

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA “JÚLIO DE MESQUITA FILHO”

INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS – CÂMPUS DO LITORAL PAULISTA

**Efeitos de uma espécie invasora na agressividade e no
comportamento alimentar de uma espécie nativa**

Leonardo Cirillo

São Vicente/ SP

Janeiro de 2022

Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”

Instituto de Biociências – Câmpus do Litoral Paulista

Efeitos de uma espécie invasora na agressividade e no comportamento alimentar de uma espécie nativa

Leonardo Cirillo

Trabalho de Conclusão de Curso apresentado para obtenção de título de Bacharel em Ciências Biológicas, com habilitação em Biologia Marinha, pela Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho” – UNESP

Orientadora: Prof^a Dr^a Tânia Marcia Costa

Co-orientadores: Dr. Caio Akira Miyai

Msc. Alexandre Arvigo

São Vicente/ SP

Janeiro de 2022

C578e

Cirillo, Leonardo

Efeitos de uma espécie invasora na agressividade e no comportamento alimentar de uma espécie nativa / Leonardo Cirillo. -- São Vicente, 2022

33 p. : tabs., fotos

Trabalho de conclusão de curso (Bacharelado - Ciências Biológicas) -
Universidade Estadual Paulista (Unesp), Instituto de Biociências, São Vicente

Orientadora: Tânia Marcia Costa

Coorientador: Caio Akira Miyai

1. Invasão biológica. 2. Tilápia-do-Nilo. 3. Acará. 4. Agressividade. 5.
Comportamento alimentar. I. Título.

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

Essa ficha não pode ser modificada.

Agradecimentos

Gostaria de agradecer principalmente a Prof^a Dr^a Tania Marcia Costa, e aos meus coorientadores Dr. Caio Miyai e Msc. Alexandre Arvigo por todos os ensinamentos e ajudas e discussões que sempre me ajudaram a crescer, e possibilitaram a conclusão dessa pesquisa. Da mesma forma, agradeço ao grupo LABECOM por toda a ajuda nas coletas e discussões teóricas, em especial ao Dr. Murilo Marocchi pela ajuda na estatística do trabalho.

Também agradeço a minha mãe Andrea Grandberg e meu pai Vicente Cirillo por todo o apoio e incentivo ao longo dos anos da faculdade. Agradeço a minha namorada Victoria Gaia que sempre esteve ao meu lado me apoiando e incentivando independente da situação. Agradeço também aos meus amigos que fiz em São Vicente, com um agradecimento especial a Laura (Dis), que foi minha dupla de faculdade, e aos meus companheiros de república XABLAU: Miguel (Loireal), João Pedro (Catu) Gabriel (Dado), Renan (Froxo) e Leonardo (Ozama) por todos esses anos juntos.

Por fim, agradeço a UNESP e ao LABECOM pela infraestrutura que possibilitou a execução dos experimentos, assim como à FAPESP – Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo pelo financiamento do meu projeto de iniciação científica (#2020/11778-6).

1. Abstract

Biological invasions can be defined as a species that successfully establishes, reproduces, and disperses in an environment where it didn't originally occur. Once adapted, the species becomes a threat to native biodiversity and ecosystem health, overlapping niches and disputing resources with native species. In Brazil, one of the main invasive species is the Nile Tilapia, *Oreochromis niloticus*, which has been related to a population reduction of pearl cichlid *Geophagus brasiliensis* in some localities due resource competition. As both species are aggressive and territorialist, food dispute can intensify their aggressiveness, consequently interfering in feeding behavior and reducing the fitness of native species. Thereby, this research aimed to evaluate the effects of interspecific competition between the invasive species *O. niloticus* on the aggressiveness and feeding behavior of the native species *G. brasiliensis*. We evaluated (I) the aggressiveness of *G. brasiliensis* when exposed to visual and chemical stimuli of the invasive competitor; (II) the influence of food resources in its aggressiveness, and, finally, (III) if its aggression affects its feeding behavior. Our results show that the pearl cichlid responds aggressively to the invasive competitor, being more aggressive than the conspecific competitor when exposed only to chemical and visual stimuli of competitors. When food resource was available, aggression to conspecific and invasor competitors increased. Nonetheless, the aggressiveness during feeding seemed to negatively influence the feeding latency of native species, but it did not influence the feeding rate. This indicates that when confronted by the same species and invasive competitors, the pearl cichlid tends to ingest food faster to assure the resource. As a result, there is, for the native species, greater energy expenditure in obtaining food resources, compared to an invasive species. In turn, the invasive species may be dominant to the native species, depriving it of resources necessary for its survival, even it causes an increase in its aggressiveness and reducing the time to obtain food resources.

Keywords: Biological invasion; Nile tilapia; pearl cichlid; aggressiveness; feeding behavior.

2. Resumo

A invasão biológica pode ser considerada quando uma espécie obtém êxito no seu estabelecimento, reprodução e dispersão em um novo ambiente onde não acontecia previamente. Uma vez bem adaptada, essas espécies tornam-se uma grande ameaça a biodiversidade e a saúde dos ecossistemas nativos, sobrepondo nichos e disputando recursos com espécies nativas. No Brasil, umas das principais espécies invasoras é a tilápia-do-Nilo *Oreochromis niloticus*, a qual vem causando a redução da população do acará *Geophagus brasiliensis* em algumas localidades devido a disputa pelos mesmos recursos. Por ambas serem espécies agressivas e territorialistas, uma disputa por recursos alimentares pode intensificar a agressividade, consequentemente interferindo no comportamento alimentar e reduzindo o fitness da espécie nativa. Esse estudo teve como objetivo avaliar os efeitos da competição interespecífica de uma espécie invasora (*O. niloticus*) no comportamento agressivo e alimentar de uma espécie nativa (*G. brasiliensis*). Foram avaliadas (I) sua agressividade frente a estímulos visuais e químicos do competidor invasor; (II) a influência da presença de recursos alimentares na agressividade e, por fim, (III) se a agressividade afeta o comportamento alimentar da espécie nativa. Nossos resultados demonstram que o acará responde agressivamente ao competidor invasor, sendo mais agressivo que competidores conspecíficos quando estimulados apenas a estímulos visuais e químicos de competidores. Quando disponível, o recurso alimentar intensificou a agressividade demonstrada para competidores conspecíficos e invasores. Por sua vez, a agressividade demonstrada durante a alimentação parece influenciar negativamente a latência de alimentação da espécie nativa, mas não influenciando a taxa de ingestão, indicando que frente competidores da mesma espécie e de espécies invasoras o acará busca ingerir o alimento mais rapidamente para garantir os recursos em uma situação de forte competição. Com isso, há, para a espécie nativa, um maior gasto energético na obtenção de recursos alimentares, frente a uma espécie invasora. Esta, por sua vez, pode se demonstrar dominante à espécie nativa, privando-a de recursos importantes para sua sobrevivência, mesmo com um aumento de sua agressividade e uma diminuição do tempo para obtenção dos recursos alimentares.

Palavras-chave: invasão biológica, tilápia-do-Nilo, acará, agressividade, comportamento alimentar

3. Introdução

A invasão biológica pode ser considerada como o sucesso no estabelecimento, reprodução e dispersão de uma espécie em um ecossistema em que não se apresentava previamente (Carlton, 1989). Esse processo de invasão, está diretamente relacionada às ações antrópicas, apresentando-se como uma grande ameaça à biodiversidade e ecossistemas nativos (Lowry et al., 2013). Uma vez estabelecida em um novo ecossistema, a espécie invasora pode causar a redução da biodiversidade local (Bøhn et al., 2008; Khan et al., 2011), alterações na estrutura da comunidade (Parker et al., 1999; Martin et al., 2010) e perturbações nas interações interespecíficas, como competição e predação (Martin et al., 2010; Sanches et al., 2012). Em geral, as espécies invasoras que se adaptem bem a novos ambientes vão apresentar uma alta capacidade de competição e predação (Paini et al., 2008; Britton et al., 2018), sobrepondo nichos e disputando os mesmos recursos que as espécies nativas, como território e alimento (Vitule et al., 2009; Martin et al., 2010; Strayer, 2010; Sanches et al., 2012). Portanto, a exposição a essas interações não enfrentadas anteriormente pode levar, em alguns casos, à extinção de espécies nativas (Gurevitch and Padilla, 2004).

Em ecossistemas dulcícolas, os principais meios de introdução de espécies de peixes invasores se dão pela soltura indevida de espécies utilizadas no aquarismo (Magalhães and Vitule, 2013), e, principalmente, pelos escapes que ocorrem em pisciculturas (Vitule et al., 2009; Knight, 2010; Strayer, 2010). Nesses ambientes, as pistas químicas e visuais provém importantes informações acerca de diversas interações interespecíficas (Müller-Schwarze, 2006; Brown et al., 2011). O reconhecimento tanto olfativo (Coppock et al., 2016), quanto visual (Lehtonen et al., 2015) de espécies competidoras nativas são fundamentais para evitar disputas desnecessárias por recursos, reduzindo o gasto energético para obtenção de alimento ou território (Grether et al., 2009). Entretanto,

quando há a presença de uma espécie invasora, as pistas químicas e visuais desses indivíduos podem não ser reconhecidas pelas espécies nativas (Polo-Cavia et al., 2010; Dunlop-Hayden and Rehage, 2011; Kuehne and Olden, 2012). Com isso, o não reconhecimento dessas pistas químicas e visuais do competidor pode resultar na sobreposição de áreas de forrageamento, potencializando confrontos agonísticos e resultando em possíveis injúrias às espécies nativas (Heavener et al., 2014).

No panorama brasileiro, uma das principais espécies invasoras em ambientes de água doce é a tilápia-do-Nilo (*Oreochromis niloticus* (Linnaeus, 1958); Cichlidae) (Zambrano et al., 2006; Britton and Orsi, 2012). Seu processo de invasão está atrelado à piscicultura e às suas características individuais da espécie. Por ser generalista (Njiru et al., 2004), resistente (Atwood et al., 2003), de rápido crescimento (Rinne, 1975; Getabu, 1992) e fácil reprodução (Peña-Mendoza et al., 2005) é amplamente cultivada nacional e internacionalmente, sendo atualmente a espécie mais produzida no Brasil (Calixto et al., 2020), e a terceira no mundo em 2018 (FAO, 2020). Assim como muitas espécies da família Cichlidae, a tilápia-do-Nilo também apresenta comportamentos agressivos e territorialistas (Gonçalves-De-Freitas et al., 2019), se demonstrando um forte competidor para as espécies nativas, causando interferências nas interações tróficas da comunidade (Ogutuhwayo and Hecky, 1991; Khan et al., 2011; Britton et al., 2018), redução da biodiversidade (Attayde et al., 2011), assim como na abundância de espécies nativas (Linde et al., 2008; Chifamba and Mauru, 2017).

Uma espécie nativa que compartilha nicho com a tilápia-do-Nilo e vem sofrendo redução de sua população em alguns locais de coexistência (Linde et al., 2008) é o acará (*Geophagus brasiliensis* (Quoy and Gaimard, 1824); Cichlidae), amplamente distribuída pelos sistemas lênticos e lóticos brasileiros (Gosse, 1975; Torelli et al., 1997; Casatti and Castro, 1998). Por também ser da família Cichlidae, o acará compartilha das mesmas

características agressivas e territorialistas que a tilápia-do-Nilo, podendo entrar em confronto agonístico com a espécie invasora pela disputa de recursos (Kadry and Barreto, 2010; Sanches et al., 2012). Como consequência dessa interação entre duas espécies agressivas, a disputa por esses recursos pode intensificar essa agressividade (Grether et al., 2013) e, conseqüentemente, interferir no comportamento alimentar da espécie nativa (Bøhn et al., 2008), afetando o tempo para começar a se alimentar (Grabowska et al., 2019) e a quantidade alimento ingerido (Hansen and Closs, 2005), reduzindo o fitness da espécie nativa.

Assim, sabendo-se que a presença de uma espécie invasora pode interferir nas interações da comunidade, entender melhor como se dá essas interações comportamentais entre uma espécie invasora e nativa durante uma situação de competição é de grande importância. Com isso, compreender se o acará responde agressivamente a tilápia-do-Nilo, se a disputa de recursos alimentares intensifica a agressividade da espécie nativa e se essa alteração na agressividade interfere negativamente na alimentação são de grande importância para entender se a competição com a espécie invasora pode afetar o fitness da espécie nativa. Dessa forma, aventamos a hipótese de que o acará responde agressivamente à tilápia-do-Nilo pelo reconhecimento de um competidor em potencial, intensificando sua agressividade em situações de recursos alimentares disponíveis devido ao maior valor de recursos em disputa e, conseqüentemente, interferindo negativamente na quantidade de alimento ingerido e na latência de alimentação para a obtenção dos recursos alimentares pela espécie nativa.

4. Objetivo

O objetivo do presente estudo foi avaliar os efeitos da competição interespecífica do ciclídeo invasor, tilápia-do-Nilo (*Oreochromis niloticus*), na agressividade e no comportamento alimentar do ciclídeo nativo, acará (*Geophagus brasiliensis*). Dessa forma, avaliamos:

- 1) se a presença de um competidor invasor interfere na agressividade do acará;
- 2) se a presença de alimento interfere na agressividade do acará;
- 3) e se a agressividade interfere negativamente no comportamento alimentar (latência de alimentação e taxa de ingestão) do acará.

5. Material & Métodos

4.1. Animais e Condições de Estoque

Em nosso trabalho, além da utilização do acará (*Geophagus brasiliensis*) como modelo de espécie nativa, e da tilápia-do-Nilo (*Oreochromis niloticus*) como modelo de espécie competidora invasora, também optamos por escolher como modelo de competidor nativo o curimbatá (*Prochilodus lineatus* (Valenciennes, 1873); Prochilodontidae), devido similaridade na ecologia trófica com o acará, e como não-competidor nativo o lambari (*Astyanax altiparanae* (Garutti & Britski, 2000)), por não apresentar a mesma ecologia trófica, mas coexistir com o acará (Rodrigues, 2013), a fim de compreender mais claramente o efeito de uma espécie invasora no comportamento agressivo e alimentar de uma espécie nativa.

Os indivíduos de acará foram coletados em um sistema de lagoas no município de São Paulo (23°25'46.34"S, 46°47'19.47"O), utilizando armadilhas (covos) para minimizar as injúrias e o estresse causados nos indivíduos. Já os indivíduos de tilápia-do-Nilo, curimbatás e lambaris foram adquiridos em pisciculturas em cidades próximas do

município de São Paulo. Para todas as espécies, selecionamos peixes de 7,9 cm ($\pm 2,4$), sempre utilizando indivíduos de tamanhos pareados (animal focal e competidor) no experimento a fim de evitar diferenças na agressividade por assimetria de tamanho (Boscolo et al., 2011; Sanches et al., 2012).

Em laboratório, cada espécie utilizada foi aclimatada em tanques distintos, sem contato visual e químico entre elas, por no mínimo 1 mês antes do experimento. Os acarás e curimbatás foram mantidos em caixas de água de 300 Litros cada, sendo 1 caixa de água destinada para os curimbatás (figura 1A) e 2 para os acarás (figura 1B). Já os lambaris e as tilápias-do-Nilo foram mantidas em aquários de 78 litros (60 x 30 x 44 cm; figura 1C). Para todos os estoques a boa qualidade da água foi mantida a partir da utilização de filtragens físicas e biológicas, possibilitando a manutenção dos baixos níveis de amônia (<0,5 ppm), nitrito (<0,5) e nitrato (<1). A temperatura da água foi mantida em 26°C com a utilização de termostatos e, assim como o nível de oxigênio dissolvido na água foi mantida acima de 6 ppm com a utilização de aeradores. O fotoperíodo foi de 12 horas claro/ 12 horas escuro durante todo o processo de aclimação. Para a alimentação das espécies, foi ofertado 1 vez ao dia, *ad libitum*, ração Guabi Pirá 32% de proteína bruta.

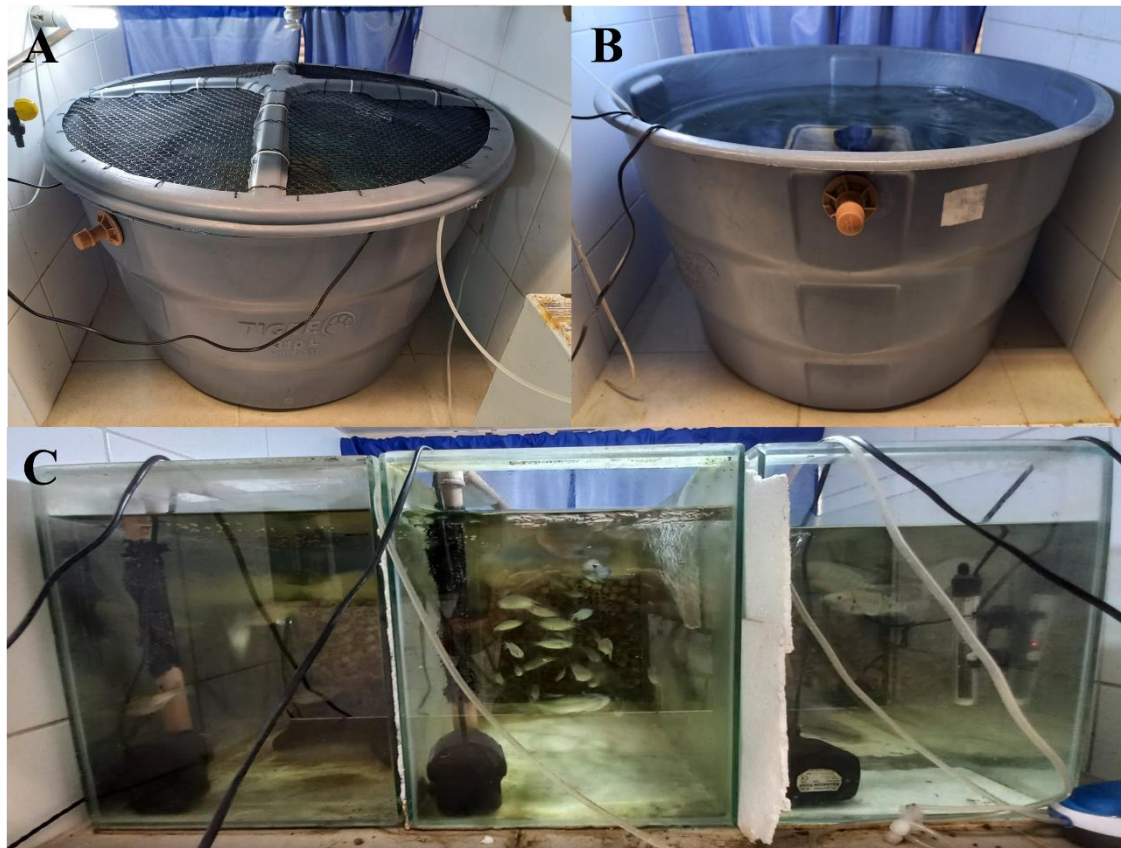


Imagem 1: Estoques para manutenção das espécies em laboratório. A) Estoque de curimbas em caixas da água de 300 Litros. B) Estoque de acará em caixa da água de 300 Litro. C) aquários de 78 Litros de lambari e tilápia-do-Nilo.

4.2. Delineamento Experimental

Para testar nossa hipótese de que o acará reage agressivamente a presença de um competidor invasor, aumentando a agressividade na presença de recursos alimentares e interferindo negativamente no comportamento alimentar da espécie nativa, nós estimulamos os animais focais com pistas químicas (odor dos competidores) e visuais (contato físico com os competidores) de um competidor conspecífico (acará), água destilada (controle negativo), competidor nativo (curimbatá; controle positivo), não-competidor nativo (lambari; controle positivo) e competidor invasor (tilápia-do-Nilo), inseridas simultaneamente no aquário do animal focal durante o experimento.

Para averiguar se o acará respondia agressivamente a tilápia-do-Nilo, identificando a espécie invasora como competidor em potencial, nós inserimos 50 ml de odor de competidor no aquário do animal focal, retirando simultaneamente a barreira visual entre o aquário do animal focal e o aquário do competidor, contabilizando os comportamentos agressivos desempenhados pelo animal focal contendo apenas estímulos visuais e químicos de competidores. Já para avaliarmos se a agressividade era intensificada na presença de recurso alimentar disponível, nós inseríamos pellets de ração no aquário do animal focal, contabilizando os comportamentos agressivos desempenhados durante a presença de recurso alimentar disponível. Por fim, para avaliarmos se a agressividade apresentada frente a espécie invasora interferia no comportamento alimentar da espécie nativa, avaliamos a latência de alimentação e a taxa de ingestão apresentada durante a interação com o competidor no momento de disponibilização de alimento.

Para isso, utilizamos 69 acarás como animal focal que foram estimulados química e visualmente com um dos 5 tratamentos utilizados [acará (conspecífico; n = 13); controle (água destilada; n = 14); curimba (competidor nativo; n = 14); lambari (não-competidor nativo; n=14; controle positivo) e tilápia-do-Nilo (competidor invasor; n = 14)], os quais permaneceram em um aquário ao lado do aquário do animal focal, isolados químico e visualmente até o momento do experimento. Um dos vídeos do experimento, referente ao tratamento conspecífico, apresentou problemas após o término dos experimentos, permanecendo com uma réplica a menos que os demais.

4.3. Procedimentos

4.3.1. Retirada de Odor de Competidor

Após 1 mês de aclimatação nos estoques, com os peixes visivelmente saudáveis e se alimentando normalmente, iniciamos o processo de retiradas dos odores de competidores adaptando a metodologia de Ferrari et al. (2006). Os aquários utilizados no processo de retirada de odores foram lavados com detergente e cloro e extensamente enxaguados, garantindo a eliminação de qualquer resíduo que pudesse interferir no odor coletado. Como utilizamos juvenis em nosso estudo, resolvemos utilizar 3 indivíduos de cada espécie para obter uma concentração final de odor de 2 g/L (adaptado de Miyai et al., 2016), sem a necessidade de manter apenas um indivíduo em uma quantidade reduzida de água. Para o tratamento controle, utilizamos apenas água destilada como odor.

O processo de retirada de odor se deu da mesma forma para todas as espécies. Três indivíduos de cada espécie, de peso semelhantes (peso em g) (Levene Test = 0,404; ANOVA de uma via; $F(3, 8) = 0,9282$; $p = 0,4703$), foram retirados dos estoques, mensurados com um paquímetro (tamanho em cm) e pesados com uma balança de precisão (peso em g). Em seguida, esses peixes foram alojados juntos por 2 dias em aquários de 22 L, contendo filtro externo do tipo 'hang-on' para manutenção da qualidade da água, termostatos para manutenção da temperatura em 25°C, aeradores para garantir a oxigenação constante e fotoperíodo 12 horas claro/ 12 horas escuro. Para evitar excesso de excretas nos aquários de retirada de odor, alimentamos os indivíduos apenas uma vez no primeiro dia do processo. Após as 48 horas iniciais, os 3 indivíduos de cada espécie foram transportados para um outro aquário de 22 L contendo a quantidade de água necessária para obter a densidade de 2 g/L, apenas com termostato e aerador, no qual permaneceram por 24 horas sem serem alimentados. Completado as 24 horas, os peixes foram então devolvidos ao estoque pertencente, a água de cada aquário armazenada em alíquotas de 50 ml (25 por tratamento), e em seguidas congeladas em -20°C, sendo descongeladas apenas 1 hora antes da execução do experimento.

4.3.2. Condições dos Aquários de Experimentação

Para o experimento, dois aquários de 22 Litros (40 x 24 x 23 cm) foram dispostos juntos lateralmente, separados por uma barreira opaca até o momento do experimento para evitar o contato visual entre o competidor e o animal focal (figura 3), a qual foi retirada em conjunto com a inserção do odor do competidor no aquário do animal focal. Além da barreira visual entre o aquário do competidor e o animal focal, foram colocadas barreiras nas laterais e no fundo dos aquários, isolando visualmente todas as unidades experimentais.

A qualidade da água dos aquários de experimentação foi mantida semelhante às condições do estoque. A temperatura foi mantida em 26°C constantes com a utilização de termostatos de 25 Watts, o nível de oxigênio foi mantido acima de 6 ppm com a utilização de aeradores, assim como o fotoperíodo permaneceu em 12 horas claro/ 12 horas escuro. Os níveis de amônia (<0,5 ppm), nitrito (<0,5 ppm) e nitrato (<1) foram mantidos baixos pela realização de trocas parciais de águas feita em dias intercalados. A alimentação foi feita duas vezes ao dia, *ad libitum*. Após a realização de uma bateria de experimentos, os aquários, termostatos e pedras porosas utilizados foram devidamente lavados com detergente e cloro para eliminar possíveis resquícios de odores dos peixes de experimentos prévios.

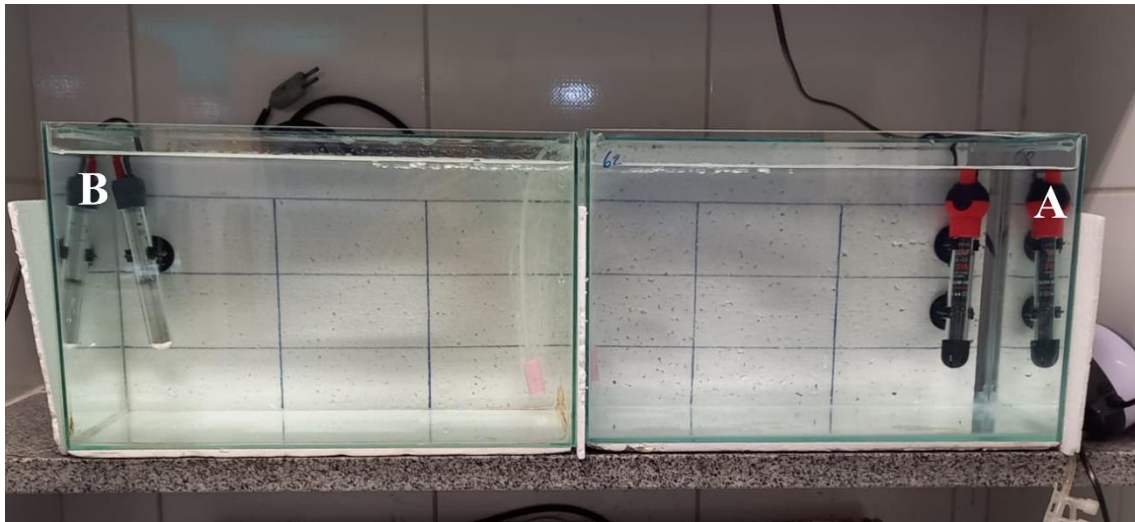


Figura 3: Aquários experimentais antes da aclimação individual dos peixes. Aquário A foi inserido o animal focal, e no B o competidor (acará, controle, curimba, lambari ou tilápia-do-Nilo). O anteparo ao fundo apresenta os quadrantes utilizados para quantificação das variáveis de movimentação.

4.3.3. Experimento

Para o experimento, os acarás utilizados como animal focal foram escolhidos aleatoriamente dentro dos estoques, mensurados (comprimento padrão em cm) e pesados (balança de precisão) antes de serem individualizados nos aquários de experimentação. Em seguida, inserimos os competidores, sempre do lado esquerdo do aquário do animal focal, onde permaneceram por uma semana em aclimação e em jejum por 24 horas antes do início dos experimentos.

O experimento teve duração de 30 minutos, dividido em 3 etapas de 10 minutos cada, sendo elas: pré-estímulo; pós-estímulo e alimentação, gravadas e analisadas posteriormente à execução do experimento (Sanches et al., 2015; Arvigo et al., 2019). Na etapa pré-estímulo, referente aos 10 minutos basais iniciais, o animal focal permaneceu sem contato visual e químico com o competidor, da mesma forma que se deu durante a aclimação para o experimento. Após 10 minutos, iniciou-se a etapa pós-estímulo, no

qual foram inseridos os estímulos aos animais focais, sendo retirada a barreira visual e inseridos 50 ml do odor de competidor (previamente preparados) de forma conjunta. Por fim, nos últimos 10 minutos de experimentação, ocorreu a etapa de alimentação, na qual foram ofertados 50 pellets de ração, ainda com a manutenção do contato visual e químico com o competidor. Quando ingerido todos os pellets ofertados, foram disponibilizados mais 50 pellets, a fim de garantir uma quantidade superior de ração no aquário em que o animal focal fosse capaz de ingerir, possibilitando a quantificação de ração ingerida pelo animal focal e permitindo a obtenção da variável taxa de ingestão.

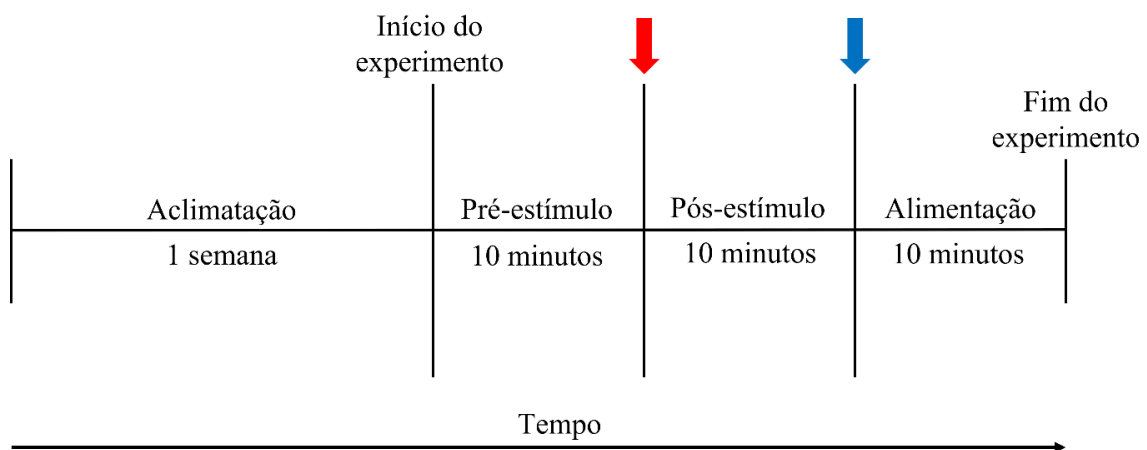


Figura 2: Ordem cronológica das etapas do experimento. Acima da barra horizontal indicam as etapas do experimento, e abaixo o tempo de duração de cada uma das etapas. A seta vermelha indica a inserção dos estímulos visuais e químicos, enquanto a azul apresenta o momento da inserção dos 50 pellets de ração no aquário do animal focal. Barras verticais indicam início ou término de etapas do experimento.

4.4. Variáveis Analisadas

As variáveis escolhidas para testar se a presença do competidor invasor interfere na agressividade do acará, se o acará altera a agressividade na presença de alimento e se

essa agressividade interfere no comportamento alimentar do acará foram divididas em 3 categorias: movimentação, agressividade e alimentação (tabela 1).

Tabela 1: Variáveis utilizadas separadas em categorias e informando a sigla correspondentes. Traços indicam que não há uma sigla representante da variável. As variáveis latência de agressão, latência de alimentação e taxa de alimentação foram quantificadas em apenas um período, não sendo possível a utilização de Δ .

Categorias	Variáveis	Δ	Sigla
Movimentação	movimentação - pós-estímulo	Etapa pós-estímulo - pré-estímulo	MOVPE
	movimentação - alimentação	Etapa alimentação - pré-estímulo	MOVAL
	tempo na área do competidor - pós-estímulo	Etapa pós-estímulo - pré-estímulo	TACPE
	tempo na área do competidor - alimentação	Etapa alimentação - pré-estímulo	TACAL
Agressividade	agressão - pós-estímulo	Etapa pós-estímulo - pré-estímulo	APE
	agressão - alimentação	Etapa alimentação - pré-estímulo	AAL
	latência agressão	-	-
Alimentação	latência de alimentação	-	-
	taxa de ingestão	-	-

Para todas as variáveis de movimentação (movimentação – pós-estímulo; movimentação – alimentação; tempo na área do competidor – pós-estímulo; tempo na área do competidor – alimentação) e para as variáveis de agressividade (agressão – pós-estímulo e agressão – alimentação), nós estabelecemos valor de deltas (Δ) para comparação dos valores da etapa referente a variável (pós-estímulo e alimentação) com a etapa pré-estímulo, mantendo uma comparação com o período no qual o animal focal permanecia sem contato químico e visual com o competidor ou alimentação.

As variáveis enquadradas na categoria de movimentação foram: movimentação – etapa pós-estímulo (MOVPE), movimentação – etapa alimentação (MOVAL), tempo na área do competidor – etapa pós-estímulo (TACPE) e tempo na área do competidor – etapa alimentação (TACAL). Para a quantificação dessas variáveis foram traçados 9 quadrantes

(2 colunas verticais e 3 linhas horizontais; 6,5 x 14,5 cm cada; figura 3) no anteparo presente na parte de trás do aquário do animal focal, sendo subtraído os valores obtidos em cada variável pela etapa pré-estímulo para a formulação do Δ . Assim, para as variáveis MOVPE e MOVAL foram contabilizadas as mudanças desses quadrantes em cada etapa do experimento (etapa pós-estímulo e etapa de alimentação respectivamente), sendo considerada uma mudança de quadrante quando pelo menos 75% do corpo do animal focal cruzava uma linha de um quadrante (Arvigo et al., 2019). Já para o TACPE e TACAL foi contabilizado o tempo permanecido (segundos) pelo animal focal na primeira coluna de quadrantes mais próximo ao aquário do competidor (figura 3). Ambas as variáveis foram utilizadas para auxiliar o reconhecimento do competidor invasor pelo acará como um competidor em potencial.

Já para a categoria de agressividade nós delimitamos as seguintes variáveis: agressão – etapa pós-estímulo (APE), agressão – etapa alimentação (AAL) e latência de agressão. Para as variáveis APE e AAL foram contabilizados para todas as etapas do experimento a soma de dois comportamentos agonísticos comumente encontrado nos ciclídeos: mordidas e “ramming”. Considerávamos uma mordida quando o animal focal disparava investidas com movimentos de abrir e fechar a boca contra o vidro e em direção ao competidor. Por sua vez, o “ramming” foi considerado como uma aproximação rápida contra o vidro, em direção ao competidor, mas com a boca fechada (Balzarini et al., 2014). A latência de agressão foi considerada como o tempo necessário (segundos) para o animal focal disparar o primeiro comportamento agressivo frente ao competidor (mordidas ou “ramming”) a partir da inserção dos estímulos visuais e químicos de competidor (etapa pós-estímulo). Para as variáveis APE e AAL foram estabelecidos Δ para comparação da etapa referente a variável com a etapa pré-estímulo, comparando com valores quando não se apresentava qualquer estímulo ao animal focal.

Por fim, definimos como variáveis de alimentação, a latência de alimentação e a taxa de ingestão. A latência de alimentação foi considerada como o tempo necessário (segundos) para o animal focal ingerir o primeiro pellet de ração na etapa de alimentação, enquanto a taxa de ingestão foi definida com uma razão: *Taxa de ingestão* = $\frac{\text{peso de ração ingerido (g)}}{\text{peso do peixe (g)}}$, estabelecendo um valor de ingestão levando em conta a proporção do peso do peixe (Arvigo et al., 2019). Para quantificação dessa variável, contabilizamos o total de pellets restantes no aquário do animal focal ao fim do experimento e subtraímos pela quantidade de pellets ofertados, obtendo a quantidade de pellets ingeridos e, em seguida, multiplicando pelo peso de um pellet de ração (0,003 g), obtido a partir de uma média feita do peso obtido em 20 amostras ($n = 20$) contendo 50 pellets em cada devido ao tamanho reduzido da ração utilizada.

4.5. Análise Estatística

Nós utilizamos Modelos Lineares Generalizados (GLM) para testar nossas hipóteses de que o acará responde agressivamente a tilápia-do-Nilo, que a presença de alimento intensifica essa agressividade e que essa agressividade interfere negativamente no comportamento alimentar (latência de alimentação e taxa de ingestão) da espécie nativa. Para isso, utilizamos o menor valor do Critério de Informação de Akaike (AICc) e o maior peso de Akaike (w_i) para definir o modelo mais parcimonioso do conjunto de modelos preditivos das variáveis de alimentação (tabela 2 e 3). Todos os modelos foram performados no R (R Core Team, 2021) utilizando o pacote MASS (Venables and Ripley, 2002). Antes do início das análises, testamos a normalidade (Shapiro-wilk test) e a homoscedasticidade (Bartlett test) de nossas variáveis, as quais não atingiram os pressupostos estatísticos. Também traçamos uma correlação de Pearson para averiguar se

havia variáveis com forte correlação estatística, de forma a não realizar modelos de GLM com ambas as variáveis para não enviesar os nossos resultados.

Com exceção da variável taxa de ingestão, nossas variáveis se apresentaram de forma dispersa e, por isso, transformamos todas as nossas variáveis em log. Com isso, utilizamos uma distribuição de erro binomial negativa com link de log, sendo a mais apropriada para nosso conjunto de dados (Zuur et al., 2013). Quando necessário, realizamos o teste Pos-Hoc de Tukey para determinar as diferenças estatísticas entre os tratamentos. Nós consideramos a significância estatística quando $p < 0.05$ em todas as análises.

Para testar se a presença do competidor invasor interfere na agressividade do acará, nós utilizamos a variável agressividade – pós-estímulo (APE) como variável resposta, sendo o tipo de competidor (5 níveis: conspecífico, controle, curimba, lambari e tilápia-do-Nilo) utilizado como fator fixo em nossas análises. Para auxiliar na compreensão de como o acará reage frente a espécie invasora, também utilizamos as variáveis de movimentação da etapa de pós-estímulo como variáveis resposta, estabelecendo um modelo para MOVPE e um modelo para TACPE, utilizando como fator fixo também o tipo de competidor, visando identificar se o acará se movimenta mais e permanece mais tempo próximo a competidores naturais. O mesmo foi feito para testar a hipótese de que o acará altera sua agressividade na presença de alimento disponível, utilizando apenas a variável agressividade – alimentação (AAL) como variável resposta, utilizando como fator fixo o tipo de competidor. Da mesma forma, para auxiliar na compreensão de como o acará reage agressivamente a diferentes tipos de competidores durante a disponibilidade de alimento, estabelecemos um modelo para a variável MOVAL e um modelo para a variável TACAL, referentes a etapa de alimentação, também utilizando como fator fixo o tipo de competidor.

Já para testar se a agressividade interfere no comportamento alimentar do acará, testamos como variáveis respostas tanto a variável de latência de alimentação (tabela 2) quanto a taxa de ingestão (tabela 3). Para ambas as variáveis respostas de alimentação, criamos modelos utilizando o tipo de competidor como fator fixo, e com a utilização das variáveis de agressão APE, AAL e latência de agressão como covariáveis dos modelos.

6. Resultados

5.1. Agressividade apenas com estímulos de competidor

A agressividade apresentada pelo animal focal frente a tilápia-do-Nilo foi significativamente maior que quando comparado aos tratamentos controle (Tukey test; $Z = 3.997$; $p < 0.001$; figura 4) e curimatá (Tukey test; $Z = 3.879$; $p < 0.001$; figura 4), sendo estatisticamente igual aos tratamentos conspecífico (Tukey test; $Z = 2.191$; $p = 0.177$; figura 4) e lambari (Tukey test; $Z = 1.487$; $p = 0.562$; figura 4).

Já as variáveis MOVPE (GLM: efeito do competidor: $X^2 = 0.562$; $p = 0.96$) e TACPE (GLM: efeito do competidor: $X^2 = 0.599$; $p = 0.96$), referentes a movimentação do animal focal, não apresentaram diferença estatística entre os tratamentos.

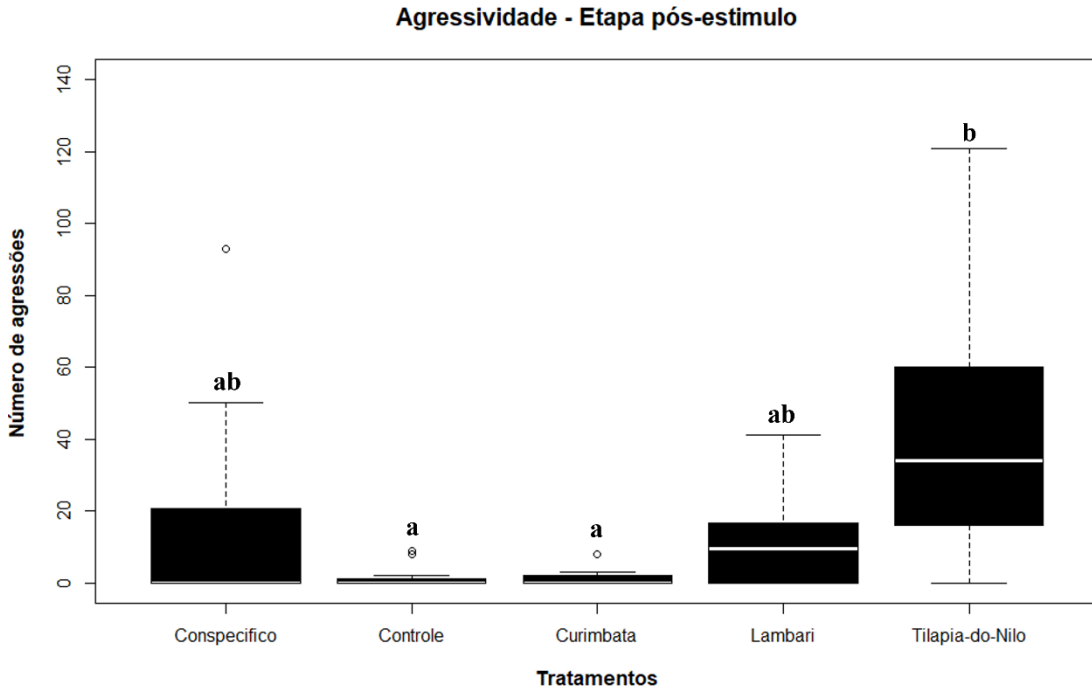


Figura 4: Agressividade da etapa pós-estímulo. Δ do número de agressões (mordidas + ramming) efetuados pelo acará durante a etapa pós-estímulo (APE) subtraídos pelas agressões da etapa pré-estímulo referente aos tratamentos conspecífico (acará), água destilada (controle), curimbatá (competidor natural), lambari (não-competidor natural) e tilápia-do-Nilo (competidor invasor). Caixas correspondem ao intervalo entre 25 e 75%, sendo as linhas brancas referentes a mediana e a linha pontilhada o desvio padrão. Diferentes letras indicam as diferenças entre os tratamentos.

5.2. Agressividade durante a alimentação

Para testar nossa hipótese de que o acará altera sua agressividade na presença de alimento disponível, utilizamos a variável agressividade – alimentação (AAL) como variável resposta, apresentando diferença estatística entre os tratamentos (GLM: efeito do competidor: $X^2 = 50.273$; $p < 0.001$). Durante a etapa com a disponibilidade de alimento, a agressividade do acará frente ao tratamento conspecífico foi maior que comparado aos tratamentos controle (Tukey test; $Z = -3.305$; $p = 0.007$; figura 5) e curimbatá (Tukey test;

Z = -3.185; p = 0.01; figura 5), assim como a agressividade apresentada frente ao tratamento tilápia-do-Nilo foi maior que apresentada pelos tratamentos controle (Tukey test; Z = 4.215; p < 0.001; figura 5), curimbatá (Tukey test; Z = 3.556; p = 0.002; figura 5) e lambari (Tukey test; Z = 2.905; p = 0.02; figura 5).

Apesar do aumento da agressividade, as variáveis de movimentação da etapa de alimentação MOVAL (GLM: efeito do competidor: $X^2 = 1.370$; p = 0.84) e TACAL (GLM: efeito do competidor: $X^2 = 1.274$; p = 0.865) não apresentaram diferença estatística entre os tratamentos.

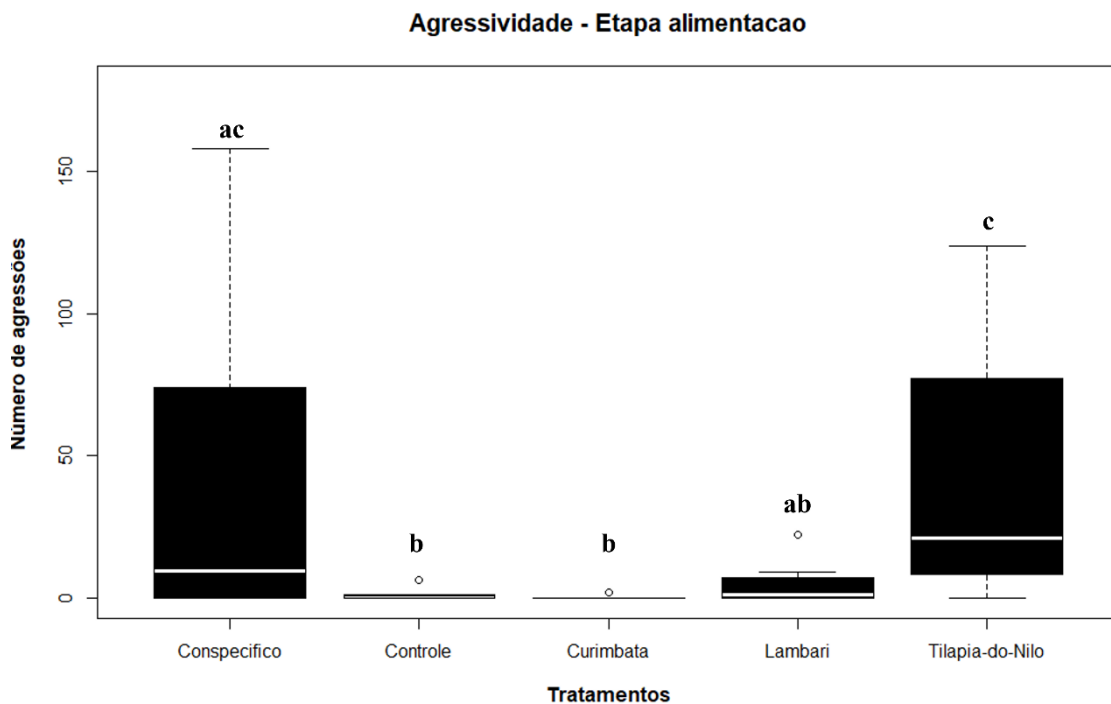


Figura 5: Agressividade da etapa de alimentação. Δ do número de agressões (mordidas + ramming) efetuados pelo acará durante a etapa de alimentação subtraídos pelas agressões da etapa pré-estímulo referente aos tratamentos conspecífico (acará), água destilada (controle), curimbatá (competidor natural), lambari (não-competidor natural) e tilápia-do-Nilo (competidor invasor). Caixas correspondem ao intervalo entre 25 e 75%,

sendo as linhas brancas referentes a mediana e a linha pontilhada o desvio padrão. Diferentes letras indicam as diferenças entre os tratamentos.

5.3. Comportamento alimentar

5.3.1. Latência de alimentação

Selecionamos o modelo 1 ($AICc = 260.69$; $w_i = 0.706$; tabela 3) como o mais parcimonioso dos modelos feitos com a variável resposta latência de alimentação. O tipo de competidor foi utilizado como fator fixo e como covariável utilizamos a agressividade na etapa de alimentação. Com isso, a latência de alimentação sofre uma influência negativa da variável de agressividade AAL (GLM: efeito da agressividade na etapa de alimentação: $X^2 = 6.0241$; $p = 0.01$; figura 6), indicando uma diminuição na latência de alimentação quando há mais agressões. Apesar disso, a latência de alimentação não sofre influência do tipo de competidor (GLM: efeito do competidor: $X^2 = 4.516$; $p = 0.34$).

Tabela 2: Modelos de latência de alimentação. Os modelos foram comparados utilizando Critério de Informação de Akaike ($\Delta AICc$) e peso de akaike (w_i), estabelecidos de acordo com a diferença do modelo mais parcimonioso.

Modelo	AICc	$\Delta AICc$	df	w_i
Modelo 1 latência de alimentação ~ competidor + AAL	260.69	0.00	7	0.706
Modelo 2 latência de alimentação ~ competidor + APE	262.45	1.76	7	0.292
Modelo 3 latência de alimentação ~ competidor + latência de agressão	274.2	13.51	7	0.0008
Modelo 4 latência de alimentação ~ competidor	279.39	18.70	6	0.00006

* AAL - Agressão - alimentação

** APE - Agressão - pós-estímulo

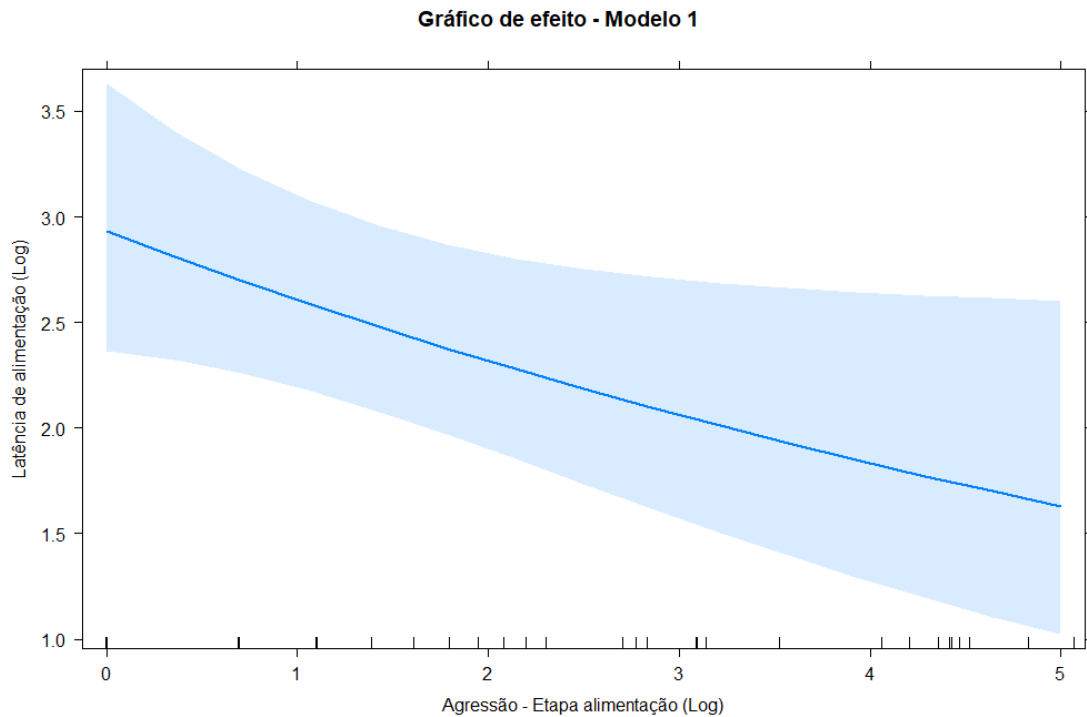


Figura 6: Latência de alimentação pela agressão do acará na etapa de alimentação (efeito do modelo 1). Eixo x representa os valores da variável AAL em log, enquanto o eixo y indica os valores da variável resposta latência de alimentação em log. Linha azul indica a média dos valores, sendo possível observar que quanto maior a agressão apresentada, menor a latência de alimentação.

5.3.2. Taxa de ingestão

Para os modelos utilizando como variável resposta a taxa de ingestão, selecionamos o modelo 5 ($AICc = 29.03$; $w_i = 0.668$; tabela 3) como o mais adequado para responder nossa pergunta. Nesse modelo, utilizamos apenas o tipo de competidor como fator fixo, sem incluir covariáveis de agressividade. Entretanto, o tipo de competidor (GLM: efeito do competidor: $X^2 = 0.02$; $p = 0.99$) não influenciou na taxa de ingestão do animal focal. Dessa forma, além do tipo do competidor, os modelos contendo as variáveis de agressividade não se enquadraram nos critérios de seleção de modelos,

indicando que não há relação entre variáveis de agressividade e a taxa de ingestão do acará.

Tabela 3: Modelos de latência de alimentação. Os modelos foram comparados utilizando Critério de Informação de Akaike ($\Delta AICc$) e peso de Akaike (w_i), estabelecidos de acordo com a diferença do modelo mais parcimonioso.

Modelo	AICc	$\Delta AICc$	df	w_i
Modelo 5 taxa de ingestão ~ competidor	29.03	0	6	0.668
Modelo 6 taxa de ingestão ~ competidor + APE*	32.47	3.44	7	0.119
Modelo 7 taxa de ingestão ~ competidor + AAL**	32.62	3.59	7	0.111
Modelo 8 taxa de ingestão ~ competidor + latência de agressão	32.81	3.78	7	0.100

* APE - Agressão - pós-estímulo

** AAL - Agressão - alimentação

7. Discussão e conclusão

Em nosso estudo, o acará reagiu agressivamente a tilápia-do-Nilo, intensificando essa agressividade frente a espécie invasora quando havia recursos alimentares disponíveis, e interferindo negativamente na latência alimentar da espécie nativa, mas não afetando a taxa de ingestão do animal focal. Com isso, nossas duas primeiras hipóteses, de que o acará reagiria agressivamente a tilápia-do-Nilo e intensificaria sua agressão na presença de alimento disponível, foram corroboradas em nosso estudo, indicando que o acará identifica a tilápia-do-Nilo como um competidor em potencial e que com um maior valor de recursos (alimento) em disputa a agressividade é intensificada. Contudo, apesar de corroborar apenas em partes nossa terceira hipótese, de que a agressividade afetaria a alimentação da espécie nativa, a ausência de contato físico em nossos experimentos pode ter minimizados os resultados obtidos.

Com os dados obtidos da variável de agressividade na etapa pós-estímulo, nossos resultados sugerem que quando exposta apenas a estímulos visuais e químicos de competidores, o acará identifica a tilápia-do-Nilo como um competidor mais ameaçador

do que um competidor da mesma espécie. Comparando os resultados da agressividade entre os tratamentos, nota-se que a tilápia-do-Nilo foi o único tratamento que diferiu dos tratamentos controle e curimbatá, enquanto mesmo em uma situação de competição com a mesma espécie, as respostas demonstradas não apresentaram diferença estatística entre os tratamentos. Apesar da ingenuidade apresentada frente a competidores invasores em muitos casos (Champneys et al., 2021), muitas espécies de ciclídeos reagem agressivamente a um competidor invasor, podendo efetuar mais agressões e até disparar o primeiro ataque à espécie invasora (Archundia and Arce, 2019; Chifamba and Mauru, 2017), sendo semelhante ao encontrado em nosso estudo. Apesar de não quantificarmos a agressividade e a latência de agressão dos competidores em nosso experimento, nossas variáveis agressivas indicam o reconhecimento da espécie invasora como um forte competidor, e por isso houve mais agressões efetuadas pelo acará à tilápia-do-Nilo. Contudo, Sanches et al. (2012) demonstraram que em uma situação de embate físico, a tilápia-do-Nilo se demonstra dominante frente ao acará. Com isso, apesar da espécie nativa reagir agressivamente ao competidor invasor, essa agressividade pode não ser o suficiente para ser dominante em um ambiente natural com contato físico, podendo haver um gasto energético desnecessário e a perda dos recursos pela espécie nativa, tal qual lesões em decorrência da interação (Archundia and Arce, 2019).

Quando presente o recurso alimentar na situação de competição, observamos a partir dos resultados obtidos da variável de agressividade na etapa de alimentação que o número de agressões frente ao tratamento conspecífico se intensificou, diferindo dos tratamentos controle e curimbatá, assim como frente a tilápia-do-Nilo, que diferiu dos tratamentos controle, curimbatá e lambari na presença de alimento. A disponibilidade de alimento aumentou o valor de recursos em disputa, uma vez que na situação sem recurso alimentar disponível, apenas o tratamento da tilápia-do-Nilo apresentou diferença

estatística aos tratamentos controle e curimbatá. A obtenção de recursos alimentares é fundamental para a espécie obter êxito em seu crescimento (Norin and Clark, 2017) e reprodução (Tanaka et al., 2018), demonstrando um importante fator para manutenção do fitness de uma espécie (Ward et al., 2006). Em uma situação de monopolização de recursos alimentares, como podemos considerar em nosso experimento ao inserirmos ração apenas no aquário do animal focal, os indivíduos dominantes tendem a ser mais agressivos para garantir a obtenção de todo o recurso disponível (Grant and Guha, 1993). Com a ausência de contato físico, não foi possível estabelecer a dominância entre o animal focal e o competidor, mantendo os altos valores de agressividade do acará frente aos competidores considerados uma ameaça (conspecífico e invasora), visando a garantia dos recursos disponíveis.

Por sua vez, a agressividade na etapa de alimentação apresentada pela espécie nativa influenciou negativamente em sua latência de alimentação, enquanto para a variável de taxa de ingestão, nenhuma variável de agressividade parece influenciar a quantidade de alimento ingerida. Nossos resultados corroboram, em partes, com outros estudos envolvendo a competição interespecífica e a presença de recursos alimentares. Grabowska et al. (2019) observaram que em uma situação de competição com contato físico entre a espécie de peixe nativa *Umbra krameri* e a espécie de peixe invasora *Perccottus glenii*, a quantidade de alimento ingerido não foi alterada, mas a latência de alimentação apresentada pela espécie nativa reduzia em 1/3 na presença do competidor invasor por conta de sua agressividade. Em outros estudos, a presença de um competidor interfere em outras variáveis alimentares, como no tempo de forrageamento (Hansen and Closs, 2005), o local de forrageamento (Polo-Cavia et al., 2009), e nos itens alimentares consumidos (Schmitt and Coyer, 1983). Com isso, em um contexto de bioinvasão, a presença de uma espécie invasora pode reduzir ou extinguir as populações de espécies

nativas que competem pelos mesmos recursos que espécies invasoras (Bøhn et al., 2008). A redução na latência de alimentação em nosso estudo está associada a indivíduos mais agressivos. Assim, quando a espécie nativa se encontra frente a competidores em potencial, podendo ser tanto para competidores nativos ou invasores, ela tende começar a se alimentar mais rápido, desempenhando mais comportamentos agonísticos como forma de garantir os recursos alimentares disponíveis no meio.

De forma geral, podemos concluir que o acará responde a estímulos visuais e químicos da espécie invasora de forma mais agressiva que frente a competidores da mesma espécie. O recurso alimentar disponível aumentou o valor de recurso em disputa, intensificando a agressividade da espécie nativa frente aos competidores mais ameaçadores, sendo o conspecífico e invasor. Por sua vez, maiores valores de agressividade parecem influenciar negativamente a latência de alimentação, indicando a tentativa de obtenção de recursos mais rapidamente em situações de confronto com fortes competidores. Com a agressividade demonstrada, há para a espécie nativa um gasto energético a mais para a manutenção dos recursos em situações de confronto com a espécie invasora. Apesar da espécie nativa tentar garantir os recursos alimentares com o aumento da agressividade e redução do tempo para ingerir o alimento, a tilápia-do-Nilo, assim como muitas outras espécies invasoras, demonstram-se dominantes as espécies nativas (Sanchez et al., 2012, Britton et al., 2018), privando as espécies nativas da obtenção de recursos fundamentais para sua sobrevivência, como território e alimento

Portanto, a presença de uma espécie invasora que compete pelos mesmos recursos que uma espécie nativa vai implicar em disputas agonísticas e conseqüentemente um maior gasto energético para a espécie nativa, reduzindo o fitness e podendo levar a redução da população em locais de coexistência, mesmo reagindo agressivamente a espécie invasora. Por fim, são necessários mais estudos com contato físico envolvendo a

competição entre espécie invasora e nativa para ampliar a discussão acerca dos efeitos deletérios de espécies invasoras na obtenção de recursos de espécie nativas.

8. Referências

- Archundia, M., Arce, E., 2019. Fighting behaviour in native fish: the Mexican mojarra (*Cichlasoma istlanum*) wins when confronted with the non-native convict cichlid fish (*Amatitlania nigrofasciata*). *Journal of Ethology* 37, 67–73. <https://doi.org/10.1007/s10164-018-0569-5>
- Arvigo, A.L., Miyai, C.A., Sanches, F.H.C., Barreto, R.E., Costa, T.M., 2019. Combined effects of predator odor and alarm substance on behavioral and physiological responses of the pearl cichlid. *Physiology and Behavior* 206, 259–263. <https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2019.02.032>
- Attayde, J.L., Brasil, J., Menescal, R.A., 2011. Impacts of introducing Nile tilapia on the fisheries of a tropical reservoir in North-eastern Brazil. *Fisheries Management and Ecology* 18, 437–443. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2400.2011.00796.x>
- Atwood, H L, Tomasso, J.R., Webb, K., Gatlin, D.M., Atwood, Heidi L, 2003. Low-temperature tolerance of Nile tilapia, *Oreochromis niloticus*: effects of environmental and dietary factors. *Aquaculture research* 34, 241–251.
- Balzarini, V., Taborsky, M., Wanner, S., Koch, F., Frommen, J.G., 2014. Mirror, mirror on the wall: The predictive value of mirror tests for measuring aggression in fish. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 68, 871–878. <https://doi.org/10.1007/s00265-014-1698-7>
- Bøhn, T., Amundsen, P.A., Sparrow, A., 2008. Competitive exclusion after invasion? *Biological Invasions* 10, 359–368. <https://doi.org/10.1007/s10530-007-9135-8>
- Boscolo, C.N.P., Morais, R.N., Gonçalves-de-Freitas, E., 2011. Same-sized fish groups increase aggressive interaction of sex-reversed males Nile tilapia GIFT strain. *Applied Animal Behaviour Science* 135, 154–159. <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2011.10.003>
- Britton, J.R., Orsi, M.L., 2012. Non-native fish in aquaculture and sport fishing in Brazil: Economic benefits versus risks to fish diversity in the upper River Paraná Basin. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 22, 555–565. <https://doi.org/10.1007/s11160-012-9254-x>
- Britton, J.R., Ruiz-Navarro, A., Verreycken, H., Amat-Trigo, F., 2018. Trophic consequences of introduced species: Comparative impacts of increased interspecific versus intraspecific competitive interactions. *Functional Ecology* 32, 486–495. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12978>
- Brown, C., Laland, K., Krause, J., 2011. *Fish cognition and behavior*, Blackwell publishing. Blackwell Publishing. <https://doi.org/10.1002/9781444342536>
- Calixto, E.S., Santos, D.F. dos, Lange, D., Galdino, M.S., Rahman, I.U., 2020. Aquaculture in Brazil and worldwide: overview and perspectives. *Journal of Environmental Analysis and Progress* 05, 98–107.

- Carlton, J.T., 1989. Man's Role in Changing the Face of the Ocean: Biological Invasions and Implications for Conservation of Near-Shore Environments Innuiciated Species in the Ocean. *Conservation Biology* 3, 265–273.
- Casatti, L., Castro, R.M.C., 1998. A fish community of the São Francisco River headwaters riffles, southeastern Brazil. *Ichthyology Exploration Freshwater* 9, 229–242.
- Champneys, T., Ferry, K., Tomkinson, S., Genner, M.J., Ioannou, C.C., 2021. Simulated encounters with a novel competitor reveal the potential for maladaptive behavioural responses to invasive species. *Biological Invasions*. <https://doi.org/10.1007/s10530-021-02690-6>
- Chifamba, P.C., Mauru, T., 2017. Comparative aggression and dominance of *Oreochromis niloticus* (Linnaeus, 1758) and *Oreochromis mortimeri* (Trewavas, 1966) from paired contest in aquaria. *Hydrobiologia* 788, 193–203. <https://doi.org/10.1007/s10750-016-2997-y>
- Coppock, A.G., Gardiner, N.M., Jones, G.P., 2016. Sniffing out the competition? Juvenile coral reef damselfishes use chemical cues to distinguish the presence of conspecific and heterospecific aggregations. *Behavioural Processes* 125, 43–50. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2016.02.001>
- Dunlop-Hayden, K.L., Rehage, J.S., 2011. Antipredator behavior and cue recognition by multiple Everglades prey to a novel cichlid predator. *Behaviour* 148, 795–823. <https://doi.org/10.1163/000579511X577256>
- FAO, 2020. The State of World Fisheries and Aquaculture. <https://doi.org/10.4060/ca9229en>
- Ferrari, M.C.O., Messier, F., Chivers, D.P., 2006. The nose knows: minnows determine predator proximity and density through detection of predator odours. *Animal Behaviour* 72, 927–932. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2006.03.001>
- Getabu, A., 1992. Growth parameters and total mortality in *Oreochromis niloticus* (Linnaeus) from Nyanza Gulf, Lake Victoria. *Hydrobiologia* 232, 91–97. <https://doi.org/10.1007/BF00014617>
- Gonçalves-De-Freitas, E., Bolognesi, M.C., Gauy, A.C.D.S., Brandão, M.L., Giaquinto, P.C., Fernandes-Castilho, M., 2019. Social behavior and welfare in Nile Tilapia. *Fishes* 4, 1–14. <https://doi.org/10.3390/fishes4020023>
- Gosse, J.P., 1975. Revision du genre *Geophagus* (Pisces Cichlidre), Acaadémie royale des sciences d'Outre-Mer. *Académie royale des Sciences d' Outre-Mer*, Bruxelles.
- Grabowska, J., Błońska, D., Kati, S., Nagy, S.A., Kakareko, T., Kobak, J., Antal, L., 2019. Competitive interactions for food resources between the invasive Amur sleeper (*Perccottus glenii*) and threatened European mudminnow (*Umbra krameri*). *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 29, 2231–2239. <https://doi.org/10.1002/aqc.3219>
- Grant, J.W.A., Guha, R.T., 1993. Spatial clumping of food increases its monopolization and defense by convict cichlids, *Cichlasoma nigrofasciatum*. *Behavioral Ecology* 4, 293–296. <https://doi.org/10.1093/beheco/4.4.293>
- Grether, G.F., Anderson, C.N., Drury, J.P., Kirschel, A.N.G., Losin, N., Okamoto, K., Peiman, K.S., 2013. The evolutionary consequences of interspecific aggression. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1289, 48–68. <https://doi.org/10.1111/nyas.12082>

- Grether, G.F., Losin, N., Anderson, C.N., Okamoto, K., 2009. The role of interspecific interference competition in character displacement and the evolution of competitor recognition. *Biological Reviews*. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2009.00089.x>
- Gurevitch, J., Padilla, D.K., 2004. Are invasive species a major cause of extinctions? *Trends in Ecology and Evolution* 19, 470–474. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2004.07.005>
- Hansen, E.A., Closs, G.P., 2005. Diel activity and home range size in relation to food supply in a drift-feeding stream fish. *Behavioral Ecology* 16, 640–648. <https://doi.org/10.1093/beheco/ari036>
- Heavener, S.J., Carthey, A.J.R., Banks, P.B., 2014. Competitive naïveté between a highly successful invader and a functionally similar native species. *Oecologia* 175, 73–84. <https://doi.org/10.1007/s00442-013-2874-6>
- Kadry, V.O., Barreto, R.E., 2010. Environmental enrichment reduces aggression of pearl cichlid, *Geophagus brasiliensis*, during resident-intruder interactions. *Neotropical Ichthyology* 8, 329–332. <https://doi.org/10.1590/S1679-62252010000200011>
- Khan, A.M., Ali, Z., Shelly, S.Y., Ahmad, Z., Mirza, M.R., 2011. Aliens; a catastrophe for native fresh water fish diversity in Pakistan. *Journal of Animal and Plant Sciences* 21, 435–440.
- Knight, J.D.M., 2010. Invasive ornamental fish: a potential threat to aquatic biodiversity in peninsular India. *Journal of Threatened Taxa* 2, 700–704. <https://doi.org/10.11609/jott.o2179.700-4>
- Kuehne, L.M., Olden, J.D., 2012. Prey naivety in the behavioural responses of juvenile Chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) to an invasive predator. *Freshwater Biology* 57, 1126–1137. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2012.02776.x>
- Lehtonen, T.K., Sowersby, W., Gagnon, K., Wong, B.B.M., 2015. Cichlid Fish Use Coloration as a Cue to Assess the Threat Status of Heterospecific Intruders. *The American Naturalist* 186, 547–552. <https://doi.org/10.1086/682711>
- Linde, A., Izquierdo, J., Moreira, J.C., Garcia-Vazquez, E., 2008. Invasive tilapia juveniles are associated with degraded river habitats. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 18, 891–895. <https://doi.org/10.1002/aqc.928>
- Lowry, E., Rollinson, E.J., Laybourn, A.J., Scott, T.E., Aiello-Lammens, M.E., Gray, S.M., Mickley, J., Gurevitch, J., 2013. Biological invasions: A field synopsis, systematic review, and database of the literature. *Ecology and Evolution*. <https://doi.org/10.1002/ece3.431>
- Magalhães, A.L.B., Vitule, J.R.S., 2013. Aquarium Industry Threatens Biodiversity. *Science* 341, 457. <https://doi.org/10.1126/science.341.6145.457-a>
- Martin, C.W., Valentine, M.M., Valentine, J.F., 2010. Competitive interactions between invasive Nile tilapia and native fish: The potential for altered trophic exchange and modification of food webs. *PLoS ONE* 5, 57–59. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0014395>
- Miyai, C.A., Sanches, F.H.C., Pinho-Neto, C.F., Barreto, R.E., 2016. Effects of predator odour on antipredator responses of Nile tilapia. *Physiology and Behavior* 165, 22–27. <https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2016.06.033>
- Müller-Schwarze, D., 2006. *Chemical Ecology of Vertebrates*, First Edition. ed. Cambridge University Press, Cambridge.

- Njiru, M., Okeyo-Owuor, J.B., Muchiri, M., Cowx, I.G., 2004. Shifts in the food of Nile tilapia, *Oreochromis niloticus* (L.) in Lake Victoria, Kenya. *African Journal of Ecology* 42, 163–170. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2028.2004.00503.x>
- Norin, T., Clark, T.D., 2017. Fish face a trade-off between ‘eating big’ for growth efficiency and ‘eating small’ to retain aerobic capacity. *Biology Letters* 13. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2017.0298>
- Ogutu-ohwayo, R., Hecky, R.E., 1991. Fish Introductions in Africa and Some of Their Implications. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 48, 8–12.
- Paini, D.R., Funderburk, J.E., Reitz, S.R., 2008. Competitive exclusion of a worldwide invasive pest by a native. Quantifying competition between two phytophagous insects on two host plant species. *Journal of Animal Ecology* 77, 184–190. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2007.01324.x>
- Parker, I.M., Lonsdale, W.M., Goodell, K., Wonham, M., Kareiva, P.M., Williamson, M.H., Holle, B. Von, Moyle, P.B., Byers, J.E., Goldwasser, L., 1999. Impact: toward a framework for understanding the ecological effects of invaders. *Biological Invasions* 1, 3–19.
- Peña-Mendoza, B., Gómez-Márquez, J.L., Salgado-Ugarte, I.H., Ramírez-Noguera, D., 2005. Reproductive biology of *Oreochromis niloticus* (Perciformes: Cichlidae) at Emiliano Zapata dam, Morelos, Mexico. *Revista de Biología Tropical* 53, 515–522. <https://doi.org/10.15517/rbt.v53i3-4.14666>
- Polo-Cavia, N., Gonzalo, A., López, P., Martín, J., 2010. Predator recognition of native but not invasive turtle predators by naïve anuran tadpoles. *Animal Behaviour* 80, 461–466. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2010.06.004>
- Polo-Cavia, N., López, P., Martín, J., 2009. Interspecific differences in chemosensory responses of freshwater turtles: Consequences for competition between native and invasive species. *Biological Invasions* 11, 431–440. <https://doi.org/10.1007/s10530-008-9260-z>
- Rinne, J., 1975. Fish tagging experiments: A prelude to an extensive tag-recovery programme on Lake Victoria. *Journal of Tropical Hydrobiology and Fisheries* 4, 1–19. <https://doi.org/10.1017/CBO9781107415324.004>
- Rodrigues, D., 2013. ECOLOGIA TRÓFICA DAS PRINCIPAIS ESPÉCIES DE PEIXES DO RIO PARAÍBA DO SUL NA ÁREA DE INFLUÊNCIA DO APROVEITAMENTO HIDRELÉTRICO SIMPLÍCIO DURANTE O PERÍODO PRÉ- REPRESAMENTO.
- Sanches, F.H.C., Miyai, C.A., Costa, T.M., Christofolletti, R.A., Volpato, G.L., Barreto, R.E., 2012. Aggressiveness overcomes body-size effects in fights staged between invasive and native fish species with overlapping niches. *PLoS ONE* 7, 1–5. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0029746>
- Sanches, F.H.C., Miyai, C.A., Pinho-Neto, C.F., Barreto, R.E., 2015. Stress responses to chemical alarm cues in Nile tilapia. *Physiology and Behavior* 149, 8–13. <https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2015.05.010>
- Schmitt, R.J., Coyer, J.A., 1983. Variation in surfperch diets between allopatry and sympatry: circumstantial evidence for competition. *Oecologia* 58, 402–410.
- Strayer, D.L., 2010. Alien species in fresh waters: Ecological effects, interactions with other stressors, and prospects for the future. *Freshwater Biology* 55, 152–174. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2009.02380.x>

- Tanaka, H., Frommen, J.G., Kohda, M., 2018. Helpers increase food abundance in the territory of a cooperatively breeding fish. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 72. <https://doi.org/10.1007/s00265-018-2450-5>
- Torelli, J., Rosa, I.L., Watanabe, T., 1997. Ictiofauna do Rio Gramame, Paraíba, Brasil. *Iheringia, Sér. Zoologica* 82, 67–73.
- Venables, W.N., Ripley, B.D., 2002. *Statistics and Computing*.
- Vitule, J.R.S., Freire, C.A., Simberloff, D., 2009. Introduction of non-native freshwater fish can certainly be bad. *Fish and Fisheries* 10, 98–108. <https://doi.org/10.1111/j.1467-2979.2008.00312.x>
- Ward, A., J., W., Webster, M.M., Hart., P.J.B., 2006. Intraspecific food competition in fishes. *Fish and Fisheries* 7, 231–361.
- Zambrano, L., Martínez-Meyer, E., Menezes, N., Peterson, A.T., 2006. Invasive potential of common carp (*Cyprinus carpio*) and Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) in American freshwater systems. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 63, 1903–1910. <https://doi.org/10.1139/F06-088>

PARECER FINAL DO TRABALHO DE CONCLUSÃO DE CURSO
APRESENTAÇÃO REMOTA

Discente: LEONARDO CIRILLO

Título: "Efeitos de um competidor alopatrico no comportamento agressivo e alimentar do acará"

Orientadora: Profa. Dra. Tânia Marcia Costa

Curso/Habilitação: Bacharelado em Ciências Biológicas/Biologia Marinha

COMISSÃO EXAMINADORA	CONCEITO
Profa. Dra. Tânia Marcia Costa	APROVADO
Dr. Fabio Henrique Carretero Sanches	APROVADO

CONCEITO FINAL:

A Comissão Examinadora abaixo assinada conclui que o discente **Leonardo Cirillo** obteve o seguinte conceito:

APROVADO

REPROVADO

São Vicente, 25 de janeiro de 2022.


Profa. Dra. Tânia Marcia Costa
 (Orientadora)


Dr. Fabio Henrique Carretero Sanches