada.

A população da Furna 1 já foi extinta devido à eutrofização da água desencadeada pelos excrementos liberados no período reprodutivo de aves que habitam o local (MATOSO et al., 2010). Tal acontecimento reforça a importância de se estudar a população isolada que ainda habita a Furna 2 (Figura 4) a fim de compreender sua ecologia e, desta forma contribuir para a sua preservação.

Figura 4 – *Astyanax* aff. *fasciatus* coletado na Furna 2 do Parque Estadual de Vila Velha, Brasil.



Fonte: Luz Elena de La Ossa Guerra.

Alguns estudos já foram feitos com esta população, especialmente em relação à parte genética, mas, ainda há muito a ser aprendido. Esforços estão sendo direcionados à projetos envolvendo esta população a fim de levantar dados importantes para a sua conservação, entre eles estão dados morfométricos, parasitológicos, populacionais e comportamentais, como no presente estudo. Outra importante relevância ao estudo é trazida pelo fato de que esta configuração é rara no mundo, onde uma população de peixes está extremamente isolada intra e interespecificamente, proporcionando a oportunidade de estudar o processo de especiação sob diferentes perspectivas.

1.3 UMA VISÃO SOBRE O ESTADO DA ARTE DE POPULAÇÕES ISOLADAS DE PEIXES

Com base no contexto já citado, foi feito um breve levantamento de publicações a fim de conhecer populações que experimentam o nível de isolamento semelhante ao encontrado na Furna 2 do PEVV. Foram analisados os artigos obtidos através da base de periódicos “Web of Science” (ISI Web of Knowledge – <http://apps.webofknowledge.com>) para resultados de busca com os termos “*isolat** *populat**” or “*populat* isolat**” no primeiro campo de busca e, no segundo campo de busca, “and ‘*fish**” , pesquisando em “tópico” que abrange título, resumo e palavras-chave. A pesquisa foi realizada entre os meses de maio e março de 2019.

A base de dados apresentou um resultado de 467 artigos, dos quais 90 foram selecionados para análise, através da leitura do resumo, por envolverem estudos de populações isoladas de peixes. A maioria das populações estudadas é dulcícola contando com 46 publicações, 19 publicações estudam populações marinhas e 12 apresentam populações anádromas. Já em relação às famílias de peixes, a que possui maior ocorrência foi a família Salmonidae com publicações, seguido por Cichlidae e Cyprinidae.

Quanto ao conteúdo destas publicações, a maioria apresenta populações fragmentadas recentemente com abordagens de interações intraespecíficas e sem casos de isolamento total de interações interespecíficas com outros peixes. Muitas dessas sofrem fragmentação devido à ação antrópica, poucas apresentam uma fragmentação natural e antiga. Apenas três estudos trazem dados de população isolada comparável à população foco de estudo neste trabalho, mas nenhuma destas populações experimenta o isolamento total relatado para *Astyanax aff. fasciatus*.

Ademais, apesar de não evidenciadas nessa pesquisa, estudos com populações de peixes dos *Blue holes*, Bahamas, investigam aspectos ecológico-evolutivos acerca de populações de *Gambusia hubbsi*, que experimenta diversos níveis de isolamento e interações (LANGERHANS; GIFFORD; JOSEPH, 2007, MARTIN et al., 2013, HEINEN et al., 2013, LANGERHANS; MAKOWICZ, 2009, LANGERHANS; GIFFORD, 2009). Merece destaque o estudo predador-presa desenvolvido por Fowler (2018), cujos resultados vão de encontro ao estudo inédito apresentado nessa dissertação.

REFERÊNCIAS

- CAMPOS, J. B.; DALCOMUNE, M. A. O Parque Estadual de Vila Velha. In: Carpanezi, O. T. B. & Campos, J. B. orgs. Coletânea de Pesquisas: Parques Estaduais de Vila Velha, Cerrado e Guartelá. Curitiba, Instituto Ambiental do Paraná. 2011. v.1
- CARTHEY, A. J. R.; BANKS, P. B. Naïveté in novel ecological interactions: lessons from theory and experimental evidence. **Biological Reviews**, [s.l.], v. 89, n. 4, p.932-949, 2014
- COX, J. G.; LIMA S. L. Naiveté and an aquatic-terrestrial dichotomy in the effects of introduced predators. **Trends Ecol Evol**, 674–680, 2006.
- CRANDALL, K. A. et al. Considering evolutionary processes in conservation biology. **Trends In Ecology & Evolution**, [s.l.], v. 15, n. 7, p.290-295, jul. 2000. Elsevier BV.
- DARWIN, C. R. (1839). Narrative of the Surveying Voyages of his Majesty's Ships Adventure and Beagle between the Years 1826 and 1836, Describing their Examination of the Southern shores of South America, and the Beagle's Circumnavigation of the Globe. **Journal and remarks**. 1832–1836 . Henry Colburn, London.
- DARWIN, C. R.. Beagle Round The World, Under The Command Of Capt. Fitz Roy, R.N. **Journal of researches into the natural history and geology of the countries visited During The Voyage Of H.M.S 2d edition**, 1845.
- FRANKHAM, R. Challenges and opportunities of genetic approaches to biological conservation. **Biological Conservation**, [s.l.], v. 143, n. 9, p.1919-1927, set. 2010. Elsevier BV.
- FOWLER, A. E. et al. Predator loss leads to reduced antipredator behaviours in Bahamas mosquitofish. **Evolutionary Ecology Research**, v. 19, p.387-405, 2018
- GAVAZZONI, M.; MARGARIDO, V. P.; GRAÇA, W. J. da. **UMA ABORDAGEM SISTEMÁTICA EM ESPÉCIES DE *Astyanax* (CHARACIFORMES, CHARACIDAE, INCERTAE SEDIS) DA BACIA DO ALTO-MÉDIO RIO URUGUAI ATRAVÉS DA ANÁLISE CITOGENÉTICA BÁSICA E MOLECULAR**. 2016. 85 f. Dissertação (Mestrado) - Curso de Programa de Pós-graduação Stricto Sensu em Conservação e Manejo de Recursos Naturais, Centro de Ciências Biológicas e da Saúde, Universidade Estadual do Oeste do Paraná, Cascavel, 2016.
- HEINEN, J. L. et al. Environmental drivers of demographics, habitat use, and behavior during a post-Pleistocene radiation of Bahamas mosquitofish (*Gambusia hubbsi*). **Evolutionary Ecology**, [s.l.], v. 27, n. 5, p.971-991, 8 jan. 2013. Springer Science and Business Media LLC.
- LANGERHANS, R. B.; GIFFORD, M. E.. DIVERGENT SELECTION, NOT LIFE-HISTORY PLASTICITY VIA FOOD LIMITATION, DRIVES MORPHOLOGICAL

DIVERGENCE BETWEEN PREDATOR REGIMES IN GAMBUSIA HUBBSI. **Evolution**, [s.l.], v. 63, n. 2, p.561-567, fev. 2009.

LANGERHANS, R. Brian; GIFFORD, Matthew E.; JOSEPH, Everton O.. ECOLOGICAL SPECIATION IN GAMBUSIA FISHES. **Evolution**, [S.L.], v. 61, n. 9, p. 2056-2074, set. 2007. Wiley.

LANGERHANS, R. B.; MAKOWICZ, A. M.. Shared and unique features of morphological differentiation between predator regimes in *Gambusia caymanensis*. **Journal Of Evolutionary Biology**, [s.l.], v. 22, n. 11, p.2231-2242, nov. 2009. Wiley

MAACK, R. 1946b. *Notas preliminares sobre uma nova estratigrafia do Devoniano do Estado do Paraná*. In: CONGRESSO PAN-AMERICANO DE ENGENHARIA DE MINAS E GEOLOGIA, 2, Rio de Janeiro. Anais.

MARTIN, R. A. et al. EVOLUTION OF MALE COLORATION DURING A POST-PLEISTOCENE RADIATION OF BAHAMAS MOSQUITOFISH (*GAMBUSIA HUBBSI*). **Evolution**, [s.l.], v. 68, n. 2, p.397-411, 11 out. 2013. Wiley.

MATOSO, D. A., et al. Molecular taxonomy and evolutionary hypothesis concerning *Astyanax fasciatus* (Characiformes, Characidae) from Vila Velha State Park and Tibagi and Iguçu Rivers. **Genetics And Molecular Research**, [s.l.], v. 12, n. 1, p.631-638, 2013. Genetics and Molecular Research.

MATOSO, D. A. *et al.* Preliminary Qualitative Analysis on mtDNA in *Astyanax fasciatus* Populations Cuvier, 1819 (Teleostei; Characidae) Indicate Population Distinctiveness. **Brazilian Archives Of Biology And Technology: An International Journal**, [S.l.], v. 53, n. 3, p. 663-667, maio, 2010.

MELO, F. A. G. de. **REVISÃO TAXONÔMICA DO COMPLEXO DE ESPÉCIES ASTYANAX FASCIATUS (CUVIER, 1819) (TELEOSTEI, CHARACIFORMES, CHARACIDAE)**. 2005. 293 f. Tese (Doutorado) - Curso de Ciências Biológicas, Zoologia, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2005.

MELO, M. S. DE; et. al. A Geologia no Plano de Manejo do Parque Estadual de Vila Velha, PR. In: Carpanezzi, O. T. B. & Campos, J. B. orgs. **Coletânea de Pesquisas: Parques Estaduais de Vila Velha, Cerrado e Guartelá**. Curitiba, Instituto Ambiental do Paraná. 2011. v.1

PAZZA, R.; KAVALCO, S. A. F.; PENTEADO, P. R.; KAVALCO, K. F.; ALMEIDA-TOLEDO, L. F. de. The species complex *Astyanax fasciatus* Cuvier (Teleostei, Characiformes) – a multidisciplinary approach. **Journal Of Fish Biology**, [S.L.], v. 72, n. 8, p. 2002-2010, jun. 2008. Wiley.

SAUL W-C.; JESCHKE J. M.; HEGER T. The role of eco-evolutionary experience in invasion success. **NeoBiota**, 17: 57–74, 2013.

SHIBATTA, O. A.; ARTONI, R. F. Sobre a identidade das populações alopátricas de *Astyanax* (characiformes, characidae) das formações Furna 1 e Furna 2 do Parque Estadual de Vila Velha, ponta grossa, paraná, brasil. **Publicatio Uepg**: Ciencias

Biologicas e da Saúde, [s.l.], v. 11, n. 2, p.7-12, 2005. Universidade Estadual de Ponta Grossa (UEPG)

SIH, A. et al. Vonesh. Predator–prey naïveté, antipredator behavior, and the ecology of predator invasions. **Oikos**, 119: 610–621, 2010.

2 EFEITOS DO ISOLAMENTO GEOGRÁFICO NO COMPORTAMENTO ANTI-PREDADOR DE UMA POPULAÇÃO SELVAGEM SOB A PERSPECTIVA DA HIPÓTESE DA INGENUIDADE

2.1 INTRODUÇÃO

Diferentes pressões ambientais podem resultar em mudanças genotípicas e fenotípicas divergentes em populações naturais (HEINEN-KAY et al., 2016, MONTEIRO; DUARTE; REIS, 2003, RIESCH; MARTIN; LANGERHANS, 2013), tais alterações podem ser etapas do processo de especiação que, segundo a hipótese clássica do conceito biológico de espécie, se dá a partir do momento em que ocorre isolamento reprodutivo (FREEMAN; HERRON, 2009). Assim o comportamento (aprendido ou inato), considerado uma expressão do fenótipo, varia quando populações estão expostas a diferentes situações ambientais (ALCOCK, 2011). Quando se abordam alterações comportamentais do ponto de vista evolutivo, é preciso investigar se existem diferenças intrapopulacionais (polimorfismo) e entender se tais variações apresentam valor adaptativo (ALCOCK, 2011).

Indivíduos de populações isoladas (PI) que experimentam a diminuição de interações interespecíficas negativas, podem apresentar alteração de características específicas quando comparados com indivíduos de populações não isoladas (PNI) ao longo do tempo evolutivo (BLUMSTEIN; DANIEL; SPRINGETT, 2004, COX; LIMA, 2006, HEINEN-KAY et al., 2016, LOSOS et al., 2006). Essas alterações são provenientes da “seleção relaxada” que é definida como a perda de um agente seletivo. Se, ao longo de gerações, determinada espécie perder o contato com o agente seletivo, certas características relacionadas a ele podem também ser perdidas, esse fenômeno é denominado “seleção inversa” (WUND et al., 2015).

A presença do predador afeta não somente a resposta direta à predação, mas também outros comportamentos (HEINEN-KAY et al., 2016), como consequência pode ocorrer a redução do valor adaptativo (LIND; CRESSWELL, 2005), uma vez que os animais tomam importantes decisões de acordo com os riscos enfrentados (HEINEN-KAY et al., 2016, KATS; DILL, 1998). A pressão evolutiva exercida pela predação é uma das interações que mais seleciona mudanças fenotípicas, como morfologia e comportamento (LANGERHANS; MAKOWICZ, 2009, LIMA; DILL, 1990).

Na ausência de predador os indivíduos que apresentam resposta anti-predador diminuída podem ter vantagem evolutiva sobre indivíduos que se comportam como se ainda estivessem na presença de tal (FOWLER, 2018). Isso se deve ao fato de que quando não há mais determinada pressão evolutiva ocorre um aumento na variação do fenótipo ligado à essa pressão, e tal variação recruta características que antes traziam um baixo valor adaptativo, mas agora podem trazer certas vantagens evolutivas (JOLLY; WEBB; PHILLIPS, 2018, MCPHEE; MCPHEE, 2012). Essas vantagens, no caso do comportamento anti-predador, se dão pelo fato de que os indivíduos que já não têm este comportamento, podem apresentar uma exploração melhor do habitat com maior capacidade de defesa territorial, mais sucesso no forrageio e, por consequência, uma nutrição melhor, um desenvolvimento mais eficiente e maior sucesso reprodutivo (GHERARDI et al., 2011; BROWN et al., 2006). Por decorrência destes fatores, com o acúmulo das gerações, pode ocorrer a perda da resposta anti-predador, que impossibilita a presa de reconhecer o perigo, tornando-a mais suscetível à predação (FOWLER, 2018). É essa ausência de resposta, conhecida como *Naïveté* (ou ingenuidade), que coloca a população de presas sob risco em caso de um reencontro com o predador (BLUMSTEIN; DANIEL; SPRINGETT, 2004; RAMAMONJISOA; NAKANISHI; NATUHARA, 2019; SALO, 2007).

Charles Darwin (1839,1845) descreveu a mansidão das aves de Galápagos que, inclusive, se deixavam tocar por humanos. Embora esse tenha sido um dos primeiros relatos de ingenuidade ecológica, a descrição e fundamentação da Hipótese da Ingenuidade Ecológica (*Naïveté Hypothesis*, HIE), fora apresentada mais de um século depois (DIAMOND; CASE, 1986). Essa hipótese sugere que existem três níveis de ingenuidade definidos: (i) a presa não reconhece o predador; (ii) a presa reconhece porém não apresenta resposta anti-predador; e (iii) a presa reconhece e responde a esse predador, porém a resposta não é eficiente a ponto de evitar a predação (BANKS; DICKMAN, 2007, CARTHEY; BANKS, 2014).

Nesse contexto, utilizou-se uma população natural de caracídeos neotropicais *Astyanax aff. fasciatus* (Cuvier, 1819) que experimenta o isolamento geográfico a inúmeras gerações (SHIBATTA; ARTONI, 2005) como modelo para compreender aspectos da interação predador-presa no contexto evolutivo da HIE. Essa população natural perdeu o contato com quaisquer outras espécies de peixe e vive isolada em uma fuma (lago natural e isolado no fundo de uma cratera). A

ausência de um peixe predador pode ter proporcionado a perda de comportamentos ligados à sua presença, a não ser que outra fonte de seleção tenha agido e proporcionado a manutenção de comportamentos ancestrais (FOWLER, et. al., 2018; ALCOCK, 2011). A fim de testar os níveis de ingenuidade dessa população isolada, utilizaram-se experimentos laboratoriais que visaram detectar diferenças comportamentais de indivíduos de *Astyanax* aff. *fasciatus* em condição de isolamento e de não isolamento geográfico, sob as hipóteses de que (i) indivíduos de populações isoladas perderam a capacidade de reconhecer um peixe predador e, (ii) apesar de não reconhecerem tal predador, esses indivíduos apresentam resposta de fuga similar às respostas apresentadas por indivíduos da população não isolada frente a um estímulo de predação.

2.2 MATERIAL E MÉTODOS

2.2.1 Espécies e Área de Estudo

Para os experimentos foram utilizados exemplares de *Astyanax* aff. *fasciatus* (Figura 1) e *Hoplias* sp., conhecido popularmente como traíra (figura 2), sendo o primeiro a espécie de estudo e o segundo seu predador natural (MICHELS-SOUZA, 2011). Apesar de a traíra ser um predador comum em águas Neotrópicas, a população isolada foco desse estudo não experimenta essa pressão de predação.

Figura 1 – *Astyanax* aff. *fasciatus* coletado na furna 2 do Parque Estadual de Vila Velha, Brasil.



Fonte: Luz Elena de La Ossa Guerra.

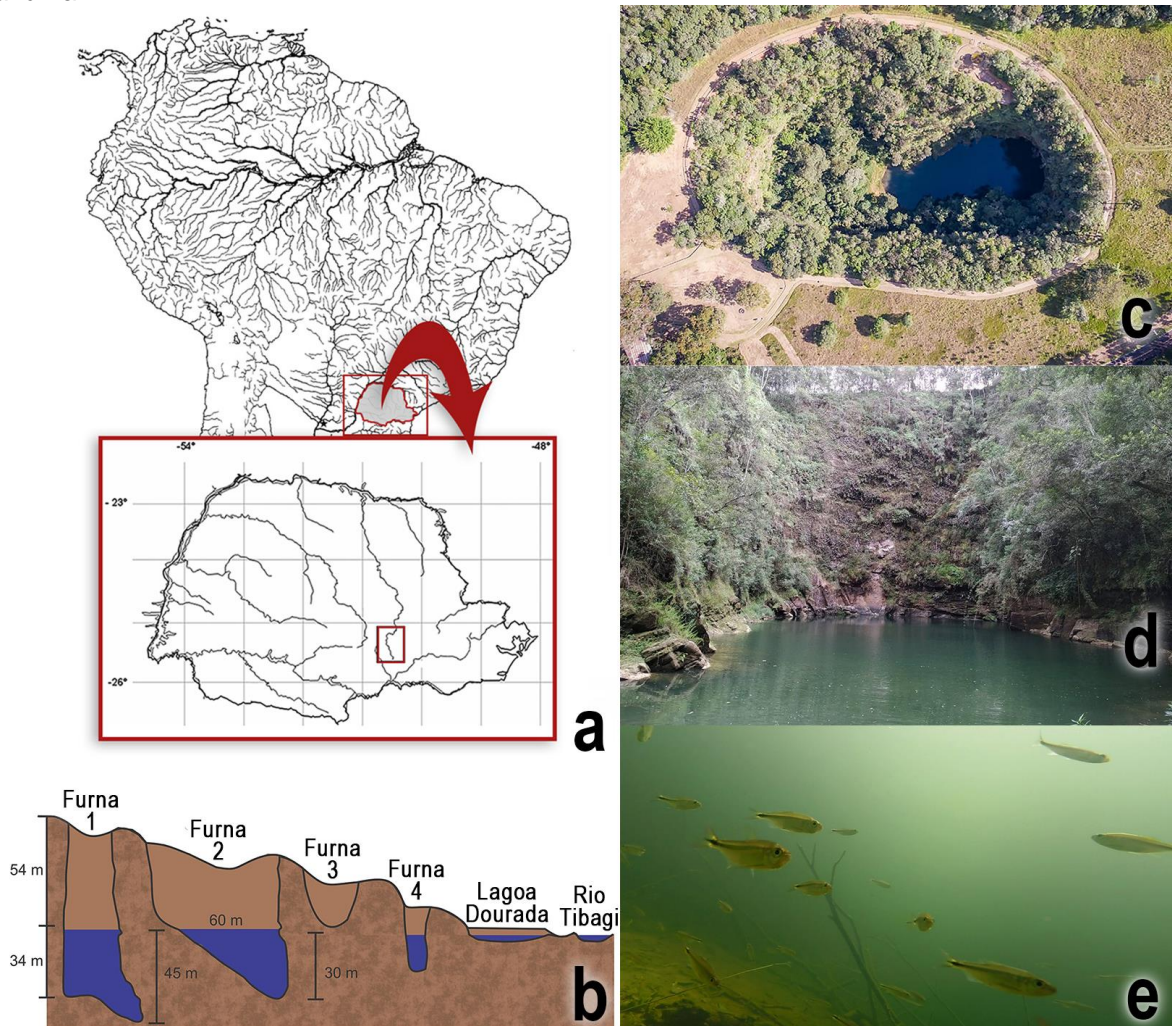
Figura 2 – *Hoplias* sp. utilizado para o experimento que testa o nível 1 de ingenuidade.



Fonte: A autora e Luz Elena de La Ossa Guerra.

O Parque Estadual de Vila Velha (PEVV), Paraná (Figura 3a), região sul do Brasil ($25^{\circ}14'09''$ S, $50^{\circ}00'17''$ W), conta com a formação geológica de crateras íngremes que abrigam lagos no seu interior, chamados de furnas (Figura 3b). O peixe utilizado como modelo nesse estudo é encontrado em uma dessas furnas (furna 2) (Figura 3c), onde os indivíduos estão em isolamento severo a inúmeras gerações (SHIBATTA; ARTONI, 2005). A população controle e o predador (*Hoplias* sp.) são encontrados em um ambiente vizinho, conhecido como Lagoa Dourada (Figura 2.3d), que é também uma furna, porém já bastante sedimentada (CAMPOS; DALCOMUNE, 2011) e conectada por riachos com o Rio Tibagi.

Figura 3 - a) mapa representando o Paraná com destaque para a região onde está localizado o PEVV; b) representação lateral das furnas encontrada no PEVV, Lagoa Dourada e Rio Tibagi; c) imagem aérea feita com drone da furna 2; d) imagem horizontal da furna 2 e; e) imagem subaquática da furna 2.



Fonte: a) adaptado de Campos e Dalcomune (2011); b) Adaptado de Matoso et al. (2013); c) imagens aéreas, Raul Rennó Braga; d) e e) a autora.

2.2.2 Coleta e Aclimação

As coletas dos exemplares de *Astyanax* aff. *fasciatus* foram realizadas entre fevereiro e outubro de 2019 na Furna 2 e na Lagoa Dourada com o uso de redes de arrasto e covos. Após a coleta os peixes foram transportados vivos em sacos plásticos para o Laboratório de Ecologia Aquática da Universidade Tecnológica Federal do Paraná – Campus Ponta Grossa, onde foram alocados separadamente em tanques de 500 l; e um exemplar de *Hoplias* sp. foi alocado em um aquário com 50 l. Os peixes foram aclimatados às condições laboratoriais (ciclo de luz 12-12 horas, temperatura de 20° C, água recirculante com aeração) durante dez dias antes

dos experimentos. Os *Astyanax* foram alimentados com ração comercial duas vezes ao dia e o exemplar de *Hoplias sp.* foi alimentado com pequenos caracídeos uma vez ao dia, ambos até a saciação.

O projeto foi executado com autorização para coleta de material biológico junto ao Ministério do Meio Ambiente (MMA/ICMbio N°. 15115-1) e do Instituto Ambiental do Paraná (IAP Protocolo 15.190.528-5; Autorização 15.18). Os procedimentos foram autorizados pelo Comitê de Ética em Pesquisa no Uso de Animais da Universidade Tecnológica Federal do Paraná (CEUA parecer N°. 2018-025/2018). Os espécimes foram identificados e depositados na coleção ictiológica do Museu de História Natural do Capão da Imbuia, Curitiba, Paraná, Brasil, sob o número de voucher MHNCI13001.

2.2.3 Experimento 1: Reconhecimento do Predador

Esse experimento consistiu em investigar o primeiro nível da Hipótese da Ingenuidade Ecológica (HIE), para tanto analisou-se o comportamento de indivíduos de populações isoladas (PI) e não isoladas (PNI) de *Astyanax aff. fasciatus* frente ao estímulo de predação de *Hoplias sp.* A utilização de um predador vivo permite aproximar esse tipo de experimento em laboratório à realidade do ambiente natural, e dessa forma minimizar erros de interpretação (CARTHEY; BANKS, 2014). Ademais, o experimento com um predador vivo permite que a presa seja exposta tanto a estímulos visuais quanto químicos em um único ensaio, sendo esse último de relevante importância para reconhecimento do predador em ambientes aquáticos (MITCHELL; BAIROS-NOVAK; FERRARI, 2017).

Os ensaios foram realizados em aquários (arenas) com dimensões de 60 x 35 x 35 cm e preenchidos com 50 l de água com condições físico-químicas idênticas às dos tanques de aclimação para evitar comportamento de alocação de risco (LIMA; BEDNEKOFF 1999; FERRARI et al. 2009). Os fundos dos aquários foram cobertos com uma camada de pequenas pedras (diâmetro < 2 mm) para minimizar o *stress* e, momentos antes do experimento, as bombas de água foram desligadas a fim de cessar o fluxo durante a execução. As arenas foram cobertas nas laterais com um pano preto para evitar estímulos indesejados, e apresentavam fundo quadriculado (10 x 10 cm) de modo a permitir mensurar os deslocamentos dos

peixes. Essas arenas foram alojadas dentro de um set de filmagem com paredes escuras e a parte da frente foi aberta para filmagem por câmeras tipo *full-HD* (*Logitech C922*, resolução de 15 quadros por segundo e 1080 *pixels*) posicionadas na frente das arenas (Figura 4). Indivíduos de *Astyanax aff. fasciatus* da PI e da PNI foram colocados um por vez dentro de cada arena para uma segunda aclimação de 18 horas precedentes ao experimento. Esse período foi determinado com base em experimentos piloto que sugeriram que após cerca de 12 horas os indivíduos apresentavam comportamento natural de forrageio e exploração do ambiente. O período de aclimação pode variar de espécie para espécie e de acordo com o tipo de experimento, sendo que não há uma generalização em torno dessa metodologia (NANNINGA et al., 2017).

Figura 4 – Set de filmagem onde foram filmados os experimentos, montado com paredes pretas para evitar estímulos visuais indesejados.



Fonte: A autora.

Após esse período, uma divisória foi colocada entre as arenas dividindo-as em duas partes iguais. Em um dos lados ficou a presa [CP (médio) = $48,90 \pm 17,67$ mm (PNI); CP (médio) = $54,88 \pm 15,61$ mm (PI)] e do lado oposto foi inserido um indivíduo de traíra (CP = 18 cm, Figura 5). A fim de prevenir um eventual ataque e preservar as presas, o predador foi alimentado momentos antes do experimento. Após 30 minutos a divisória foi removida e cada uma das 12 réplicas foi filmada durante 11 minutos (o primeiro minuto para que o indivíduo se acostumassem com a

remoção da divisória e os 10 restantes considerados para o experimento). Os experimentos foram filmados no período da manhã entre 9:00 e 12:00 horas, uma arena por vez de forma totalmente randômica.

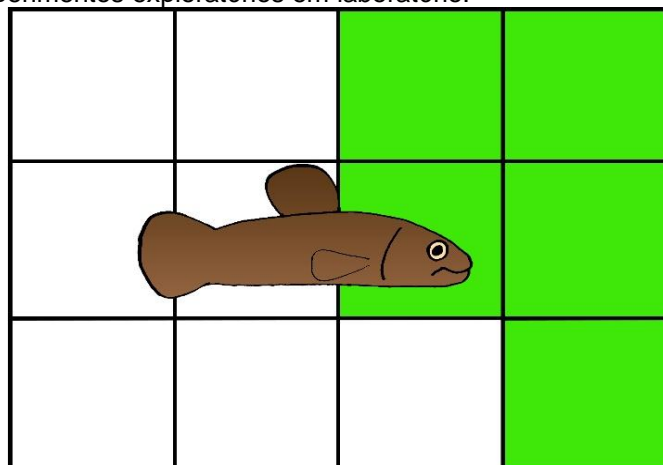
Figura 5 – Imagem da arena no momento do experimento 1 (lado esquerdo predador, lado direito presa).



Fonte: A autora.

Os vídeos foram analisados posteriormente de forma a investigar a variável tempo que cada presa permaneceu na área de ataque do predador. Essa área de ataque foi previamente determinada a partir de experimentos ($n = 24$) filmados que descreveram aspectos espaciais dos ataques em que as presas se encontravam no momento em que o predador impulsiona o ataque (Figura 6).

Figura 6 – Representação esquemática indicando a área de ataque (em verde) do *Hoplias* sp., definida a partir de experimentos exploratórios em laboratório.



Fonte: A autora.

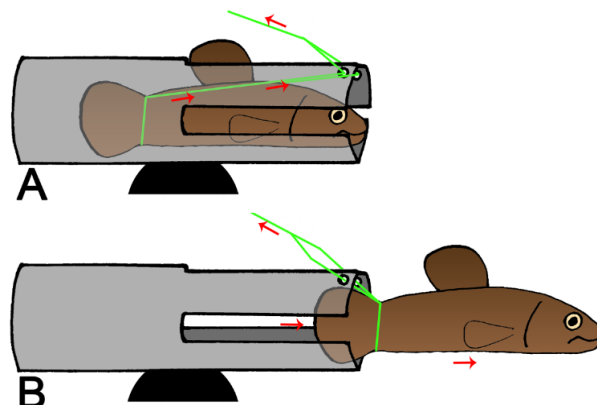
Ao final dos experimentos, os dados foram submetidos a um teste de Mann-Whitney e as análises foram realizadas com o programa *R* e os gráficos foram confeccionados com o programa *Past*.

2.2.4 Experimento 2: Resposta Anti-Predador

O segundo experimento teve como objetivo testar o segundo nível da Hipótese da Ingenuidade Ecológica (HIE). Para tanto, a resposta anti-predador de *Astyanax aff. fasciatus* da PI e da PNI frente a uma investida do predador, simulada por um modelo artificial de traíra (*Hoplias sp.*) acionado remotamente, foi registrada e analisada em vídeos.

Esse experimento foi executado em arenas com as mesmas dimensões e condições do experimento anterior. Antes do início, em cada arena foi inserido um modelo de predador em 3D que, simulando um comportamento de emboscada, era acionado remotamente. O mecanismo consistiu em um cano de PVC com 4 cm de diâmetro e 25 cm de comprimento fixado por uma ventosa no fundo da arena, coberto com folhagens para camuflagem, com cortes longitudinais superior e lateral em que se encaixava o modelo de predador (CT = 21 cm). Esse modelo foi amarrado pela nadadeira caudal com uma linha de náilon passando por furos na extremidade anterior do cano, que permitia acionamento remoto ao puxar essa linha pelo lado de fora da arena, simulando uma investida de predação (Figura 7).

Figura 7 – Representação esquemática do mecanismo de ataque utilizado para o experimento que testou a resposta anti-predador de *Astyanax aff. fasciatus*. O modelo em 3D de *Hoplias sp.* (predador) fica escondido dentro de um cano simulando o comportamento emboscador desse predador (A). Em seguida, através de um sistema remoto acionado por linhas de náilon, o modelo é projetado para frente de forma a simular um ataque (B). Esse modelo foi inspirado pelo descrito por Goulart e Young (2013).



Fonte: A autora.

Com as arenas preparadas e já com os modelos de predadores alocados em seu interior, foram amostrados aleatoriamente 11 indivíduos (réplicas) de cada uma das duas populações naturais (PI e PNI), que foram inseridos nas arenas e aclimatados pelo período de duas horas (tempo definido a partir de testes piloto que permitiram que as presas se comportassem de forma a explorar o ambiente da arena).

Em seguida, utilizando-se o mesmo *set* de filmagem descrito no experimento anterior, os ensaios foram gravados em vídeo. O procedimento para acionamento do estímulo de predação, consistiu em aguardar até o momento em que a presa ocupasse a área de ataque do predador pré-determinada (Figura 6). A variável resposta foi extraída dos vídeos de forma a contabilizar o tempo de reação (fuga) em relação ao estímulo de ataque. A precisão das imagens foi de um quadro a cada 0,06 segundos. Os dados foram submetidos um teste de Mann-Whitney a fim de detectar diferenças no comportamento de fuga das duas populações em questão. O programa *R* foi utilizado para as análises e o programa *Past* foi utilizado para a confecção do gráfico.

Ao final de ambos os experimentos, os indivíduos foram anestesiados em Benzocaína 0.1g/l, sacrificados e armazenados em álcool 70% no Laboratório de Ecologia Aquática da Universidade Tecnológica Federal do Paraná.

2.3 RESULTADOS

2.3.1 Experimento 1

Durante os dez minutos de filmagem do comportamento de reconhecimento do predador, os indivíduos da PI permaneceram em média 98,1 segundos ($\pm 12,7$ segundos) na área de ataque do predador, enquanto os indivíduos da PNI permaneceram em média 25,0 segundos ($\pm 1,1$) nessa mesma área. O teste de Mann-Whitney ($U = 30,5$; $p \leq 0,01$) sugere que os peixes da PI permanecem mais tempo na área de ataque do predador do que os peixes da PNI (Figura 8).

2.3.2 Experimento 2

Os indivíduos da PI levaram em média 0,065 ($\pm 0,013$) segundos para reagir ao estímulo do predador, já os indivíduos da PNI levaram em média 0,076 ($\pm 0,068$) segundos. O teste de Mann-Whitney ($U = 52$; $p=0,57$) sugere que não existe diferenças entre os comportamentos de fuga apresentados por indivíduos da PI e PNI (Figura 9).

Figura 8: *Boxplot* representando o tempo de permanência (em segundos) da presa na área de ataque do predador. (PI = população isolada; PNI = população não isolada). (média PI = 98,1, PNI = 25,0; mediana PI = 87,4, PNI = 13,1; quartil 25 PI = 32,7, PNI = 7,5; quartil 75 PI = 134,1, PNI = 44,8; máx. PI = 269,9, PNI = 80,0, min. PI = 0, PNI = 0).

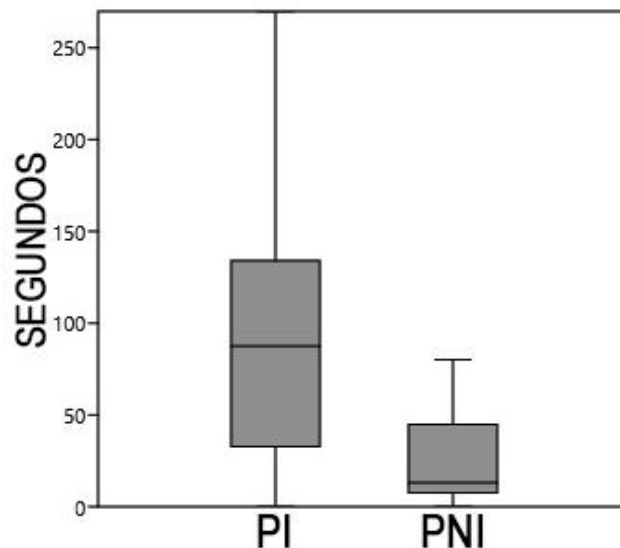
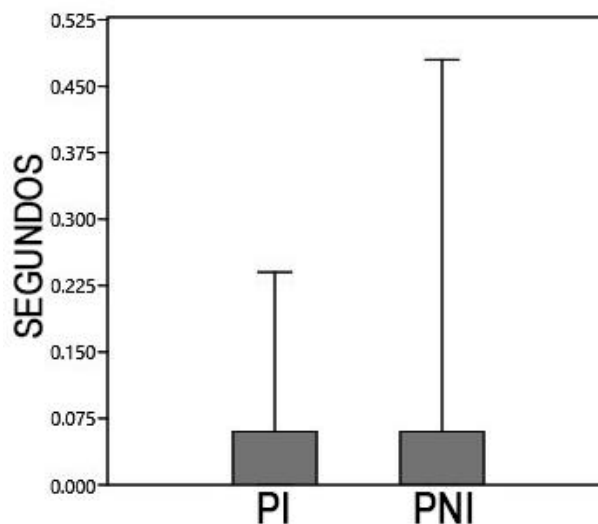


Figura 9: *Boxplot* representando o tempo de resposta (em segundos) de cada população (PI = população isolada; PNI = população não isolada) mediante ao estímulo do modelo de predador. (média PI = 0,065 PNI = 0,076; mediana PI = 0,060, PNI = 0,000; quartil 25 PI = 0,000, PNI = 0,000; quartil 75 PI = 0,060, PNI = 0,060; máx. PI = 0,240, PNI = 0,480, min. PI = 0, PNI = 0).



2.4 DISCUSSÃO

Os dados sugerem que indivíduos da população isolada (PI) apresentam baixa capacidade de reconhecer o predador em comparação com os indivíduos da população não-isolada (PNI), e portanto se enquadram no primeiro nível de ingenuidade ecológica. Esse resultado pode ser compreendido no contexto ecológico-evolutivo e evidencia que a ausência do predador pode acarretar a perda da resposta anti-predador. Dessa forma, é plausível assumir que a PI tenha perdido a capacidade de reconhecer o predador por este não estar mais presente na sua história evolutiva, dissolvendo efeitos da interação predador-presa (SIH et al., 2010). Ainda, é provável que essa diminuição acentuada da resposta anti-predador proporcione novos valores adaptativos, tais como indivíduos mais ousados, que forrageiam com mais liberdade e apresentam maior sucesso tanto na obtenção de recursos quanto na reprodução (LIND; CRESSWELL, 2005, ALCOCK, 2011).

Do ponto de vista da conservação, populações isoladas e ingênuas estão sob risco constante de extinção por motivos diversos. Um desses motivos se refere ao fato de que, com a diminuição de interações interespecíficas, características relacionadas podem ser perdidas e este é um dos fatores que podem promover o declínio e a extinção local da população (SALO, 2007; CARTHEY; BANKS, 2015 ROSS et al., 2019). Isso se deve, sobretudo ao fato de que a presa, quando em contato com um novo predador, pode mostrar-se ingênua em vários níveis, a ponto de não reconhecer o predador como um inimigo, ou de reconhecer mas apresentar resposta ineficiente ao estímulo de predação (CARTHEY; BANKS, 2014). Compreender essa dinâmica é uma elementar preocupação para a conservação dessa população única.

Apesar de não reconhecerem o predador, os indivíduos da PI respondem ao estímulo de predação de forma semelhante aos indivíduos da PNI. Esse comportamento de fuga é provavelmente caracterizado como uma reação a um perigo generalizado, que não necessariamente é um predador (CARTHEY; BANKS, 2014). Tal resultado também pode estar relacionado com questões morfofisiológicas, como a presença da linha lateral que permite que o indivíduo perceba qualquer perturbação na água levando-o a uma rápida resposta a esse estímulo (BLECKMANN; ZELICK, 2009).

Presas comumente percebem e respondem a diversos estímulos de predação, dos mais específicos (ex. recepção química, visual, sonora) aos mais gerais (ex. ataque), e sua sobrevivência pode estar associada à sua história evolutiva com o predador. Estímulos específicos são mais facilmente perdidos quando não existe mais a presença de um determinado predador, pois as características proporcionadas por esse predador desaparecem, e com o tempo dissipa-se também a pressão evolutiva que mantinha na presa a resposta à esse predador. Entretanto, respostas mais gerais, como por exemplo a agilidade na fuga de um ataque, podem ser mantidas, seja por interações predador-presa com outras espécies de predadores e até mesmo por interações intraespecíficas de agressividade durante competição por recursos (CARTHEY; BANKS, 2014, ALCOCK, 2011). Nesse estudo, a população de *Astyanax aff. fasciatus* que é isolada de predadores, perdeu a capacidade de reconhecer estímulos químicos e visuais do predador *Hoplias sp.*, com o qual uma população vizinha não-isolada compartilha uma história co-evolutiva contínua.

Apesar de as populações não apresentarem distinção de comportamento de fuga frente a um estímulo de predação, é ainda desconhecida a eficiência da fuga de sucesso dos indivíduos da PI diante do risco de predação. Considerando o tempo que os indivíduos da PI passam na área de ataque do predador, é plausível assumir que as chances de sucesso ao tentar escapar de uma investida de predação, se comparadas com indivíduos da PNI, sejam menores.

Fowler et. al. (2018) revelam perda do comportamento anti-predador de *Gambusia hubbsi* que vivem sem a presença de predador aquático em configuração semelhante à apresentada nesse estudo. Outros estudos abordam essa dinâmica da perda do predador em distintos grupos de animais, como mamíferos (JOLLY; WEBB; PHILLIPS, 2018, MESSLER et al., 2007, BLUMSTEIN, 2002) e répteis (BROCK et al., 2014). Logo, com poucas exceções, eventos naturais em que populações de presa estão isoladas de todos os predadores são extremamente raros (BLUMSTEIN, 2002).

Esse estudo apresentou resultados de experimentos de comportamento que testaram a ingenuidade ecológica de peixes isolados, e os dados sugerem que uma população isolada de *Astyanax aff. fasciatus* perdeu a capacidade de reconhecer a ameaça de um peixe predador (nível 1 de ingenuidade), mas apresenta resposta anti-predador semelhante às dos peixes de uma população não-isolada. A

descoberta sugere que, populações isoladas do predador podem perder a resposta anti-predador com o passar das gerações. Caso esses resultados sejam típicos de outras situações de isolamento de predadores, é possível que esse estudo seja um modelo para auxiliar na compreensão da ecologia e evolução de populações de presas potenciais livre de predadores, especialmente com o aumento exponencial de invasões biológicas (SEEBENS et al., 2017). Próximos estudos devem focar na elucidação de questões como (i) alterações na resposta anti-predador mediante à outros tipos de predadores (incluindo peixes com outras estratégias de forrageamento); (ii) compreensão das consequências derivadas desta perda; (iii) elucidação dos efeitos da ausência de competição interespecífica; (iv) e compreensão de alternativas desenvolvidas por essa população para lidar com problemas comuns a populações isoladas, entre outros.

REFERÊNCIAS

- ALCOCK, J. **Comportamento Animal: Uma abordagem evolutiva**. 9. ed. São Paulo: Artmed, 2011. 624 p.
- BANKS, P. B.; DICKMAN, C. R. Alien predation and the effects of multiple levels of prey naiveté. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 22, n. 5, p. 229–230, 2007.
- BLECKMANN, H.; ZELICK, R.. Lateral line system of fish. **Integrative Zoology**, [s.l.], v. 4, n. 1, p.13-25, mar. 2009. Wiley.
- BLUMSTEIN, D. T.; DANIEL, J. C.; SPRINGETT, B. P.. A Test of the Multi-Predator Hypothesis: Rapid Loss of Antipredator Behavior after 130 years of Isolation. **Ethology**, [s.l.], v. 110, n. 11, p.919-934, nov. 2004. Wiley.
- BLUMSTEIN, D. T.. Isolation from mammalian predators differentially affects two congeners. **Behavioral Ecology**, [s.l.], v. 13, n. 5, p.657-663, 1 set. 2002. Oxford University Press (OUP).
- BROCK, K. M. et al. Evolution of antipredator behavior in an island lizard species, *Podarcis erhardii* (Reptilia: Lacertidae). **Evolution**, [s.l.], v. 69, n. 1, p.216-231, 1 dez. 2014. Wiley.
- BROWN, G. E. et al. The dynamic nature of antipredator behavior: prey fish integrate threat-sensitive antipredator responses within background levels of predation risk. **Behavioral Ecology And Sociobiology**, [s.l.], v. 61, n. 1, p.9-16, 28 jun. 2006. Springer Science and Business Media LLC.

CAMPOS, J. B.; DALCOMUNE, M. A. O Parque Estadual de Vila Velha. In: Carpanezzi, O. T. B. & Campos, J. B. orgs. Coletânea de Pesquisas: Parques Estaduais de Vila Velha, Cerrado e Guartelá. Curitiba, Instituto Ambiental do Paraná. 2011. v.1

CARTHEY, A. J. R.; BANKS, P. B. Naïveté in novel ecological interactions: lessons from theory and experimental evidence. **Biological Reviews**, [s.l.], v. 89, n. 4, p.932-949, 2014

CARTHEY, A. J. R.; BANKS, P. B.. Naïveté is not forever: responses of a vulnerable native rodent to its long term alien predators. **Oikos**, [s.l.], v. 125, n. 7, p.918-926, 20 nov. 2015. Wiley.

COX, J. G.; LIMA S. L. Naïveté and an aquatic-terrestrial dichotomy in the effects of introduced predators. **Trends Ecol Evol**, 674–680, 2006.

DARWIN, C. R. (1839). Narrative of the Surveying Voyages of his Majesty's Ships Adventure and Beagle between the Years 1826 and 1836, Describing their Examination of the Southern shores of South America, and the Beagle's Circumnavigation of the Globe. **Journal and remarks**. 1832–1836 . Henry Colburn, London.

DARWIN, C. R.. Beagle Round The World, Under The Command Of Capt. Fitz Roy, R.N. **Journal of researches into the natural history and geology of the countries visited During The Voyage Of H.M.S** 2d edition, 1845.

DIAMOND, J.; CASE, T. J. (1986). Overview: introductions, extinctions, exterminations, and invasions. In Community Ecology (eds J. Diamond and T. J. Case)

FERRARI, C. O. et al. The paradox of risk allocation: a review and prospectus. **Animal Behaviour - ANIM BEHAV**, v. 78. 2009.

FOWLER, A. E. et al. Predator loss leads to reduced antipredator behaviours in Bahamas mosquitofish. **Evolutionary Ecology Research**, v. 19, p.387-405, 2018.

FREEMAN, S.; HERRON, J. C. **Análise Evolutiva**. 4. ed. São Paulo: Artmed, 2009. 835 p.

GHERARDI, F. et al. The smell of danger: chemical recognition of fish predators by the invasive crayfish *Procambarus clarkii*. **Freshwater Biology**, [s.l.], v. 56, n. 8, p.1567-1578, 10 mar. 2011. Wiley.

GOULART, V. D. L. R.; YOUNG, R. J.. Selfish behaviour as an antipredator response in schooling fish? **Animal Behaviour**, [S.L.], v. 86, n. 2, p. 443-450, ago. 2013. Elsevier BV.

HEINEN-KAY, J. L. et al. Predicting multifactorious behavioural divergence in the wild. **Animal Behaviour**, [s.l.], v. 121, p.3-10, nov. 2016. Elsevier BV.

JOLLY, C. J.; WEBB, J. K.; PHILLIPS, B. L.. The perils of paradise: an endangered species conserved on an island loses antipredator behaviours within 13 generations. **Biology Letters**, v. 14, n. 6, 6 jun. 2018. The Royal Society.

KATS, L. B.; DILL, L. M. The scent of death: Chemosensory assessment of predation risk by prey animals. **Écoscience**. v. 5, 1998.

LANGERHANS, R. B.; MAKOWICZ, A. M.. Shared and unique features of morphological differentiation between predator regimes in *Gambusia caymanensis*. **Journal Of Evolutionary Biology**, [s.l.], v. 22, n. 11, p.2231-2242, nov. 2009. Wiley.

LIND, J.; CRESSWELL, W.. Determining the fitness consequences of antipredation behavior. **Behavioral Ecology**, [s.l.], v. 16, n. 5, p.945-956, 13 jul. 2005. Oxford University Press (OUP).

LIMA, S.; BEDNEKOFF, P., & Associate Editor: Andrew Sih. Temporal Variation in Danger Drives Antipredator Behavior: The Predation Risk Allocation Hypothesis. **The American Naturalist**, 153(6), 649-659, 1999.

LIMA, S. L.; DILL, L. M.. Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. **Canadian Journal Of Zoology**, [s.l.], v. 68, n. 4, p.619-640, abr. 1990. Canadian Science Publishing.

LOSOS, J. B. et al. Rapid Temporal Reversal in Predator-Driven Natural Selection. **Science**, [s.l.], v. 314, n. 5802, p.1111-1111, 17 nov. 2006. American Association for the Advancement of Science (AAAS).

MATOSO, D. A., et al. Molecular taxonomy and evolutionary hypothesis concerning *Astyanax fasciatus* (Characiformes, Characidae) from Vila Velha State Park and Tibagi and Iguaçu Rivers. **Genetics And Molecular Research**, [s.l.], v. 12, n. 1, p.631-638, 2013. Genetics and Molecular Research.

MCPHEE, M. E.; MCPHEE, N. F.. Relaxed selection and environmental change decrease reintroduction success in simulated populations. **Animal Conservation**, [s.l.], v. 15, n. 3, p.274-282, 23 fev. 2012. Wiley.

MESSLER, A. et al. The Effects of Relaxed and Reversed Selection by Predators on the Antipredator Behavior of the Threespine Stickleback, *Gasterosteus aculeatus*. **Ethology**, [s.l.], v. 113, n. 10, p.953-963, 17 set. 2007. Wiley.

MICHELS-SOUZA, M. A.; et. al. A Ictiofauna Das Lagoas Adjacentes à Lagoa Dourada e Tarumã no Parque Estadual de Vila Velha, Ponta Grossa, Paraná. In: Carpanezzi, O. T. B. & Campos, J. B. orgs. **Coletânea de Pesquisas: Parques Estaduais de Vila Velha, Cerrado e Guartelá**. Curitiba, Instituto Ambiental do Paraná. 2011. v.1

MITCHELL, M. D.; BAIROS-NOVAK, K. R.; FERRARI, M. C. O.. Mechanisms underlying the control of responses to predator odours in aquatic prey. **The Journal Of Experimental Biology**, [s.l.], v. 220, n. 11, p.1937-1946, 31 maio 2017. The Company of Biologists.

MONTEIRO, L. R.; DUARTE, L. C.; REIS, S. F. dos. Environmental correlates of geographical variation in skull and mandible shape of the punar rat *Thrichomys apereoides* (Rodentia: Echimyidae). **Journal Of Zoology**, [s.l.], v. 261, n. 1, p.47-57, maio 2003. Wiley.

NANNINGA, G. B. et al. Behavioural acclimation to cameras and observers in coral reef fishes. **Ethology**, [s.l.], v. 123, n. 10, p.705-711, 14 ago. 2017. Wiley.

RAMAMONJISOA, N.; NAKANISHI, K.; NATUHARA, Y.. The efficacy of a generalized antipredator defense against a novel predator depends on the source of induction in prey. **Hydrobiologia**, [s.l.], v. 836, n. 1, p.197-205, 4 abr. 2019. Springer Science and Business Media LLC.

RIESCH, R.; MARTIN, R. A.; LANGERHANS, R. B.. Predation's Role in Life-History Evolution of a Livebearing Fish and a Test of the Trexler-DeAngelis Model of Maternal Provisioning. **The American Naturalist**, [s.l.], v. 181, n. 1, p.78-93, jan. 2013. University of Chicago Press.

SALO, P. et al. Alien predators are more dangerous than native predators to prey populations. **Proceedings Of The Royal Society B: Biological Sciences**, [s.l.], v. 274, n. 1615, p.1237-1243, 13 mar. 2007. The Royal Society.

SEEBENS, H. et al. No saturation in the accumulation of alien species worldwide. **Nature Communications**, [s.l.], v. 8, n. 1, p.1-1, 15 fev. 2017. Springer Science and Business Media LLC. Celesti-Grapow L, Dawson W, Dullinger S, Fuentes N, Jäger H, Kartesz J, Kenis

SHIBATTA, O. A.; ARTONI, R. F. Sobre a identidade das populações alopátricas de *Astyanax* (characiformes, characidae) das formações Furna 1 e Furna 2 do Parque Estadual de Vila Velha, ponta grossa, paraná, brasil. **Publicatio Uepg: Ciencias Biologicas e da Saúde**, [s.l.], v. 11, n. 2, p.7-12, 2005. Universidade Estadual de Ponta Grossa (UEPG)

SIH, A. et al. Vonesh. Predator–prey naïveté, antipredator behavior, and the ecology of predator invasions. **Oikos**, 119: 610–621, 2010.

WUND, M. A. et al. The evolution of antipredator behaviour following relaxed and reversed selection in Alaskan threespine stickleback fish. **Animal Behaviour**, [s.l.], v. 106, p.181-189, ago. 2015. Elsevier BV.