

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA “JÚLIO DE MESQUITA FILHO”

INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS – CÂMPUS DO LITORAL PAULISTA

**Comportamento alimentar e agonístico de uma espécie
nativa na competição interespecífica com uma espécie
invasora**

Leonardo Cirillo

Orientadora: Prof^ª. Dr^ª. Tânia Marcia Costa

Coorientadores: Dr. Caio Akira Miyai;

Msc. Alexandre Luis Arvigo

São Vicente/ SP

Janeiro de 2023

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 Gerenciamento Costeiro, 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 Luis Arvigo

São Vicente/ SP

Janeiro de 2023

C578c Cirillo, Leonardo

Comportamento alimentar e agonístico de uma espécie nativa na competição interespecífica com uma espécie invasora / Leonardo Cirillo. -- São Vicente, 2023

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

Orientadora: Tânia Marcia Costa

1. Invasão biológica. 2. recurso alimentar. 3. confronto agonístico. 4.

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

De início, agrago imensamente a Prof^a Dr^a Tânia Marcia Costa e aos meus coorientadores Dr. Caio Akira Miyai e Msc. Alexandre Arvigo por, desde o começo da minha trajetória acadêmica, me darem todo o apoio, conselhos e direcionamentos necessários para minha formação pessoal, possibilitando a execução e conclusão dessa pesquisa. Da mesma forma, agradeço a todos os membros do LABECOM por todas as discussões e vivências, ajudas em coletas e experimentos que sempre me agregaram e me ajudaram a crescer.

Agradeço a minha família, em especial minha mãe Andrea Grandberg, meu pai Vicente Cirillo, e meu irmão Enzo Cirillo por todo o apoio em minha vida, sempre me mostrando o melhor caminho e me incentivando em minhas decisões. Agradeço também a todos os meus amigos que fiz durante a graduação, em especial aos meus companheiros de casa Laura (Dis), João (Catu), Miguel (Loire) e Gabriel (Dado), que sempre me acolheram e me ajudaram independente do momento. Agradeço a Victoria Gaia por sempre ter me apoiado e acreditado em mim, mesmo quando todos os meus experimentos davam errado.

Agradeço a UNESP por ter me possibilitado me tornar um biólogo, rendendo memórias que nunca irei esquecer, além de toda a infraestrutura para execução de meus experimentos. Por fim, agradeço muito a FAPESP (Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo) pelo financiamento de meu projeto de Iniciação Científica (#2020/11778-6) que se tornou esse Trabalho de Conclusão de Curso (TCC).

1. Abstract

Biological invasion is considered one of the main threats to ecosystems and native biodiversity. Once the invasive species is well adapted, they will compete for the same resources as the native species, which may cause the native species population reduction or even extinction through competition. In Brazil, one of the preeminent invasive species in freshwater ecosystems is the Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*), which has a highly competitive potential due to its aggressiveness and generalist diet. In turn, the pearl cichlid (*Geophagus brasiliensis*) is a native fish suffering a population decrease in places where it coexists with Nile tilapia. Thus, the objective of our study was to evaluate the effects of interspecific competition of the invasive species Nile tilapia on the aggressiveness and feeding behavior of the pearl cichlid. Our results demonstrated that the native species reacts aggressively to the invasive species, showing greater aggressiveness and initiating agonistic interactions earlier than when compared to the conspecific competitor in the absence of food. However, the presence of food increased the motivation for confrontations against conspecifics, showing greater aggressiveness compared to the invasive competitor. The native species feeding behavior was not negatively affected by the presence of the invasive species, starting to eat earlier in confrontations with the invasive competitor. Despite this, the invasive competitor fed more than the conspecific competitor, implying consequences for obtaining food in situations with limited resources. Therefore, even without affecting the feeding behavior of pearl cichlid, the interaction with the Nile-tilapia requires a high energy expenditure and induces less food consumption due to agonistic behaviors, resulting in negative consequences for the fitness of native fish.

Keywords: Biological invasions; food resource; agonistic interaction; interspecific competition; Nile tilapia.

2. Resumo

A invasão biológica é considerada uma das maiores ameaças para os ecossistemas e biodiversidade nativa. Uma vez bem adaptada, a espécie invasora vai disputar pelos mesmos recursos que as espécies nativas, podendo causar, por meio de competição ou predação, a redução de populações ou até mesmo extinções de espécies nativas. No Brasil, uma das principais espécies invasoras em ambientes dulcícolas é a tilápia-do-Nilo (*Oreochromis niloticus*), a qual apresenta um alto potencial de competição devido a sua agressividade e dieta generalista. Por sua vez, o acará (*Geophagus brasiliensis*) é um ciclídeo nativo que vem sofrendo uma redução de sua população em locais de coexistência com a tilápia-do-Nilo. Com isso, o objetivo de nosso estudo foi de avaliar os efeitos da competição interespecífica da espécie invasora tilápia-do-Nilo na agressividade e no comportamento alimentar do acará. Nossos resultados demonstraram que a espécie nativa reage mais agressivamente à espécie invasora, iniciando as interações agonísticas mais rápido quando comparado ao competidor conspecífico, na ausência de recurso alimentar. Por sua vez, a presença de alimento aumentou a motivação para confrontos contra conspecíficos, apresentando maior agressividade quando comparado ao competidor invasor. O comportamento alimentar da espécie nativa não foi afetado pela presença da espécie invasora, iniciando sua alimentação mais rapidamente em confrontos com o competidor invasor. Apesar disso, o competidor invasor se alimentou mais que o competidor conspecífico, implicando consequências para obtenção de alimento em situações de recursos limitados. Assim, mesmo alterando apenas a latência de alimentação da espécie nativa, a interação com a tilápia-do-Nilo exige um elevado gasto energético e, somados a alta ingestão da espécie invasora, a presença desse competidor pode ter consequências negativas para o fitness de peixes nativos.

Palavras-chave: invasão biológica; recursos alimentares; confrontos agonísticos; competição interespecífica; tilápia-do-Nilo.

3. Introdução

A invasão biológica ocorre quando uma espécie obtém sucesso no estabelecimento, reprodução e dispersão em um novo ecossistema em que não se apresentava anteriormente (Carlton, 1989). Quando bem adaptada, essas espécies invasoras podem ser uma ameaça a biodiversidade e ao equilíbrio dos ecossistemas nativos (Lowry et al., 2013), com potenciais consequências na redução da biodiversidade local (Bøhn et al., 2008; Khan et al., 2011), alterações das estruturas da comunidade (Parker et al., 1999; Martin et al., 2010) e perturbações nas interações interespecíficas, como na competição (Martin et al., 2010; Sanches et al., 2012). Em geral, essas espécies apresentam um alto potencial competitivo (Paini et al., 2008; Britton et al., 2018), sobrepondo nicho e disputando pelos mesmos recursos que espécies nativas (Vitule et al., 2009; Strayer, 2010). Consequentemente, a coexistência de espécies nativas e invasoras que competem pelos mesmos recursos pode levar, em alguns casos, a exclusão competitiva da espécie nativa, ocasionando em extinções locais (Atkinson, 1996; Bøhn et al., 2008).

O reconhecimento de competidores no ambiente natural é fundamental para a manutenção do fitness do indivíduo, responsável por evitar disputas desnecessárias por recursos e reduzindo seu gasto energético despendido para obtenção de alimento e território (Grether et al., 2009). Contudo, a presença de uma nova espécie pode não ser reconhecida por espécies nativas (Polo-Cavia et al., 2010; Dunlop-Hayden & Rehage, 2011; Kuehne & Olden, 2012), resultando na sobreposição de áreas de forrageio, com a potencialização de confrontos agonísticos e a perda de recursos para espécies mais agressivas (Heavener et al., 2014). O comportamento agressivo se demonstra fundamental na aquisição de recursos na situação de competição, podendo ser custoso em termos de energia e tempo para o indivíduo (Briffa & Elwood, 2004), resultando no

aumento do risco de predação e de injúrias (Kelly & Godin, 2001). Com isso, por espécies invasoras apresentarem, em geral, maiores níveis de agressividade que espécies nativas de peixes (Blanchet et al., 2007; Bergstrom & Mensinger, 2009; Martin et al., 2010), uma situação de disputa por recursos pode ser desvantajosa para espécies nativas.

No Brasil, uma das principais espécies invasoras em ecossistemas dulcícolas é a tilápia-do-Nilo (*Oreochromis niloticus* (Linnaeus, 1758); Cichlidae) (Zambrano et al., 2006; Britton & Orsi, 2012), e seu processo de introdução se deu principalmente por meio da piscicultura. Por ser generalista (Njiru et al., 2004), resistente a variações abióticas (Atwood et al., 2003), apresentando um rápido crescimento (Rinne, 1975; Getabu, 1992) e uma reprodução rápida com incubação oral (Peña-Mendoza et al., 2005), tornou-se uma espécie amplamente cultivada nacionalmente (Calixto et al., 2020). Essas características, que fazem da espécie ideal para a criação em pisciculturas, somadas a seus comportamentos agressivos e territorialistas (Sanches et al., 2012; Gonçalves-De-Freitas et al., 2019), fazem da espécie uma ameaça para ecossistemas e biodiversidade nativa por se apresentar como um forte competidor, ocasionando alterações nas interações tróficas da comunidade (Ogutu-ohwayo & Hecky, 1991; Khan et al., 2011; Britton et al., 2018), reduzindo a abundância e biodiversidade de espécies nativas (Linde et al., 2008; Attayde et al., 2011; Chifamba & Mauru, 2017).

Dentre as espécies que vem sofrendo com a invasão da tilápia-do-Nilo está o acará (*Geophagus brasiliensis* (Quoy and Gaimard, 1824); Cichlidae) (Linde et al., 2008), espécie de ciclídeo amplamente distribuída pelos sistemas lênticos e lóticos do Brasil (Gosse, 1975; Torelli et al., 1997). Por compartilhar nicho e comportamentos agressivos e territorialistas (Kadry & Barreto, 2010; Sanches et al., 2012) com a espécie invasora, a espécie nativa pode entrar em confrontos agonísticos com o competidor invasor pela disputa de recursos. Com isso, a agressividade apresentada pelo competidor invasor nessa

interação pode interferir em seu comportamento alimentar (Bøhn et al., 2008), afetando o tempo para começar a se alimentar (Grabowska et al., 2019), a quantidade de alimento a ser ingerida (Hansen & Closs, 2005) ou até mesmo alterando o local de forrageio (Polo-Cavia et al., 2009), reduzindo o fitness da espécie nativa.

Assim, sabendo que um competidor invasor pode interferir no comportamento alimentar da espécie nativa, é de grande importância entender melhor essas interações comportamentais entre espécies nativas e invasoras durante a situação de competição. Com isso, compreender como o acará reage agressivamente frente ao competidor invasor com e sem a presença de recurso alimentar, e se o comportamento alimentar da espécie nativa é afetado durante essa interação é fundamental para compreender os efeitos da invasão de espécies. Dessa forma, aventamos a hipótese de que o acará reage agressivamente à tilápia-do-Nilo, intensificando essa agressividade na presença do recurso alimentar e, conseqüentemente, afetando no tempo para obter o recurso alimentar e a quantidade ingerida pela espécie nativa.

4. Objetivos

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 da espécie nativa, acará (*Geophagus brasiliensis*). Dessa forma, avaliamos:

- 1) O efeito da presença do recurso alimentar em confrontos agressivos com a espécie invasora;
- 2) O efeito da espécie invasora no comportamento alimentar da espécie nativa.

5. Material & Métodos

5.1. Animais e condições de estoque

Os indivíduos de acará foram coletados em um sistema de lagoas naturais no Jardim Britânia, região rural de São Paulo (23°25'46.34"S, 46°47'19.47"O) utilizando covos para minimizar possíveis injúrias. Já os indivíduos de tilápia-do-Nilo foram adquiridos em pisciculturas próximas do município de São Vicente/SP. Selecionamos peixes de 6,5 cm ($\pm 0,7$), sexualmente imaturos e sem distinção de sexo, pelo fato da competição entre juvenis ser mais relevante para a exclusão competitiva entre as espécies utilizadas (Linde et al., 2008). Antes do início dos experimentos os indivíduos permaneciam por, pelo menos, 30 dias em aclimação no laboratório.

Ambas as espécies foram mantidas em estoques de caixas d'água (300 Litros; Figura 1), mantendo a qualidade da água a partir da utilização de filtragem física, biológica e trocas parciais semanais, permitindo a manutenção de baixos níveis de amônia (<0,5 ppm) e nitrito (0,5 ppm) testados duas vezes por semana. A temperatura de ambos os estoques foi mantida em 26°C com a utilização de termostatos, enquanto o fotoperíodo ajustado para 12 horas claro/ 12 horas escuro. A alimentação foi feita 2 vezes ao dia com ração Guabi Pirá 32% de proteína bruta.

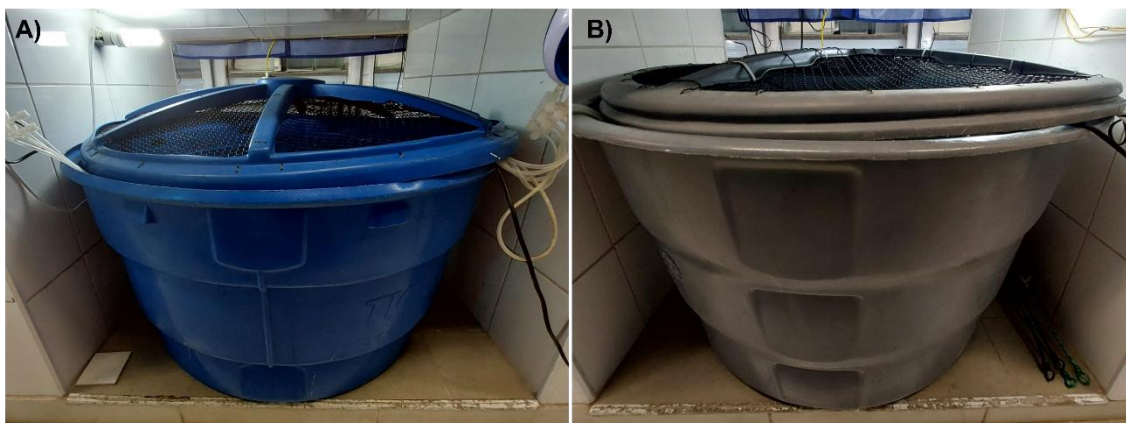


Figura 1: Estoques para manutenção das espécies em laboratório. A) Estoque de acarás em caixas da água de 300 Litros. B) Estoques de tilápia-do-Nilo em caixas da água de 300 Litros.

5.2. Delineamento experimental

Para testar o efeito do recurso alimentar na agressividade da espécie nativa em confrontos com o competidor invasor, nós contabilizamos os comportamentos agressivos do animal focal e do competidor [1 fator fixo (competidor) com 2 níveis: conspecífico (acará; $n = 9$) ou invasor (tilápia-do-Nilo; $n = 10$)] em uma situação sem recurso alimentar disponível e, em sequência, com recurso alimentar disponível. Para testar o efeito do competidor invasor no comportamento alimentar da espécie nativa nós quantificamos o comportamento alimentar do animal focal e do competidor quando havia recurso alimentar disponível.

Para isso, utilizamos uma arena neutra (aquário sem residência prévia) para a realização do experimento com duração de 30 minutos (Figura 2), dividido em etapa de pré-alimentação e etapa de alimentação, com 15 minutos de duração cada, gravados para análise posterior (Sanches et al., 2015; Arvigo et al., 2019). Na etapa pré-alimentação, referente aos 15 minutos iniciais, o confronto entre o animal focal e o competidor acontecia sem o recurso alimentar presente no aquário, permitindo a análise da agressividade da espécie nativa frente a espécie invasora sem a presença de alimento. Após 15 minutos, inserimos 20 pellets de ração no aquário experimental, dando início a etapa de alimentação, permitindo analisar a agressividade do animal focal frente ao competidor invasor na presença do recurso alimentar. Nessa mesma etapa, foi possível quantificar as variáveis alimentares (latência de alimentação e taxa de ingestão),

permitindo a análise do comportamento alimentar da espécie nativa na presença desse competidor invasor.

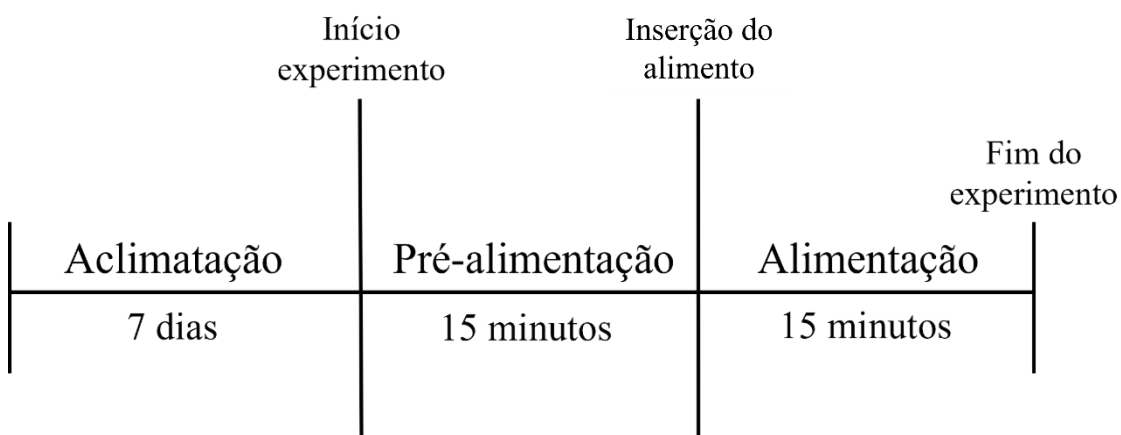


Figura 2: Ordem cronológica das etapas do experimento. Acima da barra horizontal indicam as etapas do experimento, e abaixo o tempo de duração.

5.3.Procedimentos Específicos

Para a realização do experimento, os acarás utilizados como animal focal foram escolhidos aleatoriamente no estoque da espécie, medidos (comprimento padrão em centímetros) com um paquímetro e pesados (em gramas) com uma balança de precisão, sendo posteriormente alocados individualmente em um aquário de mesmas proporções que o aquário experimental (22 Litros; 40 x 24 x 23 cm). Após isso, selecionamos um competidor (conspecífico ou tilápia-do-Nilo) de mesmo comprimento que o animal focal, evitando possíveis interferências na agressividade por assimetria de tamanho (Sanches et al., 2012). Os indivíduos permaneciam por 1 semana aclimatando antes do início do experimento, não sendo alimentados nas 24h antecedentes.

Para dar início ao experimento, nós retiramos o animal focal e o competidor do aquário de aclimação, marcando-os rapidamente com a tinta atóxica (vermelho para

animal focal e preto para competidor) para permitir diferenciar os indivíduos no momento na análise do comportamento. Na sequência, inserimos os indivíduos ao mesmo momento no aquário experimental (arena neutra), iniciando a gravação e o experimento.

Os aquários de aclimação e de experimentação apresentavam barreiras opacas nas laterais e no fundo dos aquários (Figura 3) para impedir o contato visual com outros indivíduos. Para facilitar o manuseio dos peixes, os aquários de aclimação eram posicionados ao lado do aquário experimental (Figura 3). A qualidade de água dos aquários utilizados foi mantida semelhante às condições do estoque, com a temperatura mantida em 26°C constante com a utilização de termostatos; o oxigênio dissolvido mantido próximo a saturação com a utilização de aeradores, sendo retirados antes do início do experimento; e os níveis de amônia e nitrito mantidos controlados a partir de trocas parciais de água efetuadas em dias intercalados. Durante a aclimação, a alimentação era feita 4 vezes ao dia, *ad libitum*, ofertando a mesma ração utilizada no momento do experimento.

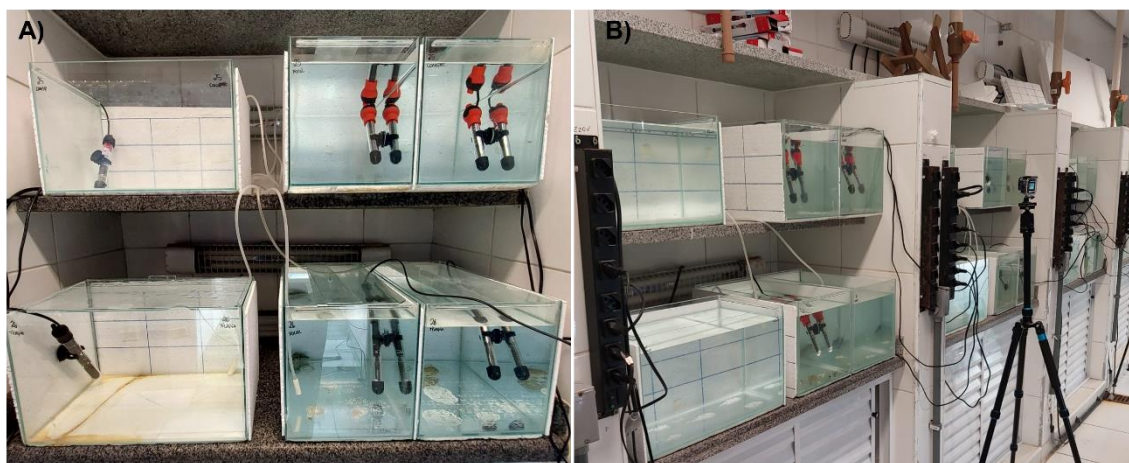


Figura 3: Aquários experimentais e de aclimação. Na foto A estão presentes à esquerda (aquário vazio, preenchidos com água nova 24h antes do experimento) os aquários experimentais utilizados como arena neutra, e à direita os aquários utilizados para aclimação, sendo um para o animal focal e outro para o competidor da réplica. Na foto

B estão presentes os aquários experimentais e de aclimação durante a filmagem de um experimento.

5.4. Variáveis analisadas

Para analisar o efeito do alimento na agressividade da espécie nativa frente a uma espécie invasora, e se a presença dessa espécie afetava o comportamento alimentar da espécie nativa, selecionamos variáveis de agressividade e de alimentação (tabela 1), analisando tanto o comportamento do animal focal quanto do competidor. As variáveis agressivas foram quantificadas tanto na etapa de pré-alimentação quanto na etapa de alimentação, enquanto as variáveis alimentares quantificadas apenas na etapa de alimentação, quando havia recurso alimentar disponível.

Tabela 1: Variáveis e siglas utilizadas. Traços indicam que não há uma sigla representante.

Variáveis agressivas		Sigla
Latência de agressão	Latência de agressão do focal	LAGFocal
	Latência de agressão do competidor	LAGComp
Mordidas	Mordidas do focal - etapa pré - alimentação	MORDFocal - PRE
	Mordidas do focal - etapa alimentação	MORDFocal - ALI
	Mordidas do competidor - etapa pré - alimentação	MORDComp - PRE
	Mordidas do competidor - etapa alimentação	MORDComp - ALI
Agressividade total	Agressividade total do focal - etapa pré - alimentação	AGFocal - PRE
	Agressividade total do focal - etapa alimentação	AGFocal - ALI
	Agressividade total do competidor - etapa pré - alimentação	AGComp - PRE
	Agressividade total do competidor - etapa alimentação	AGComp - ALI
Variáveis de alimentação		Sigla
Latência de alimentação	Latência de alimentação do focal	-
	Latência de alimentação do competidor	-
Taxa de ingestão	Taxa de ingestão do focal	-
	Taxa de ingestão do competidor	-

5.4.1. Variáveis de agressividade

As variáveis de agressividade analisadas no estudo foram: latência de agressão; mordidas, agressividade total. Com exceção da latência de agressão, quantificada sem

distinção da etapa, as variáveis de agressividade foram quantificadas tanto para a etapa de pré-alimentação quanto de alimentação, sendo tanto para o animal focal quanto para o competidor (conspecífico e invasor).

A latência de agressão foi contabilizada como o tempo (em segundos) levado para o indivíduo (focal ou competidor) efetuar o primeiro comportamento agressivo com contato físico (mordida, confronto frontal ou confronto lateral). Assim, obtivemos duas variáveis, sendo elas: latência de agressão do focal (LAGFocal) e latência de agressão do competidor (LAGComp). Como a primeira agressão poderia ocorrer tanto na etapa de pré-alimentação quanto de alimentação, não dividimos a latência de agressão entre etapas.

A mordida forneceu 4 variáveis distintas, sendo elas: mordidas do focal – etapa pré-alimentação (MORDFocal – PRE); mordidas do focal – etapa alimentação (MORDFocal – ALI); mordidas do competidor – etapa pré-alimentação (MORDComp – PRE) e mordidas do competidor – etapa alimentação (MORDComp – ALI). A escolha da análise isolada desse comportamento agressivo se deu por ser efetuado na última etapa da escalada de agressividade, implicando um maior gasto energético para o indivíduo (Moretz et al., 2007; Kochhann et al., 2015; Tupper & Juanes, 2017). Nós consideramos uma mordida quando o indivíduo disparava uma mordida na região posterior, anterior, lateral ou nas nadadeiras de seu oponente.

A agressividade total também forneceu 4 variáveis distintas, contabilizadas da mesma forma, sendo elas: agressividade total do focal – etapa pré-alimentação (AGFocal – PRE); agressividade total do focal – etapa alimentação (AGFocal – ALI); agressividade total do competidor – etapa pré-alimentação (AGComp – PRE) e agressividade total do competidor – etapa alimentação (AGComp – ALI). Para isso, nós contabilizamos e posteriormente somamos 5 comportamentos agressivos comumente encontrados em

ciclídeos (Teresa & Gonçalves-De-Freitas, 2003; Lorenz et al., 2011; Sanches et al., 2012): mordidas (mordidas disparadas ao oponente na região anterior, posterior, lateral ou nas nadadeiras); confronto frontal (mandíbulas de ambos os peixes justapostas, empurrando um ao outro), confronto lateral (indivíduo empurra o oponente com a parte lateral de seu corpo), ameaça (aproximação rápida do oponente, mas sem contato físico) e exibição lateral (exibe lateralmente o corpo para o oponente, inclinando-o, expandindo a nadadeira dorsal e a cavidade bucal), permitindo acessar tanto comportamentos agressivos sem contato físico (ameaça e exibição lateral), quanto com contato físico (mordidas, confronto frontal e confronto lateral).

5.4.2. Variáveis de alimentação

Assim como as variáveis agressivas, as variáveis de alimentação foram quantificadas tanto para o animal focal quanto para os competidores. As variáveis alimentares utilizadas em nosso estudo foram: latência de alimentação, analisando o tempo levado para ingerir o primeiro pellet de ração; e taxa de ingestão, possibilitando a análise da quantidade de alimento ingerido. Ambas as foram quantificadas apenas na etapa de alimentação, quando havia recurso alimentar disponível no aquário experimental.

A latência de alimentação foi considerada como o tempo necessário, em segundos, para o indivíduo ingerir o primeiro pellet de ração na etapa de alimentação, obtendo as variáveis: latência de alimentação do focal e latência de alimentação do competidor. Por sua vez, a taxa de ingestão foi obtida a partir de uma proporção entre a quantidade ingerida e o peso do animal focal, permitindo a comparação da ingestão independente do peso do indivíduo (adaptado de Arvigo et al., 2019). Para isso, contabilizamos, durante a análise

dos vídeos dos experimentos, quantos pellets de ração foram ingeridos pelo animal focal durante a etapa de alimentação. Assim, obtivemos as variáveis: taxa de ingestão do focal e taxa de ingestão do competidor.

5.5. Análise estatística

Nós utilizamos Modelos Lineares Generalizados (GLM) para a análise de nossos dados, desenvolvendo tanto modelos simples (variável resposta interagindo apenas com fator fixo), quanto modelos com interações entre variáveis. Isso nos possibilitou analisar tanto as variáveis de forma isolada, quanto verificar a influência de outra variável (variável preditora) na variável resposta. Todos os modelos foram performados na linguagem R (R Core Team, 2021), utilizando o pacote *MASS* (Venables & Ripley, 2002). Quando necessário, utilizamos o teste Pos-Hoc de Tukey para determinar as diferenças estatísticas entre os tratamentos dos modelos simples, considerando a significância estatística quando $p < 0,05$. A dispersão dos dados variou de acordo com a curva de distribuição dos dados, sendo elas: Poisson; Quasipoisson ou Binomial-negativo, apresentadas nas tabelas 2, 3 e 4.

Para testar a agressividade da espécie nativa frente ao competidor invasor sem recurso alimentar, nós realizamos modelos simples utilizando como variável respostas as variáveis agressivas da etapa pré-alimentação do animal focal e do competidor (tabela 2), permitindo a comparação da agressividade apresentada. Assim, utilizamos as seguintes variáveis: latência de agressão do focal (LAGFocal); latência de agressão do competidor (LAGComp); MORDFocal – PRE; MORDComp – PRE; AGFocal – PRE e AGComp – PRE, sendo o tipo de competidor (2 níveis: conspecífico e invasor) o fator fixo das análises.

Tabela 2: Modelos de variáveis agressivas da etapa de pré-alimentação. São indicados o número de fatores e o tipo da família de distribuição utilizada na análise.

Modelos de variáveis agressivas na etapa de pré-alimentação	Número de fatores	Família de distribuição
Latência de agressão do focal ~ competidor	2	Quasipoisson
Latência de agressão do competidor ~ competidor	2	Quasipoisson
MORDFocal - PRE ~ competidor	2	Quasipoisson
MORDComp - PRE ~ competidor	2	Quasipoisson
AGFocal - PRE ~ competidor	2	Quasipoisson
AGComp - PRE ~ competidor	2	Quasipoisson

Já para testar a agressividade frente ao competidor invasor na presença de recurso alimentar, realizamos modelos simples utilizando como variável resposta as variáveis agressivas da etapa de alimentação (tabela 3), sendo elas: MORDFocal – ALI e MORDComp – ALI; AGFocal – ALI e AGComp – ALI, com o tipo de competidor (2 níveis: conspecífico e invasor) o fator fixo das análises, possibilitando a comparação com a etapa pré-alimentação, quando não havia recurso alimentar disponível.

Tabela 3: Modelos de variáveis agressivas da etapa alimentação. São indicados o número de fatores e o tipo da família de distribuição utilizada nas análises.

Modelos de variáveis agressivas na etapa de alimentação	Número de fatores	Família de distribuição
AGFocal - ALI ~ competidor	2	Quasipoisson
AGComp - ALI ~ competidor	2	Quasipoisson
MORDFocal - ALI ~ competidor	2	Quasipoisson
MORDComp - ALI ~ competidor	2	Quasipoisson

Por fim, para testar se o competidor invasor interfere no comportamento alimentar do acará, realizamos modelos simples utilizando como variáveis respostas as variáveis alimentares do animal focal e do competidor, sendo elas: latência de alimentação do focal; latência de alimentação do competidor; taxa de ingestão do focal e taxa de ingestão do competidor (tabela 4). O tipo de competidor (2 níveis: conspecífico e invasor) foi utilizado como fator fixo das análises. Para testar se a agressividade do competidor

invasor influenciou nas variáveis alimentares do animal focal, realizamos dois modelos com interação de variáveis, sendo um modelo a interação entre taxa de ingestão do focal (variável resposta) e AGComp – ALI (covariável) e outro a interação entre a latência de alimentação do focal (variável resposta) e AGComp – ALI (covariável) (tabela 4).

Tabela 4: Modelos de variáveis alimentares. São indicados o número de fatores e o tipo da família de distribuição utilizada na análise.

Modelos de variáveis alimentares na etapa de alimentação	Número de fatores	Família de distribuição
Latência de alimentação do focal ~ competidor	2	Quasipoisson
Latência de alimentação do competidor ~ competidor	2	Quasipoisson
Taxa de ingestão do focal ~ competidor	2	Poisson
Taxa de ingestão do competidor ~ competidor	2	Binomial-negativa
Latência de alimentação do focal ~ competidor + AGComp - AL	2	Quasipoisson
Taxa de ingestão do focal ~ competidor + AGComp - ALI	2	Poisson

6. Resultados

6.1. Agressividade sem recurso alimentar

Em nosso experimento, o animal focal iniciou os confrontos agressivos (LAGFocal) mais rapidamente frente ao competidor invasor quando comparado a confrontos com conspecíficos [(GLM: efeito do competidor: $X^2 = 6.23$; $p = 0.01$); (Tukey test: $Z = -2.34$; $p = 0.01$; Figura 4)]. Apesar disso, os competidores (LAGComp) não diferiram no tempo de início dos confrontos (GLM: efeito do competidor: $X^2 = 1.24$; $p = 0.26$; Figura 4).

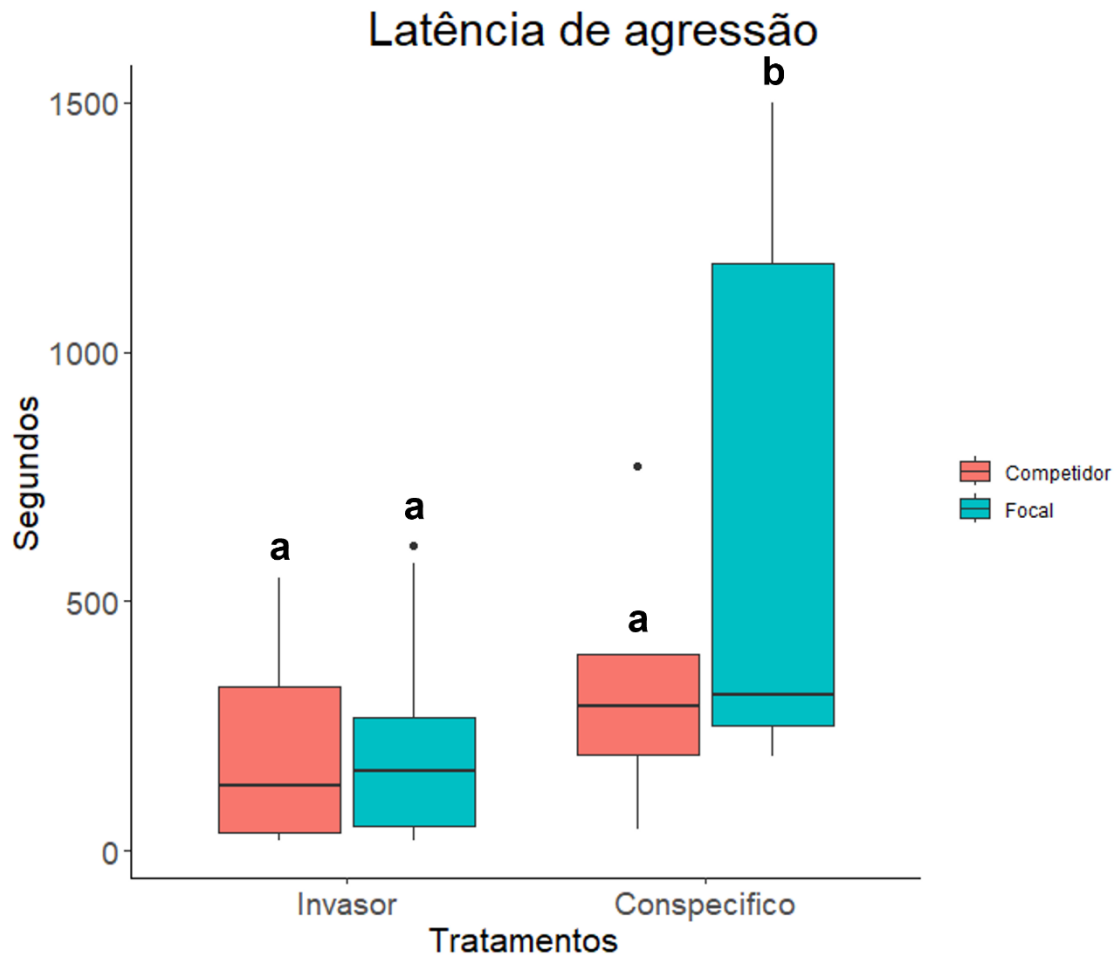


Figura 4: Latência de agressão do animal focal (LAGFocal; em azul) e do competidor (LAGComp; em vermelho) da etapa de pré-alimentação. Caixas correspondem ao intervalo entre 25 e 75%, sendo as linhas horizontais pretas da caixa referentes a mediana e as linhas pretas verticais o desvio padrão. Pontos pretos fora das caixas indicam os outliers. Diferentes letras indicam as diferenças entre os tratamentos ($p < 0,05$).

No confronto com ausência de recurso alimentar (etapa pré-alimentação), o animal focal efetuou mais mordidas (MORDFocal – PRE) frente ao competidor invasor, quando comparado ao competidor conspecífico [(GLM: efeito do competidor: $X^2 = 72.891$; $p < 0,001$); (Tukey test: $Z = 8.035$; $p < 0.001$; Figura 5)]. O competidor invasor também efetuou mais mordidas (MORDComp – PRE) ao animal focal quando comparado

ao competidor conspecífico [(GLM: efeito do competidor: $X^2 = 6.158$; $p = 0.013$); (Tukey test: $Z = 2.375$; $p = 0.017$; Figura 5)].

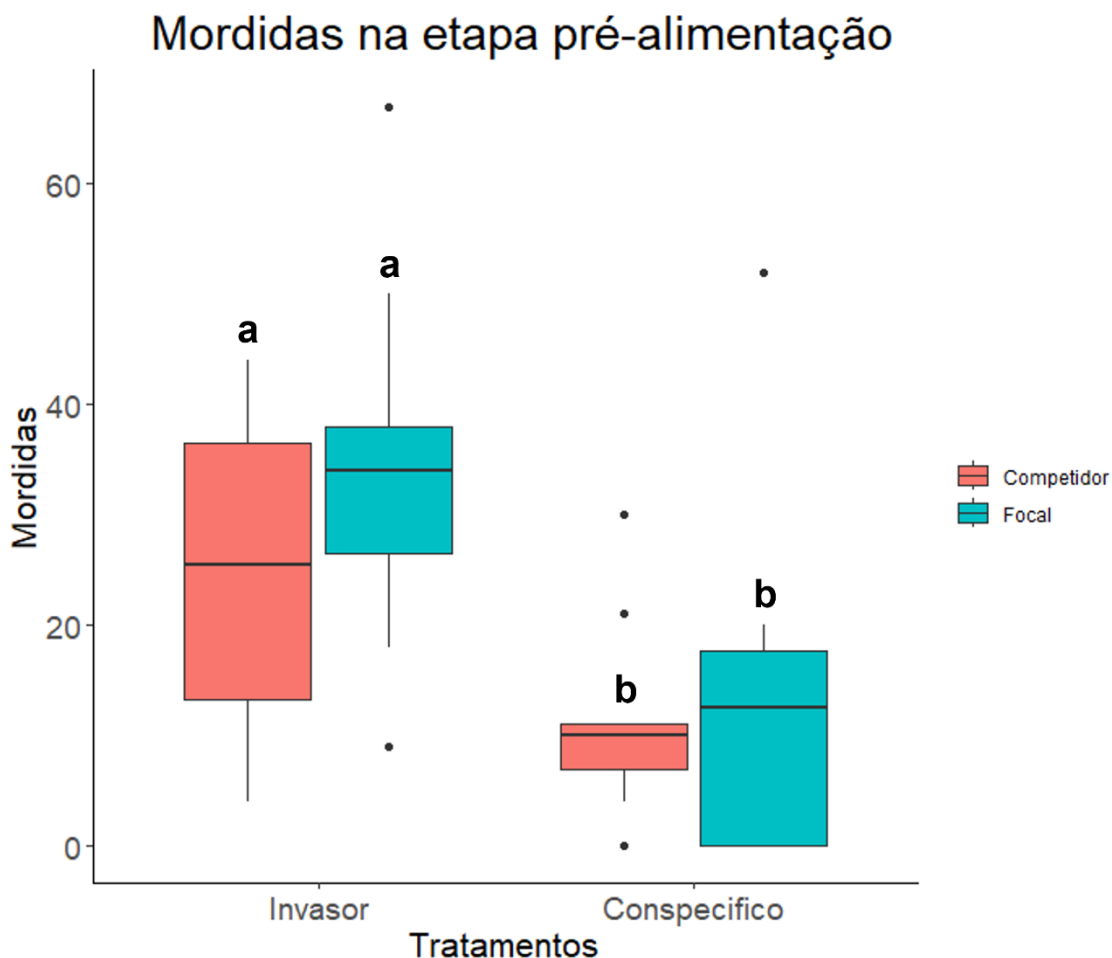


Figura 5: Mordidas do animal focal (MORDFocal - PRE; em azul) e do competidor (MORDComp – PRE; em vermelho) da etapa de pré-alimentação. Caixas correspondem ao intervalo entre 25 e 75%, sendo as linhas horizontais pretas da caixa referentes a mediana e as linhas pretas verticais o desvio padrão. Pontos pretos fora das caixas indicam os outliers. Diferentes letras indicam as diferenças entre os tratamentos ($p < 0,05$).

Para a mesma etapa do experimento, o animal focal também foi mais agressivo (AGFocal – PRE) frente ao competidor invasor quando comparado ao competidor conspecífico [(GLM: efeito do competidor: $X^2 = 13.409$; $p = 0.0002$); (Tukey test: $Z = 3.49$; $p = 0.0004$; Figura 6)]. O competidor invasor também foi mais agressivo (AGComp

– PRE) ao focal quando comparado ao competidor conspecífico [(GLM: efeito do competidor: $X^2 = 8.698$; $p = 0.003$); (Tukey test: $Z = 2.887$; $p = 0.003$; Figura 6)]

Agressividade total na etapa pré-alimentação

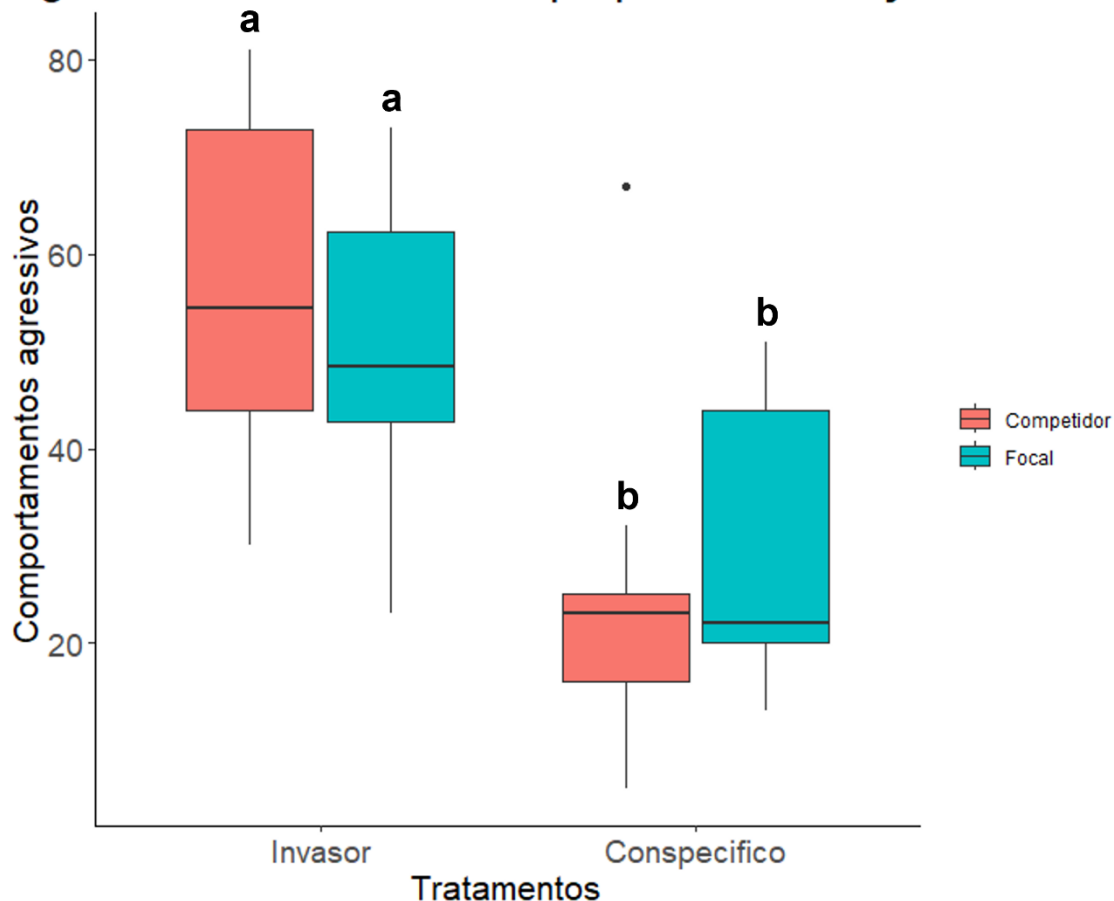


Figura 6: Agressividade total do animal focal (AGFocal - PRE; em azul) e do competidor (AGComp – PRE; em vermelho) da etapa de pré-alimentação. Caixas correspondem ao intervalo entre 25 e 75%, sendo as linhas horizontais pretas da caixa referentes a mediana e as linhas pretas verticais o desvio padrão. Pontos pretos fora das caixas indicam os outliers. Diferentes letras indicam as diferenças entre os tratamentos ($p < 0,05$).

6.2.Agressividade com recurso alimentar

Quando havia recurso alimentar disponível no aquário (etapa de alimentação), o observado para as variáveis agressivas foi oposta a situação sem recurso alimentar. Na

presença de alimento, o animal focal efetuou mais mordidas (MORDFocal – ALI) frente ao competidor conspecífico quando comparado frente ao competidor invasor [(GLM: efeito do competidor: $X^2 = 72.891$; $p < 0,001$); (Tukey test: $Z = 8.035$; $p < 0.001$; Figura 7)]. Apesar da resposta apresentada pelo animal focal, as mordidas efetuadas pelos competidores ao animal focal foram similares (GLM: efeito do competidor: $X^2 = 0.19$; $p = 0.65$; Figura 7).

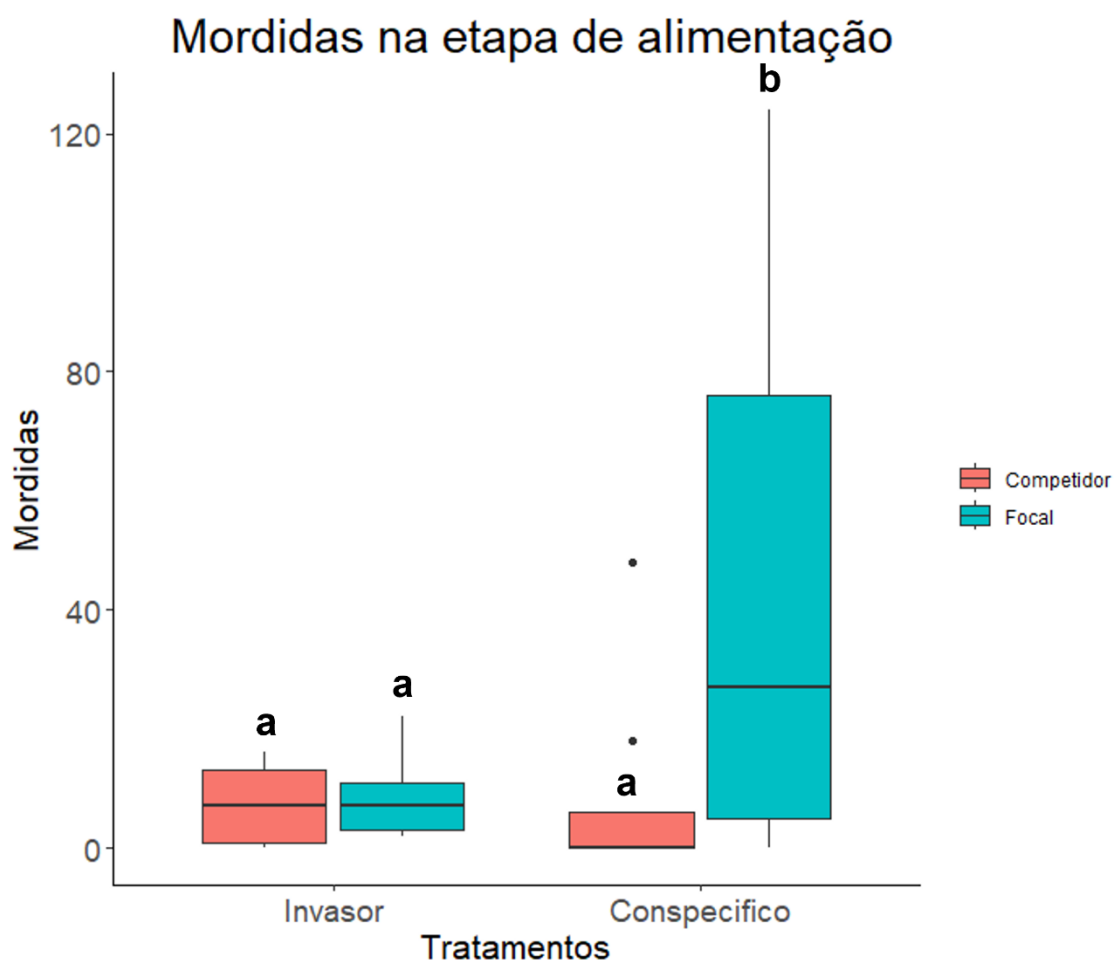


Figura 7: Mordidas do animal focal (MORDFocal - ALI; em azul) e do competidor (MORDComp – ALI; em vermelho) da etapa de alimentação. Caixas correspondem ao intervalo entre 25 e 75%, sendo as linhas horizontais pretas da caixa referentes a mediana e as linhas pretas verticais o desvio padrão. Pontos pretos fora das caixas indicam os outliers. Diferentes letras indicam as diferenças entre os tratamentos ($p < 0,05$).

Para a mesma etapa do experimento, o animal focal foi mais agressivo (AGFocal – ALI) frente ao competidor conspecífico quando comparado frente ao competidor invasor [(GLM: efeito do competidor: $X^2 = 6.02$; $p = 0.014$); (Tukey test: $Z = -2.327$; $p = 0.02$; Figura 8)]. Apesar da agressividade do animal focal, a agressividade apresentada pelos competidores ao animal focal foi similar (GLM: efeito do competidor: $X^2 = 0.19$; $p = 0.65$; Figura 8).

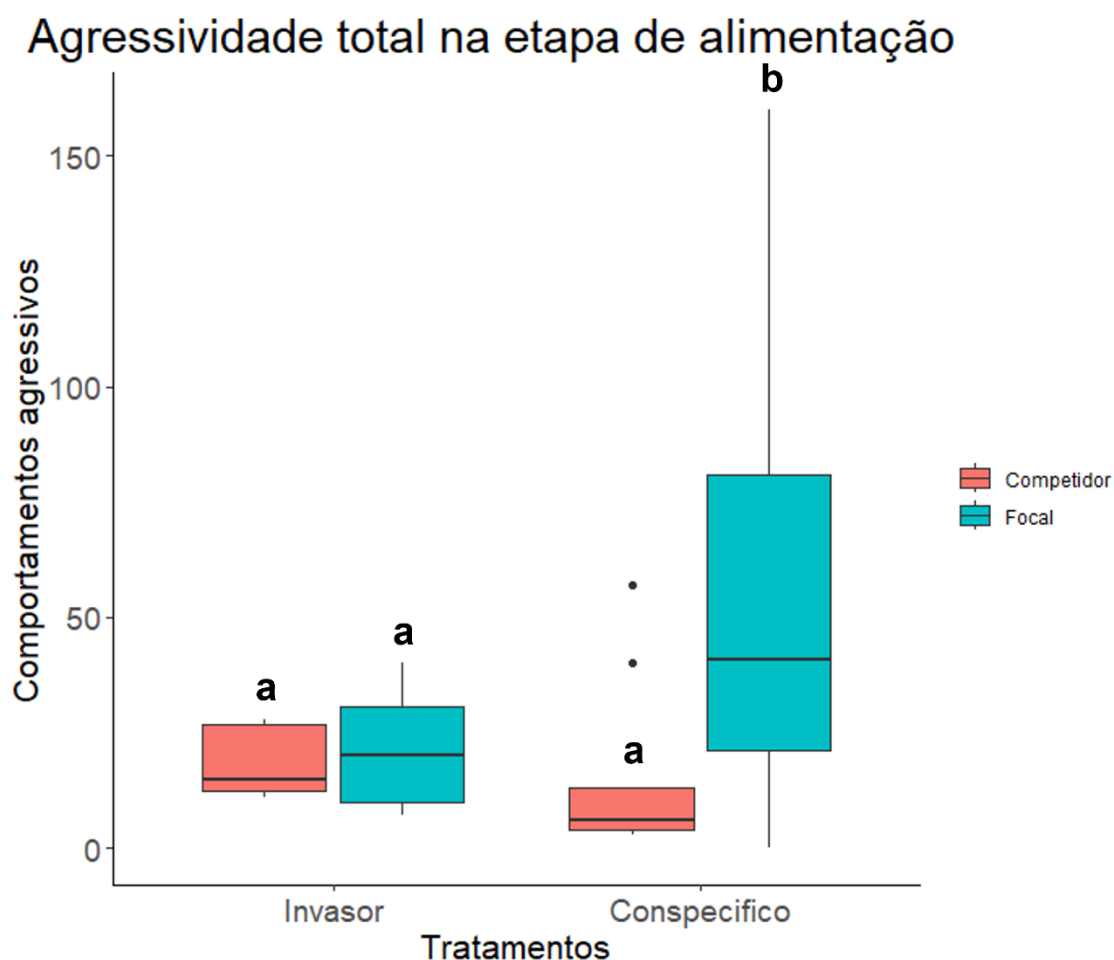


Figura 8: Agressividade total do animal focal (AGFocal - ALI; em azul) e do competidor (AGComp – ALI; em vermelho) da etapa de alimentação. Caixas correspondem ao intervalo entre 25 e 75%, sendo as linhas horizontais pretas da caixa referentes a mediana e as linhas pretas verticais o desvio padrão. Pontos pretos fora das caixas indicam os outliers. Diferentes letras indicam as diferenças entre os tratamentos ($p < 0,05$).

6.3.Comportamento alimentar

No que se refere ao comportamento alimentar frente a um competidor invasor, o observado em nosso experimento foi que o animal focal iniciou sua alimentação (latência de alimentação do focal) mais rápido em confrontos com o competidor invasor quando comparado frente ao competidor conspecífico [(GLM: efeito do competidor: $X^2 = 8.607$; $p = 0.003$); (Tukey test: $Z = -2.57$; $p = 0.01$; Figura 9). O mesmo foi observado para o competidor invasor, iniciando sua alimentação (latência de alimentação do competidor) mais rapidamente que o competidor conspecífico [(GLM: efeito do competidor: $X^2 = 12.285$; $p < 0.001$); (Tukey test: $Z = -2.605$; $p = 0.009$; Figura 9)].

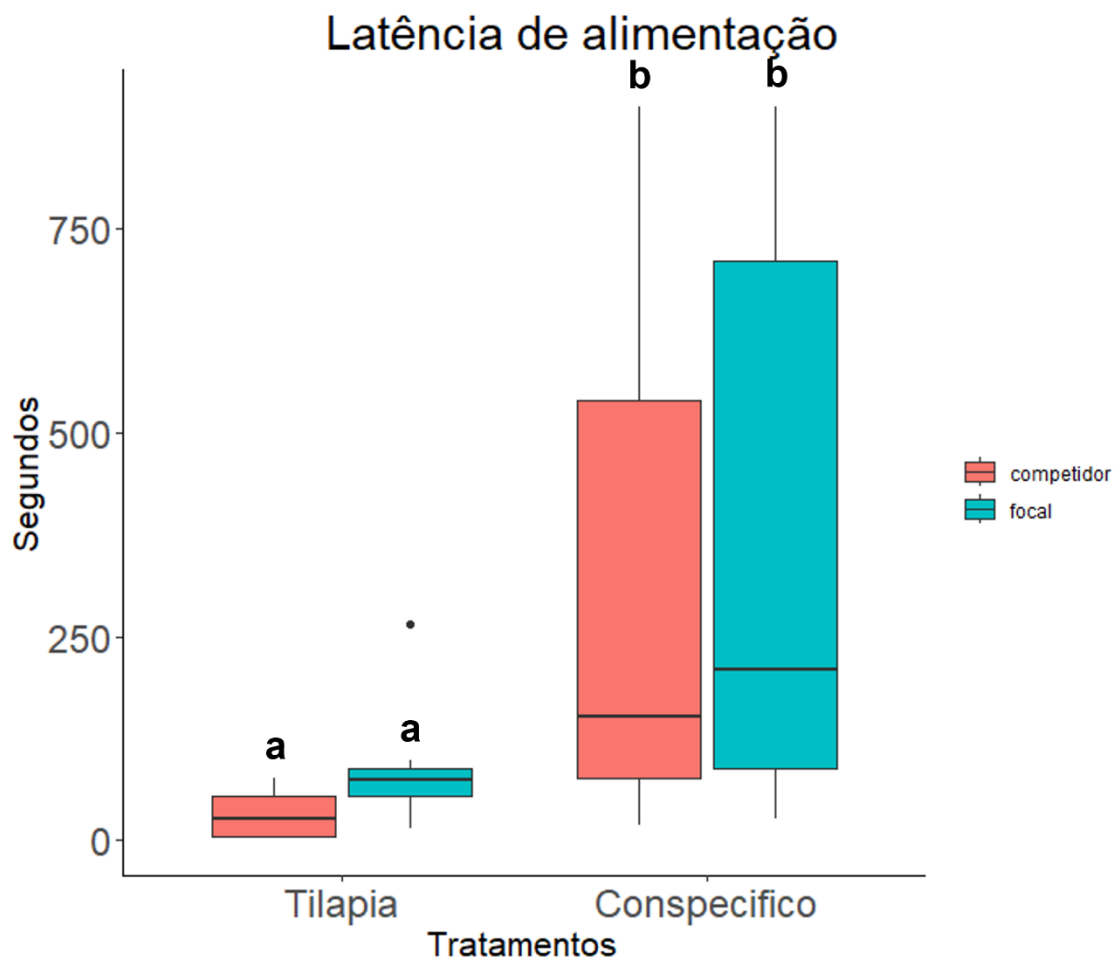


Figura 9: Latência de alimentação do animal focal (em azul) e do competidor (em vermelho) na etapa de alimentação. Caixas correspondem ao intervalo entre 25 e 75%,

sendo as linhas horizontais pretas da caixa referentes a mediana e as linhas pretas verticais o desvio padrão. Pontos pretos fora das caixas indicam os outliers. Diferentes letras indicam as diferenças entre os tratamentos ($p < 0,05$).

Apesar disso, o animal focal se alimentou (taxa de ingestão do focal) de forma similar frente ao competidor invasor e conspecífico (GLM: efeito do competidor: $X^2 = 0.087$; $p = 0.76$; Figura 10). Por sua vez, o competidor invasor se alimentou consideravelmente mais que o competidor conspecífico [(GLM: efeito do competidor: $X^2 = 20.367$; $p < 0.001$); (Tukey test: $Z = 0.423$; $p = 0.0001$; Figura 10).

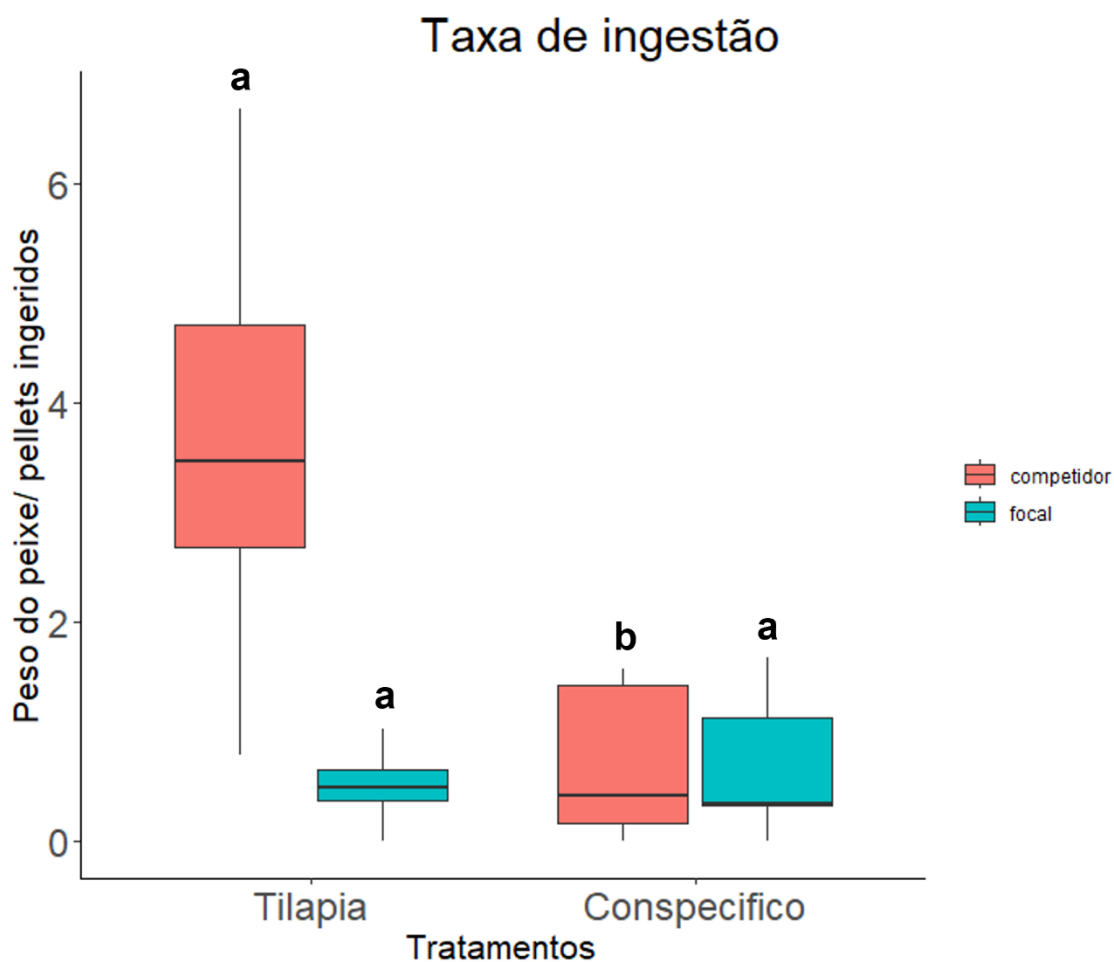


Figura 10: Taxa de ingestão do animal focal (em azul) e do competidor (em vermelho) na etapa de alimentação. Caixas correspondem ao intervalo entre 25 e 75%, sendo as linhas horizontais pretas da caixa referentes a mediana e as linhas pretas verticais o desvio

padrão. Pontos pretos fora das caixas indicam os outliers. Diferentes letras indicam as diferenças entre os tratamentos ($p < 0,05$).

7. Discussão e conclusão

Em nosso estudo, em uma situação de competição sem recurso alimentar disponível o acará respondeu agressivamente ao competidor invasor, apresentando maior agressão e iniciando o confronto agonístico mais rapidamente quando comparado ao competidor conspecífico. Contudo, quando presente o recurso alimentar, o acará intensificava a agressividade frente ao competidor conspecífico, sendo mais agressivo quando comparado ao competidor invasor. Apesar da agressividade apresentada, para o comportamento alimentar, apenas a latência de alimentação foi alterada na presença da espécie invasora, indicando que o acará inicia sua alimentação mais rápido quando comparado a uma situação com o competidor de mesma espécie (conspecífico). Contudo, a maior taxa de ingestão obtida para o competidor invasor pode implicar em consequências na disponibilidade de recursos para a espécie nativa. Assim, a coexistência com o competidor invasor aumentaria o gasto energético da espécie nativa, além de implicar que em ambientes com recurso alimentar limitado, a maior ingestão do competidor invasor pode afetar indiretamente na obtenção de recursos pela espécie nativa, reduzindo diretamente seu fitness.

Na ausência de alimento, o acará efetuou mais agressões e mordidas, além de iniciar os confrontos agressivos mais rapidamente frente ao competidor invasor. Assim, a espécie nativa identifica o competidor invasor como uma possível ameaça, optando por desprender maior gasto energético quando comparado ao competidor conspecífico. Apesar da ingenuidade (“naive”) frente a competidores invasores ocorrer (Champneys et al., 2021), outros trabalhos envolvendo a agressividade entre ciclídeos nativos e invasores

também demonstraram que a espécie nativa reagiu agressivamente a espécie invasora, podendo ser mais agressiva e até iniciar os confrontos agonísticos (Chifamba & Mauru, 2017; Archundia & Arce, 2019). Em nosso experimento, a ausência de uma residência prévia pode ter motivado a tentativa de estabelecimento de uma hierarquia com o competidor não reconhecido (Lailvaux et al., 2012; Miyai et al., 2020), nos quais a alta agressividade da tilápia-do-Nilo (Sanches et al., 2012) pode ter estimulado confrontos mais agressivos com o competidor invasor que com o competidor de mesma espécie.

As respostas agressivas dos competidores nos auxiliam na compreensão dessa agressividade pela espécie nativa, demonstrando que o competidor invasor foi mais agressivo que o conspecífico, também iniciando os confrontos mais rapidamente. Dessa forma, o animal focal pode ter ajustado sua agressividade de acordo com o oponente do confronto, avaliando previamente a necessidade de combates agressivos (Arnott & Elwood, 2009), explicando valores menores de agressividade obtidos para o competidor conspecífico, uma vez que já reconhecia esse competidor e não havia um recurso em disputa no meio.

Quando presente o recurso alimentar, observamos uma inversão da predominância dos comportamentos agressivos apresentados. A presença do alimento parece ter aumentado a motivação do animal focal para confrontos agonísticos frente a competidores conspecíficos, sendo mais agressivo e aplicando mais mordidas quando comparado ao competidor invasor. Apesar disso, o competidor conspecífico demonstrou uma agressividade similar ao competidor invasor, implicando que a agressividade do competidor não é o único fator de motivação dos confrontos. Pelo fato de o recurso alimentar ser fundamental para o crescimento (Norin & Clark, 2017), reprodução (Tanaka et al., 2018) e manutenção do fitness do indivíduo (Ward et al., 2006), o animal focal despendeu maior gasto energético em confrontos agonísticos com conspecíficos. Por

reconhecer o oponente como um indivíduo que disputará pelos mesmos recursos (alimento, refúgio, reprodução), o animal focal aumentava sua agressividade como forma de defender o recurso presente (Arnott & Elwood, 2009), enquanto para a espécie invasora, por não compartilhar de uma história evolutiva, não havia a necessidade de elevar seu gasto energético. Peiman & Robinson (2010) mostraram que é mais comum uma maior agressividade frente a conspecíficos que a heteroespecíficos quando há disputa por recursos, sendo um padrão não só observado para peixes (Peiman & Robinson, 2007). Isso já foi notado em outros grupos taxonômicos, como em crustáceos, no qual o território também motiva o animal focal a ser mais agressivo frente a um competidor conspecífico que heteroespecífico (Fogo et al., 2019). Apesar disso, despender energia com um novo competidor pode trazer consequências para crescimento do acará (Janča & Gvoždík, 2017).

No que se refere ao comportamento alimentar, a espécie nativa iniciou sua alimentação mais rapidamente quando frente ao competidor invasor, mesmo apresentando menor agressividade na mesma etapa do experimento. Os valores próximos obtidos para a latência de alimentação do animal focal e dos competidores pode indicar a existência de uma facilitação social, no qual o início da alimentação pelo oponente motivaria o outro indivíduo a se alimentar também (Ward, 2012). Contudo, esse resultado também pode estar atrelado a avaliação do competidor, de forma que o animal focal optava por estabelecer a dominância sobre o competidor conspecífico, já conhecido pelo focal, antes de iniciar sua alimentação (Tran et al., 2014).

Em contraponto, para a taxa de ingestão, o animal focal respondeu de forma similar para o competidor conspecífico e invasor, demonstrando que apesar de diferentes níveis de agressividade apresentados para os diferentes competidores, há uma ingestão similar de alimento independente da situação. Apesar disso, a taxa de ingestão dos

competidores demonstrou que a tilápia-do-Nilo ingeriu consideravelmente mais alimento que o competidor conspecífico. Com isso, o competidor invasor pode obter mais recursos alimentares que a espécie nativa, apresentando consequências para seu fitness em ambientes de coexistência com recursos alimentares limitados (Pearson et al., 2015).

Assim, apesar do confronto com a espécie invasora alterar apenas a latência de alimentação da espécie nativa em nosso estudo, a presença de um competidor invasor no ecossistema pode interferir de outras formas no comportamento alimentar de espécies nativas. Como consequência da presença desse competidor invasor, as espécies nativas podem alterar o tempo gasto forrageando (Hansen & Closs, 2005), o local de forrageio (Polo-Cavia et al., 2009) e, até mesmo, nos itens alimentares consumidos (Schmitt & Coyer, 1983) como forma de evitar a sobreposição com a espécie invasora. Com isso, a coexistência com um competidor invasor pode levar a exclusão competitiva com o passar do tempo, levando a extinção local da espécie nativa (Bøhn et al., 2008). No caso do acará e da tilápia-do-Nilo, já é sabido que a coexistência das espécies próximos a centros urbanizados, com menor complexidade de habitats, há a redução da abundância da espécie nativa (Linde et al., 2008).

De forma geral, podemos concluir que o acará responde agressivamente a espécie invasora, apresentando níveis maiores de agressividade em situações sem recurso alimentar disponível em disputa. O recurso alimentar disponível parece aumentar a motivação do acará frente a competidores já conhecidos, intensificando essa agressividade para o competidor conspecífico. A presença da espécie invasora apenas reduziu o tempo para a espécie nativa iniciar a alimentação, não alterando na quantidade de alimento ingerida. Contudo, a tilápia-do-Nilo ingeriu mais alimento que o competidor conspecífico que, quando somados ao rápido crescimento da espécie (Champneys et al., 2021) e uma maior agressividade que o acará em diferentes classes de tamanho (Sanches

et al., 2012), podem implicar em uma interferência negativa na alimentação da espécie nativa em ambientes com recurso alimentar limitado. Portanto, a agressividade apresentada na presença da espécie invasora eleva o gasto energético despendido pela espécie nativa e, quando somados a maior ingestão apresentada pelo competidor invasor, pode implicar em uma redução do fitness da espécie nativa em locais de coexistência. Por fim, são necessários mais estudos envolvendo a disputa por outros tipos de recursos na competição entre espécie nativa e invasora para ampliar o conhecimento dos efeitos da fauna invasora na fauna nativa, comparando ainda com outros competidores simpátricos.

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(1), 67–73. <https://doi.org/10.1007/s10164-018-0569-5>
- Arnott, G., & Elwood, R. W. (2009). Assessment of fighting ability in animal contests. In *Animal Behaviour* (Vol. 77, Issue 5, pp. 991–1004). <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2009.02.010>
- 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>
- Atwood, H. L., Tomasso, J. R., Webb, K., Gatlin, D. M., & Atwood, H. L. (2003). Low-temperature tolerance of Nile tilapia, *Oreochromis niloticus*: effects of environmental and dietary factors. *Aquaculture Research*, 34, 241–251.
- Bergstrom, M. A., & Mensinger, A. F. (2009). Interspecific Resource Competition between the Invasive Round Goby and Three Native Species: Logperch, Slimy Sculpin, and Spoonhead Sculpin. *Transactions of the American Fisheries Society*, 138(5), 1009–1017. <https://doi.org/10.1577/t08-095.1>
- Blanchet, S., Loot, G., Grenouillet, G., & Brosse, S. (2007). Competitive interactions between native and exotic salmonids: A combined field and laboratory demonstration. *Ecology of Freshwater Fish*, 16(2), 133–143. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.2006.00205.x>
- Bøhn, T., Amundsen, P. A., & Sparrow, A. (2008). Competitive exclusion after invasion? *Biological Invasions*, 10(3), 359–368. <https://doi.org/10.1007/s10530-007-9135-8>

- Briffa, M., & Elwood, R. W. (2004). Use of energy reserves in fighting hermit crabs. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 271(1537), 373–379. <https://doi.org/10.1098/rspb.2003.2633>
- 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(3), 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(2), 486–495. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12978>
- 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(01), 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 Inmniuced Species in the Ocean. *Conservation Biology*, 3(3), 265–273.
- 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>
- Champneys, T., Genner, M. J., & Ioannou, C. C. (2021). Invasive Nile tilapia dominates a threatened indigenous tilapia in competition over shelter. *Hydrobiologia*, 848(16), 3747–3762. <https://doi.org/10.1007/s10750-020-04341-8>
- 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(1), 193–203. <https://doi.org/10.1007/s10750-016-2997-y>
- Dunlop-Hayden, K. L., & Rehage, J. S. (2011). Antipredator behavior and cue recognition by multiple Everglades prey to a novel cichlid predator. *Behaviour*, 148(7), 795–823. <https://doi.org/10.1163/000579511X577256>
- Fogo, B. R., Sanches, F. H. C., & Costa, T. M. (2019). Testing the dear enemy relationship in fiddler crabs: Is there a difference between fighting conspecific and heterospecific opponents? *Behavioural Processes*, 162, 90–96. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2019.02.001>
- Getabu, A. (1992). Growth parameters and total mortality in *Oreochromis niloticus* (Linnaeus) from Nyanza Gulf, Lake Victoria. *Hydrobiologia*, 232(1), 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(2), 1–14. <https://doi.org/10.3390/fishes4020023>

- Gosse, J. P. (1975). Revision du genre *Geophagus* (Pisces Cichlidre). In *Acaadémie royale des sciences d'Outre-Mer* (Vol. 1). Académie royale des Sciences d' Outre-Mer .
- 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(12), 2231–2239. <https://doi.org/10.1002/aqc.3219>
- 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. In *Biological Reviews* (Vol. 84, Issue 4, pp. 617–635). <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2009.00089.x>
- 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(3), 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(1), 73–84. <https://doi.org/10.1007/s00442-013-2874-6>
- Janča, M., & Gvoždík, L. (2017). Costly neighbours: Heterospecific competitive interactions increase metabolic rates in dominant species. *Scientific Reports*, 7(1). <https://doi.org/10.1038/s41598-017-05485-9>
- Kadry, V. O., & Barreto, R. E. (2010). Environmental enrichment reduces aggression of pearl cichlid, *Geophagus brasiliensis*, during resident-intruder interactions. *Neotropical Ichthyology*, 8(2), 329–332. <https://doi.org/10.1590/S1679-62252010000200011>
- Kelly, C. D., & Godin, J. G. J. (2001). Predation risk reduces male-male sexual competition in the Trinidadian guppy (*Poecilia reticulata*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 51(1), 95–100. <https://doi.org/10.1007/s002650100410>
- 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(SUPPL. 2), 435–440.
- Kochhann, D., Campos, D. F., & Val, A. L. (2015). Experimentally increased temperature and hypoxia affect stability of social hierarchy and metabolism of the Amazonian cichlid *Apistogramma agassizii*. *Comparative Biochemistry and Physiology -Part A: Molecular and Integrative Physiology*, 190, 54–60. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2015.09.006>
- 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(6), 1126–1137. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2012.02776.x>

- Lailvaux, S. P., Huyghe, K., & van Damme, R. (2012). Why can't we all just get along? Interspecific aggression in resident and non-resident *Podarcis melisellensis* lizards. *Journal of Zoology*, 288(3), 207–213. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2012.00943.x>
- Linde, A. R., Izquierdo, J. I., Moreira, J. C., & Garcia-Vazquez, E. (2008). Invasive tilapia juveniles are associated with degraded river habitats. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 18(6), 891–895. <https://doi.org/10.1002/aqc.928>
- Lorenz, O. T., O'Connell, M. T., & Schofield, P. J. (2011). Aggressive interactions between the invasive Rio Grande cichlid (*Herichthys cyanoguttatus*) and native bluegill (*Lepomis macrochirus*), with notes on redspotted sunfish (*Lepomis miniatus*). *Journal of Ethology*, 29(1), 39–46. <https://doi.org/10.1007/s10164-010-0219-z>
- 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. In *Ecology and Evolution* (Vol. 3, Issue 1, pp. 182–196). John Wiley and Sons Ltd. <https://doi.org/10.1002/ece3.431>
- Martin, C. W., Valentine, M. M., & Valentine, J. F. (2010a). Competitive interactions between invasive Nile tilapia and native fish: The potential for altered trophic exchange and modification of food webs. *PLoS ONE*, 5(12), 57–59. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0014395>
- Martin, C. W., Valentine, M. M., & Valentine, J. F. (2010b). Competitive interactions between invasive Nile tilapia and native fish: The potential for altered trophic exchange and modification of food webs. *PLoS ONE*, 5(12). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0014395>
- Miyai, C. A., Sanches, F. H. C., Costa, T. M., & Barreto, R. E. (2020). Intruder traits modulate aggressive behavior of territory owners. *Scientific Reports*, 10(1). <https://doi.org/10.1038/s41598-020-68513-1>
- Moretz, J. A., Martins, E. P., & Robison, B. D. (2007). Behavioral syndromes and the evolution of correlated behavior in zebrafish. *Behavioral Ecology*, 18(3), 556–562. <https://doi.org/10.1093/beheco/arm011>
- 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(3), 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(9). <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(Suppl. 1), 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(1), 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.
- Pearson, S. H., Avery, H. W., & Spotila, J. R. (2015). Juvenile invasive red-eared slider turtles negatively impact the growth of native turtles: Implications for global freshwater turtle populations. *Biological Conservation*, 186, 115–121. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2015.03.001>
- Peiman, K. S., & Robinson, B. W. (2007). Heterospecific aggression and adaptive divergence in brook stickleback (*Culaea inconstans*). *Evolution*, 61(6), 1327–1338. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2007.00113.x>
- Peiman, K. S., & Robinson, B. W. (2010). Ecology and evolution of resource-related heterospecific aggression. *Quarterly Review of Biology*, 85(2), 133–158. <https://doi.org/10.1086/652374>
- 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(3–4), 515–522. <https://doi.org/10.15517/rbt.v53i3-4.14666>
- 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(2), 431–440. <https://doi.org/10.1007/s10530-008-9260-z>
- Polo-Cavia, N., López, P., & Martín, J. (2010). Competitive interactions during basking between native and invasive freshwater turtle species. *Biological Invasions*, 12(7), 2141–2152. <https://doi.org/10.1007/s10530-009-9615-0>
- 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), 1–19. <https://doi.org/10.1017/CBO9781107415324.004>
- 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), 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(SUPPL. 1), 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(3). <https://doi.org/10.1007/s00265-018-2450-5>
- Teresa, F. B., & Gonçalves-De-Freitas, E. (2003). Interação agonística em *Geophagus surinamensis* (Teleostei, Cichidae). *Revista de Etologia*, 5(2), 121–126.
- Torelli, J., Rosa, I. L., & Watanabe, T. (1997). Ictiofauna do Rio Gramame, Paraíba, Brasil. *Iheringia, Sér. Zoologica*, 82(1), 67–73.
- Tran, M. v., O’Grady, M., Colborn, J., van Ness, K., & Hill, R. W. (2014). Aggression and food resource competition between sympatric hermit crab species. *PLoS ONE*, 9(3). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0091823>
- Tupper, M., & Juanes, F. (2017). Testing foraging arena theory: The effects of conspecific density and habitat type on time and energy budgets of juvenile cunner. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 487, 86–93. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2016.12.001>
- Venables, W. N., & Ripley, B. D. (2002). *Statistics and Computing: Vol. Fourth Edition*.
- Vitule, J. R. S., Freire, C. A., & Simberloff, D. (2009). Introduction of non-native freshwater fish can certainly be bad. *Fish and Fisheries*, 10(1), 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.
- Ward, A. J. W. (2012). Social facilitation of exploration in mosquitofish (*Gambusia holbrooki*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 66(2), 223–230. <https://doi.org/10.1007/s00265-011-1270-7>
- 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(9), 1903–1910. <https://doi.org/10.1139/F06-088>

PARECER FINAL DO TRABALHO DE CONCLUSÃO DE CURSO

APRESENTAÇÃO REMOTA

Discente: LEONARDO CIRILLO

Título: *"Comportamento alimentar e agonístico de uma espécie nativa na competição interespecífica com uma espécie invasora."*

Orientador: Profa. Dra. Tânia Marcia Costa

Curso/Habilitação: Bacharelado em Ciências Biológicas/Gerenciamento Costeiro

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, 30 de janeiro de 2023.


Profa. Dra. Tânia Marcia Costa


Dr. Fabio Henrique Carretero Sanches

**Autorização de arquivamento da versão final do Trabalho de Conclusão de
Curso (TCC)**

Eu, Profa. Dra. **TÂNIA MARCIA COSTA**, venho por meio desta **AUTORIZAR** o arquivamento no Repositório Institucional Unesp da versão final do trabalho de conclusão de curso intitulado "**Comportamento alimentar e agonístico de uma espécie nativa na competição interespecífica com uma espécie invasora**", do aluno **LEONARDO CIRILLO**, regularmente matriculado(a) no Curso de Graduação em Ciências Biológicas, modalidade Bacharelado, período integral, do Instituto de Biociências do Câmpus do Litoral Paulista da Unesp.

Informo que o arquivo em PDF do TCC está tecnicamente adequado em sua forma e estrutura e contém os devidos agradecimentos aos órgãos de fomento à pesquisa (no caso de recebimento de bolsa e/ou financiamento).

(X) **AUTORIZO** ainda, a disponibilização online em acesso aberto do TCC no Repositório Institucional Unesp.

() **NÃO AUTORIZO** a disponibilização online em acesso aberto do TCC no Repositório Institucional Unesp.

Justificativa: (campo obrigatório)

São Vicente, 13 de fevereiro de 2023.


assinatura
ORIENTADOR(A)