

UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

ISABELLA SIMÕES

**COMPORTAMENTO NOTURNO EM VERTEBRADOS:  
IMPLICAÇÕES À PESQUISA E À CONSERVAÇÃO**

**CURITIBA**

**2018**

ISABELLA SIMÕES

**COMPORTAMENTO NOTURNO EM VERTEBRADOS:  
IMPLICAÇÕES À PESQUISA E À CONSERVAÇÃO**

Monografia de Bacharelado apresentada para avaliação na disciplina de Estágio Supervisionado em Biologia, como parte dos requisitos para a conclusão do Curso de Ciências Biológicas da Universidade Federal do Paraná, Departamento de Zoologia.

Orientador: Prof. Paulo de Tarso da Cunha Chaves

Co-orientador: Dr. Dayne Buddo – *Alligator Head Foundation* CEO, [www.alligatorheadfoundation.org/](http://www.alligatorheadfoundation.org/)

**CURITIBA**

**2018**

*“Ecologically speaking, the diurnal world and the nocturnal world are completely different”.*

Charles-Dominique, 1975

## PREFÁCIO

Os animais são induzidos a moldar seu comportamento na tentativa de persistir nesse mundo em constante mudança, sob constantes pressões impostas pela humanidade. Frente a tantas ameaças antrópicas, limitações financeiras e urgência de esforços de conservação, devemos buscar priorizar espécies e otimizar métodos, por exemplo. A ciência pode desvendar como estamos e como vamos ficar, sendo, portanto, imprescindível que ela revele a realidade de forma eficaz. A ideia da presente monografia veio de surpresa, em um rápido momento eureka. Estava mergulhando durante o dia todo, próximo à praia, ao lado de um deck, observando as variadas espécies de peixes e corais enquanto praticava apnéia. Me deparei com uma raia-chita com uma cauda enorme e encontrei até um caranguejo noturno, mesmo durante o dia. Quando sai da água, andei até o fim do deck para tirar uma linda foto do pôr do sol, e para a minha surpresa olhei pra baixo e vi dois peixes-leão, próximos à superfície. Fiquei tão empolgada que esqueci de tirar uma foto dali e fui direto para a água, onde fiquei observando e filmando eles até o anoitecer. Me perguntei ‘mas onde é que eles estavam esse tempo todo?’. Conversei com Dr. Buddo, que trabalha com a espécie há anos, e perguntei se uma comparação entre dia e noite já havia sido feita anteriormente. Quando ele me disse que não, projetamos um estudo preliminar viável e começamos a coleta de dados. Curiosamente, isto acontece para muitas espécies, nunca ou raramente acessadas durante o período noturno, caracterizando, então, uma lacuna no conhecimento. Assim que o sol começa a se pôr, a maioria dos pesquisadores se retiram do campo e retornam para casa, quando, então um outro mundo se revela. Então, expandir a investigação para todos os vertebrados parecia fazer sentido. No caso do peixe-leão, como espécie invasora que causa grande impacto nos recifes de coral do Atlântico, seu particionamento temporal apresenta implicações à otimização de planos de controle. Vale ressaltar que o presente trabalho não se trata de animais noturnos, e sim inclui todos aqueles que possam explorar o mundo no escuro, muitos com certa plasticidade. Por esta razão, dá-se o nome de ‘Comportamento noturno em vertebrados’, ao invés de ‘Vertebrados noturnos’. Explorar teorias por trás do nicho temporal de uma espécie e questionar o quanto isto vem sendo considerado e aplicado à conservação foi um desafio. Apesar de ser abordado há décadas, apenas recentemente o particionamento temporal vem sendo considerado

com aplicações à conservação, e me fascina toda vez que vejo um artigo novo sobre o tema. No fim, aprendi muito ligando a cronobiologia à zoologia e percebi que estava lidando com um tema incrível e de extrema relevância. Reconheço minhas limitações e que qualquer trabalho e conhecimento possa ser infinitamente aprimorado, mas espero que a presente monografia seja eficaz em passar a mensagem, na medida do possível.

## RESUMO

O que é observado e conhecido durante o dia pode ser muito diferente do que poderia ser observado e conhecido à noite, pois a estrutura e dinâmica de comunidade entre períodos circadianos diferem em grande ou moderado grau. Pesquisas sobre o particionamento temporal vêm aumentando e as aplicações médicas estão sendo estudadas amplamente. Entretanto, na biologia da conservação o nicho temporal é pouco levado em consideração, particularmente considerando a falta de estudos no período noturno, indicando uma lacuna no conhecimento do comportamento animal a noite. Em face às diversas ameaças antrópicas, como mudanças climáticas, juntamente a limitações financeiras e de tempo, é crucial a otimização de protocolos de levantamento para monitoramento da biodiversidade. O presente trabalho apresenta-se sob a forma de três capítulos. O primeiro inclui um amplo levantamento bibliográfico sobre a relevância dos estudos de particionamento temporal e acessos noturnos; o segundo relata o estudo experimental realizado em 2017, o qual comparou o comportamento e posicionamento do peixe-leão invasor na Jamaica entre dia e noite, implicando na detecção do animal para otimizar esforços de redução populacional a fim de minimizar impactos ambientais. Por último, o terceiro capítulo aborda as implicações à pesquisa e à biologia da conservação. Há crescente necessidade de intensificação dos estudos para alguns grupos, particularmente vertebrados marinhos. Os pontos mais críticos identificados através da pesquisa feita durante este presente trabalho inclui a) desconsideração da plasticidade temporal dos animais; b) pobre conhecimento de comportamento noturno em alguns grupos; c) conhecimento insuficiente dos impactos antrópicos na ecologia temporal. A aplicabilidade de estudos noturnos envolve melhor compreensão do uso de habitat e comportamento, e por consequência, possibilita aprimorar estratégias de conservação e a tomada de decisões (como adequada implementação de áreas protegidas). Diante disso, preencher a lacuna de conhecimento do período noturno faz-se necessário.

**Palavras-chave:** noite, comportamento temporal, ritmo circadiano, padrões diários, escuro

## **ABSTRACT**

What is observed and known during the day may be very different from what could be observed and known at night, considering community structure and dynamics between the circadian phases differ significantly. Research on temporal partitioning and activities have been studied extensively considering implications to medicine. However, in conservation biology, temporal niche have been poorly considered, particularly considering the lack of nocturnal assessments, indicating a knowledge gap of animal behavior at night. Facing various and multiple anthropic threats, such as climate change, along with financial and time limitations, optimization of survey protocols is crucial for biodiversity monitoring. The present study is presented in the form of three chapters. The first presents a broad bibliographic review based on studies of temporal partitioning and nocturnal assessments; the second chapter reports the experimental study conducted in 2017, which compared behavior and position of the invasive lionfish in Jamaica between day and night, implicating on detectability and optimization of removal efforts for lionfish control, in order to minimize impacts. Finally, the third chapter addresses the implications to research and to conservation biology. There is an increasing need to intensify studies for some groups, particularly marine vertebrates. The most critical point identified through this study includes a) disregard of the temporal plasticity of animals; b) poor knowledge of nocturnal behavior in some groups; c) insufficient knowledge of the anthropic impacts on the temporal ecology. The applicability of nocturnal studies involves a better understanding of habitat use and behavior, and consequently, enables improvement of conservation strategies and decision making (such as adequate implementations of protected areas). Given this, there is a clear need to fill the knowledge gap of the nocturnal period.

**Key-words:** night, temporal behaviour, circadian rhythm, diel patterns, dark

## SUMÁRIO

LISTA DE TABELAS.....	ii
LISTA DE FIGURAS .....	ii
1 INTRODUÇÃO GERAL.....	1
1.1 OBJETIVOS.....	2
2 MÉTODOS .....	3
3 DESENVOLVIMENTO .....	3
3.1 CAPÍTULO 1 – ESTADO DA ARTE .....	3
3.1.1 RELÓGIO BIOLÓGICO .....	4
3.1.2 DO GENE AO COMPORTAMENTO.....	5
3.1.3 VERTEBRADOS À NOITE .....	18
3.2 CAPÍTULO 2 – <i>Lionfish Project</i> .....	28
3.2.1 ABSTRACT.....	28
3.2.2 INTRODUCTION .....	29
3.2.2.1 OBJECTIVES .....	29
3.2.2.2 RESEARCH HYPOTHESES.....	30
3.2.3 LITERATURE REVIEW.....	31
3.2.3.1 LIONFISH BIOLOGY AND ECOLOGY .....	31
3.2.3.2 INVASION POTENTIAL AND SUCCESS .....	32
3.2.3.3 LIONFISH INVASION HISTORY .....	33
3.2.3.4 INVASIVE LIONFISH OCCURENCE AND DENSITY .....	34
3.2.3.5 LIONFISH INVASION IMPACTS .....	35
3.2.3.6 CONTROL STRATEGIES .....	36
3.2.4 METHODOLOGY .....	38
3.2.4.1 SITE LOCATION AND DESCRIPTION .....	38
3.2.4.2 DATA COLLECTION.....	42
3.2.4.3 DATA ANALYSIS .....	44
3.2.5 RESULTS.....	45
3.2.6 DISCUSSION .....	52
3.2.7 CONCLUSSION .....	61
3.3 CAPÍTULO 3 – IMPLICAÇÕES À PESQUISA E À CONSERVAÇÃO .....	65
4 COMENTÁRIOS CONCLUSIVOS .....	77
5 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....	79



## LISTA DE TABELAS

<b>Table 1.</b> Lionfish densities (lionfish/ha) by location and period. ....	46
<b>Table 2.</b> Summary of statistical tests ( $\alpha$ value = 0.05). ....	51

## LISTA DE FIGURAS

<b>Figure 1.</b> Satellite image of Jamaica indicating the three locations [Google Earth, edited].....	38
<b>Figure 2.</b> Satellite image of Portland indicating the three survey sites [Google Earth, edited].....	39
<b>Figure 3.</b> Satellite image of Negril indicating the three survey sites [Google Earth, edited].....	40
<b>Figure 4.</b> Satellite image of Montego Bay indicating the three survey sites. [Google Earth, edited]. ....	41
<b>Figure 5.</b> Vessel used for transport to survey sites in Negril. Photo Credit: Isabella Simões.....	43
<b>Figure 6.</b> Equipment used during underwater surveys. Photo Credit: Isabella Simões. ....	43
<b>Figure 7.</b> Diver taking notes underwater during a survey in Portland. Photo Credit: Dayne Buddo. ....	43
<b>Figure 8.</b> Layout image of R Studio, a user interface for R Software. ....	44
<b>Figure 9.</b> Percentage of Lionfish observations by locations and by period.....	45
<b>Figure 10.</b> Lionfish density at each period by survey sites.....	46
<b>Figure 11.</b> Length-Frequency of lionfish across all sites during both periods. ....	47
<b>Figure 12.</b> Length-Frequency of lionfish by survey sites grouped by location a) Portland b) Negril and c) Montego Bay. ....	48
<b>Figure 13.</b> Length-Frequency of Lionfish across all sites by period. ....	49
<b>Figure 14.</b> Percentage of lionfish position on the reef and behaviour among exposed by period a) day b) night. ....	50
<b>Figure 15.</b> Percentage of lionfish hidden or exposed across the survey sites by period. ....	51
<b>Figure 16.</b> Percentage of lionfish aggregated or solitary from all survey sites by period. ....	51
<b>Figure 17.</b> Lionfish, <i>Pterois volitans</i> , observed during surveys a) Exposed and in hunting mode b) Exposed and resting c) Hiding. Photo Credits: Isabella Simões.....	56

## 1 INTRODUÇÃO GERAL

O status generalizado da conservação mundial é preocupante, considerando a falta de subsídio à pesquisa e, muitas vezes, a estagnação dos esforços. É necessário desenvolver métodos eficazes que otimizem tempo e dinheiro para levantamentos e monitoramentos de fauna e que garantam resultados relevantes e aplicáveis à conservação.

O desenvolvimento de estratégias eficazes de conservação requer definir prioridades de conservação, como espécies-chave e locais de alto endemismo. Uma tarefa, então, é identificar e encontrar a fauna para que se reconheça áreas de distribuição e abundância local das espécies. Nesse escopo, informações sobre seu comportamento e o uso de habitat auxiliam na elaboração do protocolo de campo. Entretanto há muito tempo a ecologia espacial ganhou foco, ofuscando a relevância da ecologia temporal. Mudanças na distribuição espacial da fauna selvagem são bem documentadas, mas o efeito da expansão das atividades humana na dinâmica temporal dos animais foi pouco abordada.

O que é observado e conhecido durante o dia pode ser muito diferente do que poderia ser observado e conhecido à noite, pois a estrutura e dinâmica de comunidade entre períodos circadianos podem diferir em grande ou moderado grau. Contudo, é possível perceber que o período noturno vem sendo pouco estudado em comparação ao período diurno. Elucidar as relações entre atividades antropogênicas e estratégias de particionamento faz-se necessária, portanto a lacuna de estudos noturnos precisa ser preenchida.

Esta monografia apresenta-se sob a forma de três capítulos. O primeiro capítulo inclui levantamento bibliográfico sobre a relevância dos estudos sobre ritmo circadiano e particionamento temporal. São apresentados também alguns estudos que levam em consideração acesso noturno. O segundo capítulo relata o projeto *Lionfish day versus night: implications for management*, realizado durante a mobilidade acadêmica na University of the West Indies, Mona, Jamaica (ora em publicação com o co-orientador deste projeto). Tratou-se de um estudo experimental preliminar que comparou o comportamento e posicionamento do peixe-leão invasor entre dia e noite, implicando na detecção do animal para otimizar esforços de

redução populacional a fim de minimizar impactos ambientais. Por último, o terceiro capítulo aborda as implicações da alteração do particionamento temporal à biologia da conservação, focando em ameaças como construção de estradas e mudanças climáticas e como a lacuna de conhecimento do período noturno afeta a confiabilidade de levantamentos, previsões dos impactos e tomada de decisão. Por fim, são apresentadas as considerações finais acerca do trabalho desenvolvido.

## **1.1 OBJETIVOS**

### **1.1.1 OBJETIVO GERAL**

Objetiva-se avaliar a importância de compreender particionamento temporal e o quanto comportamentos durante o período noturno vem sendo acessados. Discutir as implicações da diferença entre levantamentos realizados – diurnos e/ou noturnos, com suas possíveis omissões, para a pesquisa e a conservação.

### **1.1.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS**

- Copilar estudos científicos que atribuam a importância do particionamento temporal para embasar a relevância de acessar animais também no período noturno;
- Compilar estudos de pesquisa – artigos, produtos acadêmicos principalmente – que incluam observação noturna e discutir limitações de empregar métodos apenas diurnos;
- Relatar o estudo acadêmico por mim produzido, *Lionfish day versus night: implications for management*;
- Problematizar a omissão de dados noturnos, considerando a importância deste nicho e pressões ambientais em constante influência antrópica.
- Avaliar a viabilidade de pesquisas noturnas junto em face aos desafios logísticos e tecnológicos;
- Prospectar potenciais de pesquisa e identificar métodos a serem incorporadas e combinadas.

## **2 MÉTODOS**

Um amplo levantamento bibliográfico em livros, artigos e produtos acadêmicos foi conduzido para reunir informação sobre o particionamento temporal, identificar e avaliar a inclusão de observações noturnas, uso e relevância de levantamentos noturnos, sendo considerados apenas os registros referentes a vertebrados, incluindo o estudo de caso *Lionfish Project*.

## **3 DESENVOLVIMENTO**

### **3.1 CAPITULO 1 – ESTADO DA ARTE**

#### **Histórico da cronobiologia**

O ritmo circadiano é estudado há muito tempo, mas foi sendo compreendido aos poucos ao longo das últimas décadas. A etimologia da palavra “circadiano”, cunhado por Franz Halberg em 1959, tem origem do latim: circa significa ‘cerca’, enquanto dies se refere a ‘dia’, ou seja, quer dizer algo como “cerca de um dia” e denota o período médio que relógio gira em torno de 24 horas e que o relógio corre continuamente (Aschoff 1960). Em 1729, uma observação botânica foi feita quando o astrônomo francês Jean Jacques d’Ortous de Mairan moveu uma planta longe do sol e observou que as folhas continuaram a abrir de dia e fechar à noite. Mais tarde este ato virou um exemplo clássico para demonstrar a existência de um relógio biológico endógeno e muitos estudos posteriores evidenciaram que algumas funções biológicas seriam reguladas não apenas pelo ciclo solar e sim por algum mecanismo interno inerente aos próprios organismos (Kumar 2017).

Em 1832, a endogeneidade foi postulada por Augustin Pyramus de Candolle e em 1930, Erwin Bunning estabeleceu o conceito de endodiurnal (mais tarde o termo circadiano foi estabelecido) e em 1930 descobriu-se a hereditariedade deste ritmo (Kumar 2017). O fisiologista Nathaniel Kleitman, considerado como o pai da medicina do sono, em 1938, se isolou por 32 dias em uma caverna junto a seu assistente para testar se o ciclo sono-vigília continuava rítmico sob condições constantes (Kumar 2017). Apesar da periodicidade comportamental ser conhecida há muito tempo, desde quando a humanidade percebeu a periodicidade das necessidades biológicas (apetite, por exemplo), o interesse sobre a área de cronobiologia emergiu a partir da década de 1960, que a consolidou quando uma

comunidade de pesquisadores começou a estudar mais a fundo e a desvendar os mecanismos dos ritmos circadianos, principalmente a partir dos estudos de Jurgen Aschoff e Colin Pittendrigh (ver Aschoff 1960; Pittendrigh 1954). Portanto, a cronobiologia se tornou ampla e multidisciplinar para estudar o comportamento cíclico de processos biológicos e aspectos relacionados, como características temporais dos organismos em todos os seus níveis de organização e a relação temporal desses organismos com o meio.

### **3.1.1 RELÓGIO BIOLÓGICO**

#### **Relevância relógio biológico**

Desde o aparecimento da vida, os organismos são submetidos a 'pressões cíclicas' - sequências de eventos que se repetem a intervalos regulares, recorrentes - eventos como o ciclo dia-noite e ciclos sazonais de mudanças climáticas, devido a rotação e translação da Terra, respectivamente. Uma das faces da regulação temporal do comportamento está associada aos ritmos biológicos, que envolvem a alternância do dia e da noite – o qual trato aqui, mas ainda há a alternância das marés, alternância das estações do ano e ciclo lunar. Ciclos naturais de claro-escuro deixaram marcas significativas sobre os organismos, que por sua vez, desenvolveram mecanismos endógenos, chamados de relógio biológico circadiano, para marcar a passagem do tempo e sincronizar processos biológicos com os ciclos ambientais.

Esses ritmos que acompanham variações diárias no ambiente promovem orientação temporal e muitas vezes espacial e permitem que os organismos realizem suas atividades adequadamente, garantindo a coexistência entre eles, já que as espécies têm a possibilidade de explorar nichos diferentes em diferentes períodos do dia (particionamento temporal). O ritmo circadiano pode ser encontrado em animais, plantas, fungos e até organismos unicelulares e cianobactérias (Bell-Pedersen *et al.* 2005; Hut e Beersma 2011) e é uma característica ancestral e conservada ao longo da história evolutiva. Devido à endogeneidade, a ritmicidade do relógio biológico existe independentemente da presença de ciclos ambientais e persiste mesmo sob condições constantes de laboratório (escuro contínuo), mas tendem a desviar-se de 24 horas (livre-curso) (Aschoff 1960; Pittendrigh 1960).

## **Significância adaptativa do mecanismo circadiano**

Como os organismos são expostos a desafios e oportunidades diferentes em diferentes períodos do dia, marcar o tempo implica em consequências adaptativas, considerando que seja mais vantajoso saber o que vai acontecer do que reagir ao que já aconteceu (Aronson *et al.* 1993; Kronfeld-Schor e Dayan 2003). Considerando que fatores bióticos, como risco de predação e disponibilidade de alimentos ou parceiros e, fatores abióticos, como temperatura e luz, variam ao longo do dia, animais devem alternar suas atividades periodicamente para lidar com estas oscilações e, segundo (Enright 1970): “não ser surpreendido a cada manhã pelo nascer do sol”. O sistema circadiano é regulado endogenamente como resposta a estímulos externos, como luz e temperatura, que contribuem para manter a periodicidade de processos fisiológicos. A endogeneidade do ritmo circadiano permite ao organismo se preparar antecipadamente para os desafios ambientais diários da Terra - as variações ambientais cíclicas de considerável previsibilidade que reocorrem ao longo das 24 horas do dia (Enright 1970; Aschoff 1989; Tomotani e Oda 2012), garantindo que certo evento biológico aconteça no lugar certo e na hora certa.

Atividades diárias são adaptadas às condições locais (Halle 2000), assim, o relógio circadiano fornece uma adaptação evolutiva para ‘agir de antemão’. A marcação do tempo e antecipação das condições externas permite ao organismo otimizar fisiológica e comportamentalmente (seja para caça, cópula, tempo de desova, descanso, dentre outros). O ajuste temporal adequado às condições ambientais, portanto, tem papel crucial na sobrevivência das espécies, incorporados filogeneticamente, para marcar o tempo de importantes eventos na história de vida de um organismo. Como Madrid, Boujard, e Sánchez-Vázquez (2001) afirmaram: “Cada organismo é um sistema distinto dependendo do período do dia, do mês e do ano”.

### **3.1.2 DO GENE AO COMPORTAMENTO**

Apesar do mecanismo circadiano ser gerado por osciladores endógenos, são sincronizados por ciclos ambientais e então usados pelos organismos como um relógio para orientação temporal (Aschoff 1960). Manifestações dessa capacidade

são: a ocupação de um dos nichos temporais fornecidos no ambiente pelo ciclo dia-noite; a sincronização de atividades entre indivíduos de uma população, os sexos e espécies; e o ajuste de certas atividades no tempo e no espaço às condições ambientais específicas (Aschoff 1989). A pista ambiental (*Zeitgeber*) mais importante é fornecida pela alternância de claro-escuro, controlando a dinâmica molecular do relógio, tanto em escala diária, quanto sazonal (Hut e Beersma 2011; Kronfeld-schor *et al.* 2017). No entanto, outros fatores além de luz e temperatura também são capazes de ajustar a ritmicidade continuamente por sincronização ou por mascaramento (Kronfeld-schor *et al.* 2017), como disponibilidade e consumo de alimento, risco de predação, interações sociais, estrutura do habitat (vegetação e complexidade do recife, por exemplo) e condições climáticas, dependendo também de características do indivíduo, como sexo, fase de vida e capacidade competitiva.

### **Mecanismos moleculares**

Os estudos com mais de três décadas nesta área mostraram como funcionam os mecanismos moleculares que controlam o ritmo circadiano, elucidados a partir de múltiplos esforços, com grande contribuição de três pesquisadores: Michael Rosbash, Jeffrey Connor Hall e Michael Warren Young. A importância do assunto foi explicitada com a concessão do Prêmio Nobel de Fisiologia e Medicina a eles, em 2017. Todas estas descobertas foram feitas em um pequeno espaço de tempo quando as metodologias moleculares ainda estavam surgindo, entre as primeiras descobertas do DNA e sequenciamento do genoma humano.

Grande parte dos genes são regulados pelo relógio biológico, conseqüentemente, ritmo circadiano calibrado adapta a fisiologia adequadamente a diferentes fases do dia. No modelo da *Drosophila*, o mecanismo molecular que controla os ritmos circadianos (~24 horas) funciona através de alças de retroalimentação negativa (*feedback*) envolvendo alguns genes, sendo os principais: *period*, *timeless*, *cycle* e *clock*. O primeiro gene identificado foi o *period*, onde diferentes tipos de mutações levaram a fenótipos diferentes em *Drosophila*: mutante arritmico (mutação nonsense), mutantes com períodos mais longos ou mais curtos que 24 horas (mutação missense); concluindo que existia um gene específico responsável pela regulação temporal (Konopka e Benzer 1971). Posteriormente

identificaram a participação dos outros genes e o mecanismo foi sendo elucidado aos poucos (Hardin 2011).

Atualmente sabe-se que o modelo molecular do relógio circadiano é complexo e depende de múltiplos componentes para manter robustez e periodicidade (Hardin 2011), ligando e desligando genes a cada dia por regulação transcricional, onde circuitos de retroalimentação transcricional-translacional ou TTFL (do inglês, "*Translation/Transcription Feedback Loop*"), coordena a expressão rítmica de produtos de genes do relógio, onde os ativadores transcricionais induzem a expressão dos genes repressores do circuito e o ciclo de 24 horas envolve fosforilação e degradação dos componentes de TTFL (Dibner, Schibler, e Albrecht 2010). Estudos utilizando moscas de fruta e ratos foram chave para encontrar as engrenagens moleculares de relógios biológicos e as células que controlam esses ritmos.

Embora os elementos transcricionais específicos que compõem o relógio circadiano variem entre os grupos taxonômicos, a base molecular dos relógios circadianos é altamente conservada nos vertebrados e a função do relógio circadiano é amplamente semelhante. O mecanismo transcricional regula o metabolismo celular, como conversão energética, criando um estado celular diferente a cada período do dia. Portanto, o ciclo atividade-repouso não se limita apenas a nível do organismo, mas abrange a perspectiva de que cada célula passa por ciclos de atividade-repouso (Panda 2016). E tudo isso é controlado não apenas pelo cérebro, mas localmente em nível celular. Estendendo ainda mais, pesquisadores descobriram que quase todas as células do corpo possuem relógios, encontrados em quase todos os tecidos e órgãos (Zerr *et al.* 1990; Liu *et al.* 1992). Analogicamente, o relógio biológico não é um relógio apenas, mas é uma loja inteira de relógios, que por sua vez são integrados e sincronizados por variados mecanismos.

Atualmente há muitas questões a serem respondidas e coisas a serem descobertas em relação a sincronização entre os relógios periféricos e os fatores externos que influenciam estes relógios endógenos (Mohawk, Green, e Takahashi 2012; Panda 2016). A ritmicidade se expressa em todos os níveis de organização biológica e os sistemas circadianos de vertebrados são compostos de redes de



relógios endógenos em órgãos e tecidos, sincronizados entre si por um ou vários relógios circadianos mestres ou osciladores centrais junto a relógios subsidiários em quase todas as células do corpo (Dibner, Schibler, e Albrecht 2010; Tomotani e Oda 2012). Relógios mestres influenciam a fisiologia e o comportamento circadiano por meio de pistas neurais e humorais e através da sincronização de osciladores circadianos periféricos encontrados em todo o corpo (Buhr, Yoo, e Takahashi 2010), dirigindo a organização circadiana da fisiologia e comportamento. Possivelmente, o mecanismo também pode ser controlado epigeneticamente, mas esta área ainda não foi investigada.

As bases anatômicas do sistema de temporização circadiano foram bem estudadas em mamíferos e sabe-se que a ritmicidade diária nesses animais é direta ou indiretamente coordenada por um relógio biológico mestre que reside no núcleo supraquiasmático (SCN) no hipotálamo e recebe luz através da retina (luz percebida pelas células ganglionares da retina fotossensíveis) (Dibner, Schibler, e Albrecht 2010). A organização circadiana em aves, em contraste, é dirigida por múltiplos relógios mestres interativos, mas dissociados, localizados nas retinas, pineal e SCN (Cassone 2014). Para peixes ainda não se sabe ao certo, mas possivelmente possuem osciladores de relógio mestre localizados dentro das retinas, do órgão pineal e também da região pré-óptica do hipotálamo (Falcón *et al.* 2007).

### **Implicações à saúde**

O organismo humano é caracterizado tanto por sua organização espacial quanto por sua organização temporal (Aschoff 1989). Múltiplos processos fisiológicos, metabólicos e comportamentais estão sujeitos a ritmos circadianos, adaptando-se à mudança de luz no ambiente, portanto, crucial na determinação da saúde (Saini *et al.* 2011). Compreender como relógios biológicos funcionam pode ajudar os pesquisadores a desenvolverem melhores terapias, tratamentos e estratégias farmacológicas específicas para essas complicações clínicas. Desde as primeiras observações de ritmicidade, percebeu-se que as necessidades biológicas eram amplamente influenciadas pelas interações sociais e culturais (ver Aschoff 1989). O impacto da exposição à combinação de iluminação artificial elétrica e natural, privação de sono ou trabalhar no período noturno, por exemplo, vêm sendo

considerados em alguns estudos recentes (de la Iglesia *et al.* 2015; van der Vinne *et al.* 2015). Portanto, pode-se concluir que desde quando percebeu-se que o estilo de vida moderno desafia nossos relógios internos, a relevância dos estudos do ciclo circadiano vem ganhando força na medicina, mas ainda falta muito para ser abordado mais frequentemente na biologia da conservação.

## **COMPORTAMENTO TEMPORAL**

Desde Charles Darwin, o estudo do comportamento animal foi abordado, em um contexto evolutivo [no livro “A Origem das Espécies” e mais tarde em “A Expressão das Emoções no Homem e nos Animais”(Darwin e Prodger 1998; Darwin 2004)] e aos poucos se consolidou e se tornou uma área ampla e multidisciplinar. Comportamento refere-se à variedade de atividades que um animal executa durante a vida. É um aspecto do fenótipo do animal que envolve a presença ou não de atividades motoras definidas, dos quais conduzem as ações diárias de sobrevivência do animal e as interações sociais. Como qualquer outra característica fenotípica, o comportamento é determinado por fatores genéticos e fisiológicos, e influenciados por fatores ambientais, podendo ser visto como processo dinâmico e sensível às variações físicas do meio (variações ambientais) e a estímulos sociaisotoperíodo, estação do ano e temperatura também influenciam nas respostas comportamentais.

Organismos são sistemas abertos, portanto, sempre associados com o meio e comportamentos resultam de uma integração do meio interno com o externo (Aschoff 1960; Kronfeld-schor *et al.* 2017). Entre espécies a sensibilidade aos mesmos fatores ambientais difere e leva a respostas diferentes. Como Vieira de Castro *et al.* (2013) enfatizaram, a compreensão do comportamento de um organismo requer associar ao ambiente e os estímulos aos quais o animal é sensível, mencionando que

“No estudo do comportamento nada faz sentido senão à luz do ambiente”

Alterações ambientais durante o ciclo dia-noite levam à adaptação evolutiva e, por consequência, a maioria dos animais desenvolveu alto grau de ordem temporal (Aschoff 1989), apresentando uma ritmicidade diária determinada, ou seja,

alocam e organizam suas atividades em padrões rítmicos previsíveis a fim de se adaptar às mudanças diárias no meio. A regulação temporal do comportamento manifesta-se na ocupação de nichos temporais (diurno ou noturno por exemplo), percepção do tempo e ajuste adequado de certas atividades (atividade-reposo ou alimentação, por exemplo), sincronização de atividades entre indivíduos de uma população, os sexos e espécies (hora da desova por exemplo). O orçamento geral de atividades inclui tempo gasto em locomoção, migração, alimentação, forrageio, fuga, interações sociais, reprodução, descanso, dentre outras. Alocação de tempo em momentos específicos se adéqua às adaptações fisiológica e morfológicas e às condições em que o organismo está sujeito.

Dependendo das limitações fisiológicas e disponibilidade de luz, animais desenvolveram alguns padrões básicos de atividade diária em um dos períodos mas não ao longo das 24 horas, aqui chamados de nicho temporal diário (diurno, noturno, crepuscular ou catemeral; DeCoursey 2004), geralmente resultante de longa evolução, devido a pressões seletivas relativamente estáveis, como predação e otimização de caça (Daan 1981). Por exemplo, um fator importante que contribuiu para a disposição noturna de múltiplas espécies parece ter sido a capacidade de evitar predadores ativos durante o dia, como mariposas por exemplo, que passaram a ter hábito noturno para evitar predação por pássaros e então morcegos que se adaptaram para predação à noite, como estratégia para evitar competição e predação por aves (e.g. Rydell e Speakman 1995).

É amplamente considerado que o nicho temporal diário de uma espécie denota o período do dia em que um indivíduo revela atividade locomotora (Williams, Barnes, e Buck 2018). Ou seja, o horário do dia em que o animal aloca sua atividade é decisivo para a sobrevivência e sucesso reprodutivo, apresentando, assim, significância evolutiva – valor adaptativo (Daan 1981; Sharma 2003). Portanto, diurnidade e noturnidade caracterizam padrões temporais de atividade durante o dia e durante a noite, respectivamente. Já crepuscularidade caracteriza atividade ao amanhecer e ao anoitecer e, por último, catemeralidade caracteriza atividade tanto durante o dia quanto durante a noite, mas pode-se ter animais arrítmicos também (Tattersall 1987; Hut *et al.* 2012; Bennie *et al.* 2014). Deve-se ter cautela ao usar o termo catemeralidade, e geralmente deve-se considerar atividade

catemeral e não como um nicho temporal propriamente dito (Tattersall 1987; Halle 2006).

### **Plasticidade comportamental temporal**

Apesar de ser verdade que algumas espécies são obrigatoriamente diurnas ou noturnas, outras usam o dia e a noite facultativamente, usando diferentes períodos de formas mais complexas e estratégicas de acordo com diversas variáveis, ou estação ou local. O que torna a atribuição de uma espécie ou até mesmo de um táxon para um nicho específico complicada. Esta questão explica o porquê o nome do presente trabalho inclui 'Comportamento noturno em vertebrados' e não 'vertebrados noturnos'. É relevante ressaltar, portanto, que o presente trabalho não se trata apenas de animais noturnos, e sim considera aqueles que possam apresentar certo nível de atividade (seja ela alimentar, migração ou reprodução, entre outros) no período de menor iluminação do dia em algum momento da vida ou em algum lugar, quando pesquisadores retornam para casa. Além disso, pode-se incluir também, dentro de comportamento noturno, a maior detectabilidade do animal no período noturno, mesmo em descanso (como demonstrado no Capítulo 2), incluindo então ambas as partes do ciclo atividade/repouso.

Não há um consenso na literatura em relação aos padrões diários de atividade de um determinado organismo, espécie ou táxon (uma determinada espécie pode ser considerada primordialmente noturna por alguns pesquisadores, enquanto outros a descrevem como diurna com tendências crepusculares ou outras descrições intermediárias), tornando uma questão, de fato, bem confusa. A plasticidade é tanta, que pode ocorrer coexistência de indivíduos da mesma espécie de hábitos diferentes entre eles (particularidades individuais dentro de uma mesma espécie, como sensibilidade à luz por exemplo). Logo, tratar-se de nicho temporal é mais complexo do que parece e o adequado seria considerar um espectro contínuo de estratégias de alocação de tempo dentro do ciclo de 24 horas, com noturnidade e diurnidade como extremos definidos.

Atribuir um nicho bem definido é dificultado ainda mais devido a possibilidade de troca do nicho temporal: dependendo das condições e pressões que o organismo é submetido, uma 'mudança de fase' pode ocorrer, quando um animal noturno se

torna diurno tanto em laboratório quanto na natureza. Alternância entre nichos temporais (do inglês *temporal niche switches*) ocorre de acordo com um determinado contexto, pois implica em diversas variáveis, muitas vezes de maneira previsível (Aschoff 1960; Hut *et al.* 2012). Na realidade, para animais no geral, nicho temporal diário não é bem estabelecido, ao invés disso eles apresentam alta plasticidade comportamental e muitos fatores, além de luz e temperatura, desencadeiam estas mudanças ou moldam os padrões de atividade (afetam a temporização das atividades), como disponibilidade e consumo de alimento, risco de predação, interações sociais, estrutura do habitat e condições climáticas, dependendo também de características do indivíduo, como sexo, fase de vida e capacidade competitiva (Castillo-Ruiz, Paul, e Schwartz 2012; van der Vinne *et al.* 2015; Kronfeld-schor *et al.* 2017). Respostas adaptativas de presas a mudanças nos níveis de predação e alimentos podem envolver a escolha de o quanto (taxa), quando (tempo) e onde (habitat) forragear.

Compreender as causas da troca do nicho temporal proporciona melhor compreensão sobre os fatores e mecanismos ambientais que contribuem para a reprogramação temporal. E se isso ocorre como parte do ciclo de vida, naturalmente pré-programação fisiológica, ou como resposta a alterações ambientais (Hut *et al.* 2012 – ver hipótese CTE), permitindo assim a estes animais adaptarem-se às constantes mudanças do Antropoceno e sobreviver. A plasticidade, portanto, possibilita ao animal não só antecipar desafios ambientais previsíveis, mas também responder adequadamente aos imprevisíveis (Kronfeld-schor *et al.* 2017; Tachinardi *et al.* 2017).

Como seria de se esperar, o comportamento de um organismo em condições laboratoriais difere consideravelmente do comportamento em condições naturais [já testado desde Daan e Aschoff (1975)] e por isso, diferenças nos padrões rítmicos observados em laboratório ou no ambiente natural possivelmente influenciam nos resultados. Segundo Hut *et al.* (2012), em um ambiente controlado do laboratório, alguns aspectos possibilitam caracterizar uma espécie como diurna ou noturna (como morfologia do olho e capacidade de visão) e que este nicho temporal que ela ocupa é herdado e fixo, mas na natureza há uma plasticidade comportamental.

Devido às múltiplas variáveis, ampla extensão do repertório comportamental de um animal é mais complexo e plástico (Hut *et al.* 2012; Tachinardi *et al.* 2017).

Considerando que as variáveis ambientais servem de pistas para regular os ritmos, mudanças ambientais, como mudanças climáticas, tornam estas pistas não confiáveis e acabam por perturbar o valor preditivo delas. Por consequência os padrões de atividade e particionamento de tempo tendem a ser alterados também. Estudos combinando laboratório (com abordagem da morfologia, fisiologia e genética para compreender mecanismos subjacentes) e campo (contexto ecológico) são essenciais para compreender quais, como e em que grau fatores bióticos e abióticos estruturam/moldam os padrões de atividade das espécies (como em Tachinardi *et al.* 2017) bem como estes padrões que moldam os padrões de diversidade.

Em vertebrados, há vários exemplos de mudanças no comportamento rítmico dentro de uma espécie, tanto em condições naturais como em laboratório (ver Hut *et al.* 2012). Além de mudanças nas condições ambientais, a mudança de nicho temporal pode ocorrer filogeneticamente (ver Roll, Dayan, e Kronfeld-Schor 2006), demonstrando mudanças nas forças de seleção nos fenótipos temporais, assim promovendo uma plasticidade adaptativa, pois está na história evolutiva do organismo (e.g. Kronfeld-Schor *et al.* 2001; Mrosovsky 2003; Tomotani e Oda 2012; Hut *et al.* 2012; Tachinardi *et al.* 2017).

Reestruturação temporal pode ocorrer no ambiente marinho, altamente dinâmico. As variações diárias pressionam os animais a otimizarem suas estratégias e maximizar o ganho energético. Pinguins da espécie *Pygoscelis antarctica*, por exemplo, podem exibir plasticidade no comportamento de mergulho e forrageamento, apesar de apresentarem certas limitações físicas, em resposta a variações na disponibilidade de alimento que por sua vez variam entre dia e noite (Miller e Trivelpiece 2008). Bem como muitas aves marinhas, que alteram a duração, local de viagem de forrageamento e comportamento de mergulho em resposta a disponibilidade de presa. Portanto, a disponibilidade da presa é um determinante chave para o sucesso das populações (outros exemplos de plasticidade, ver Reebbs 2002; Davimes *et al.* 2017).

Hábitos noturnos possivelmente minimizam o contato com humanos, assim, adaptação a noturnidade facultativa ou obrigatória pode ser determinante chave de risco de extinção (Bennie et al. 2014), como pumas, lincos e coiotes que alteraram suas atividades temporalmente em locais de maior uso humano, reduzindo atividade diurna e aumentando atividade noturna (Wang, Allen, e Wilmers 2015). Recentemente, Gaynor et al. (2018) descobriram que, devido às nossas tendências diurnas, os animais estão se tornando mais noturnos à medida que a pegada humana global se expande. Apesar de a ‘evitação temporal’ de humanos facilitar a coexistência entre nós e a vida selvagem, ela apresenta consequências a nível ecossistêmico, já que as mudanças nos padrões naturais de atividade implicam na aptidão, na persistência da população, nas interações da comunidade e na evolução. Como a plasticidade comportamental impacta a aptidão do animal, esta poderia potencialmente promover a capacidade de lidar com alterações ambientais extremas desencadeadas por ações antrópicas, como por exemplo trocar para nicho noturno para evitar exposição a altas temperaturas durante dia [para vulnerabilidade de espécies ao aquecimento global ver Huey *et al.* (2012)].

### **Particionamento temporal**

Ao longo do tempo, duas espécies partilham recursos de forma que possam coexistir, através de diferenciação de nicho. Para que espécies de parentesco próximo possam coexistir estavelmente elas devem ocupar nichos diferentes, espaço ou temporalmente. No campo da ecologia, particionamento de nicho denota que espécies usam o ambiente de uma maneira diferente, possibilitando a coexistência nas comunidades ecológicas (Schoener 1974). As espécies podem diferenciar os seus nichos de muitas maneiras, tais como através do consumo de alimentos diferentes, ou utilizando diferentes elementos do ambiente (Armstrong e McGehee 1980) ou até usando horários diferentes – por meio do particionamento temporal.

Pequenos carnívoros evitam conflitos com carnívoros mais dominantes através do particionamento de nicho temporal, possibilitando a coexistência (Schuette *et al.* 2013). Em pinguins, por exemplo, é possível observar esta estratégia quando duas espécies ecologicamente similares usam diferentes horários de dia para forragear (Miller *et al.* 2010). Nicho não corresponde apenas a quais

recursos são utilizados ou qual a área de utilização dos mesmos, mas também “quando” esse animal utiliza tais recursos, portanto, tempo pode ser considerado como nicho ecológico: o nicho temporal. Este pode ser definido em um contexto dos ciclos ambientais mais proeminentes, incluindo ciclo lunar, dia e mês lunar, dia solar e anual (Hut, Kronfeld-schor, e Vinne 2012). Para o presente trabalho o foco é o domínio de 24 horas – o dia solar.

Embora não tenha sido abordado amplamente, o particionalmento temporal da atividade pode ser uma das estratégias mais relevantes e eficazes para a coexistência de espécies, como já mencionado por Schoener (1974, 1986). Este pode ser induzido por competição, para reduzir os custos das interações diretas (Pei, Valcu, e Kempenaers 2018) e é um processo fundamental pelo qual a competição interespecífica estrutura os ecossistemas (Pau *et al.* 2011). Variáveis, sejam elas bióticas ou abióticas, moldam o padrão de atividade e por consequência o particionamento do nicho temporal. Entender como espécies ecologicamente semelhantes coexistem não é apenas uma questão chave em ecologia, mas também crucial para entender a diversidade da comunidade (Frey *et al.* 2017). Mecanismos que regulam o ritmo, potencialmente afetam a plasticidade de resposta a forças de seleção e conseqüentemente afetam o potencial de particionamento. Apesar de serem complexos e difíceis de estudar, detectar e mensurar os nichos de cada espécie coexistente e suas interações interespecíficas são necessários para compreender a diferenciação de nicho. Relevante seria, portanto, combinar estudos de história natural detalhados junto a experimentos controlados de laboratório e a modelos matemáticos, como já mencionado.

Fatores abióticos não só afetam as respostas fisiológicas e comportamentais dos indivíduos, mas, por consequência, afetam as interações entre eles e entre espécies, afetando assim o particionamento temporal. Os organismos devem alocar suas atividades, como forrageamento, migração e reprodução, de forma a maximizar a aptidão não apenas em relação ao ambiente abiótico, mas também biótico, maximizando o encontro com a presa enquanto minimizam risco de predação, níveis de competição e parasitas. Portanto, os organismos são amplamente influenciados por interações interespecíficas, que formaram uma forte força seletiva, determinando qual o melhor período do dia para apresentar atividade



(Kronfeld-schor *et al.* 2017). Portanto, o sistema de temporização interno prevê interações interespecíficas, como competição, predação, disponibilidade de presa e parasitismo, de forma que os organismos possam preparar-se e responder de acordo (como aumentar vigilância, aumentar a intensidade de forrageamento ou escolher período reprodutivo). Por outro lado, essas interações afetam o sistema interno de temporização e, eventualmente, os padrões de atividade a nível de espécie ou indivíduo (ver Kronfeld-schor *et al.* 2017). Uma mariposa, por exemplo, passou a forragear a noite para evitar predação de pássaros, mas acabou por receber um novo predador que por sua vez também teve potencial de predação durante o período noturno, o morcego. Evolutivamente, a plasticidade comportamental permitiu que certas espécies fossem positivamente selecionadas.

Interações interespecíficas presentes ou passadas agiram como forças evolutivas que marcaram o comportamento atual, bem como a distribuição e morfologia das espécies. É interessante notar que as condições podem não ser aparentes e sim terem feito parte da história evolutiva da espécie - chamada de "*The Ghost of Past*", que pode ser por competição passada, predação passada ou parasitismo passado (Le Saout *et al.* 2015; Kronfeld-schor *et al.* 2017). Um exemplo é a vigilância que pode não diminuir mesmo em condições com risco de predação inferior e como os custos do comportamento anti-predatório são relativamente baixos eles podem persistir a longo prazo, mesmo quando a seleção é relaxada (Le Saout *et al.* 2015), indicando característica adaptativa. Como a interação não pode ser observada pois não existe mais, detecção de diferenciação de nicho é ainda mais dificultada.

A presa e o predador apresentam seus próprios ritmos pois estar ativo em diferentes momentos expõe ambos a diferentes condições: o predador percebe a disponibilidade de presa e a presa, por sua vez, percebe o grau de risco de predação em tal momento (observação pessoal), resultando em complexa interação evolutiva (*evolutionary interplay*) entre predador e presa, disponibilidade de alimento e risco de predação. Ou seja, decisões da presa de quando forragear depende do risco de predação e disponibilidade de alimento, de modo que o comportamento sirva para minimizar o risco de mortalidade, ao mesmo tempo em que assegura um ganho de energia eficiente, portanto a estratégia comportamental ótima não é

apenas determinada pelo risco relativo mas também pelo ganho energético (Werner e Gilliam 1984).

Para otimizar a alimentação, animais respondem aos picos de alimento através da intensificação de forrageamento ou de migração para locais com maior disponibilidade de alimento, os quais podem variar diária ou sazonalmente. (Kronfeld-schor *et al.* 2017). Metcalfe, Fraser, e Burns (1999) mostraram que o forrageamento noturno de baixo risco permaneceu maximizado quando as concentrações de alimentos foram aumentadas experimentalmente. Com altas concentrações de alimento, os peixes estudados tornaram-se estritamente noturnos, mostrando que não apenas as mudanças de risco, mas também a eficiência do forrageamento (isto é, concentração de alimento, manejo, descoberta e digestão) serão importantes para a decisão ótima de forrageamento.

Temporalmente, os animais podem reduzir o risco de predação por: reduzir atividade quando predadores estão ativos ou quando os predadores têm maior probabilidade de detectá-los, ou até alterando a aparência para dificultar detecção. Um exemplo deste último mecanismo é a crípse. Segundo Carvalho, Zuanon, e Sazima (2006), como adaptação morfológica, de coloração ou de comportamento, a crípse proporciona ao organismo a capacidade de evitar ser facilmente detectado por outros organismos, sendo assim uma estratégia tanto de predação quanto antipredatória.

É reconhecido que adaptações morfológicas e fisiológicas permitem aos organismos sobreviver e responder adequadamente às variáveis ambientais que moldam as interações entre os organismos e, integrados, apresentam implicações na aptidão do animal (e.g. hibernar durante o extremo frio ou acumular gordura, ou uma adaptação morfológica para comer nozes). Contudo, a variável tempo é menos considerada e mais controversa, mas não menos relevante e não deveria ser negligenciada no estudo do comportamento (Pavlov 1960; Kronfeld-Schor *et al.* 2001). Tempo pode ser considerado como um recurso, já que tempo é 'consumido', analogamente, como qualquer outro recurso limitado (Halle 2000; Dunbar, Korstjens, e Lehmann 2009). Compreender como as espécies utilizam o tempo como recurso e distribuem suas atividades ao longo do dia (alocação temporal) carrega informação crucial sobre seu nicho ecológico (Schoener 1974) e história

natural, portanto é essencial no estudo do comportamento animal e ecologia (ecologia comportamental). Apesar de representarem aspectos importantes dentro da ecologia temporal, a ecologia do particionamento temporal em escala diária, bem como a biogeografia da mesma, é pouco compreendida (Bennie *et al.* 2014; Kronfeld-Schor e Dayan 2003). A biogeografia do particionamento temporal é crucial para determinar onde tais mudanças são susceptíveis de ter o maior impacto.

Segundo Kronfeld-schor *et al.* (2017), as mesmas características que tornam o sistema de temporização vantajoso, podem ser desvantajosas quando as condições mudam rapidamente. No Antropoceno, em que as condições são constantemente mudadas, devido à mudança rápida do clima, ao uso de luz artificial e à urbanização, a luz já não é mais uma pista confiável. Mudanças comportamentais em uma espécie desencadeiam mudanças em outra espécie e alterações nas interações interespecíficas apresentam implicações à resposta e sensibilidade de diferentes espécies às mudanças climáticas e luz artificial à noite.

### **3.1.3 VERTEBRADOS À NOITE**

Diversos vertebrados possuem atividade noturna e muitos motivos e adaptações levam um animal a se tornar noturno, parcial ou totalmente. Animais noturnos, como morcegos, roedores, corujas, muitos peixes, lagartixas vem desenvolvendo comportamentos e adaptações sensoriais exclusivos para atividades com pouca iluminação (Hut *et al.* 2012).

Para alguns animais, o custo-benefício é maior ao caçar à noite, quando se beneficiam por maior disponibilidade de alimento, maior probabilidade de sucesso de captura e também menor risco de predação (Dugan 1981; Helfman 1986; Metcalfe, Fraser, e Burns 1999). Isto se aplica especialmente ao ambiente marinho, pois o ciclo diário de iluminação solar impacta intensamente na atividade da maioria dos predadores, com boa parte das espécies sendo crepusculares, ativas durante baixa incidência de luz, como no nascer e pôr do sol (Helfman 1986). Em face disto, o período noturno pode ser particularmente importante para a reprodução, muitas vezes regulada pelos ciclos lunares [época de desova, por exemplo (Naylor 1999; Takemura *et al.* 2004)], que podem implicar até em grandes agregações (Samoilys

1997), contribuindo para maiores valores de densidade encontrados no período noturno.

### **Adaptações ao período noturno**

Muitas adaptações morfológicas e fisiológicas permitem um animal ter hábitos noturnos, alguns mais rigorosamente (dos quais as adaptações podem impedir que sejam adequados a períodos do dia com maior luminosidade), outros menos (com maior plasticidade em que as adaptações não seriam limitantes). Como já mencionado, a determinação de estratégias de particionamento de tempo pode apresentar restrições filogenéticas (Roll, Dayan, e Kronfeld-Schor 2006), como por exemplo a noturnidade ser registada para a maioria dos marsupiais. E restrições ambientais implicam na disponibilidade de nichos temporais, bem como a história evolutiva pode influenciar a diversidade de estratégias disponíveis (Bennie *et al.* 2014).

A baixa ou ausente iluminação desafia em grande extensão adaptações dos animais para serem bem-sucedidos no nicho noturno. De fato, os animais têm que encontrar estratégias variadas para lidar com esses dois ambientes sensoriais opostos que, conseqüentemente, influenciaram muito sua evolução. Olfato e audição aguçados proporcionam ao animal noturno a possibilidade de sobreviver, enquanto os animais diurnos podem resolver o mesmo problema com uma visão acurada durante as horas de iluminação do dia (Eisenberg 1981).

Apesar de ser complexo determinar um nicho temporal dominante de uma espécie apenas observando padrões de atividade de uma geração, há alguns padrões ou características que nos levam a considerar um nicho específico potencial, como a morfologia do olho por exemplo. Considerando que os olhos podem ser adaptados a um espectro amplo de iluminação desde escuro da noite ao claro do dia, estas estruturas indicam adaptações aos ambientes visuais nos quais os animais evoluíram e evoluem. Portanto, as características físicas do ambiente são fatores importantes na evolução e na diversificação do olho de vertebrados (Schmitz e Wainwright 2011). A forma do olho está associada ao padrão de atividade (Land e Nilsson 2002), sendo que as espécies noturnas geralmente apresentam maior diâmetro da córnea que espécies diurnas (Lisney *et al.* 2012), apresentando também maior sensibilidade visual (Hall e Ross 2007; Schmitz e

Wainwright 2011). Muitas das adaptações fisiológicas que permitem que os animais tenham hábitos estritamente noturnos e sejam bem adaptados ao ambiente com pouca luz podem tornar sua visão menos adequada para ambientes com muita luz (tolerância). Assim, o investimento diferencial em visão noturna torna essas espécies especialmente vulneráveis à predação durante o dia, como para peixes (e.g. Mccauley et al. 2012).

### **Migração vertical noturna**

O ambiente epipelágico, como extenso bioma, sofre considerável transformação entre o ciclo dia-noite (Hammerschlag *et al.* 2017). Segundo Hamner (1985), não sabemos o que um animal faz ao longo do período de 24 horas. Uma maneira de sobreviver no ambiente epipelágico envolve a migração vertical diária. A distribuição diária de krill apresenta determinante chave do particionamento temporal de diversas espécies marinhas. Durante o dia, muitos animais migram da superfície para a escuridão das profundezas, onde os predadores não conseguem localizar a presa visualmente. Os animais que migram para próximo da superfície, zona epipelágica, tornam-se passíveis de investigação etológica. Durante a noite são detectados através de métodos observacionais, como mergulho noturno, utilizando luzes vermelhas ou dispositivos de visão noturna. Já durante o dia são acessíveis apenas através do uso de submarinos que acessem grandes profundidades.

Fatores endógenos (relógio biológico, sexo e fase de vida) e exógenos (iluminação, interação predador-presa) influenciam nos padrões de migração vertical, sendo a migração vertical diária a mais comum (Enright e Hamner 1967; Häfker *et al.* 2017). Plâncton e zooplâncton apresentam migração vertical, impactando amplamente nos hábitos dos mesopredadores e predadores de topo por modularem a concentração e acessibilidade de presas. Organismos migram diariamente para diferentes profundidades na coluna de água. Migração vertical noturna, a forma mais comum em que os organismos ascendem à superfície em torno do anoitecer, permanecendo na superfície durante a noite, em seguida, migrando para a profundidade novamente em torno do amanhecer, representando vantagens de menor risco de predação, disponibilidade de alimento e até vantagem metabólica (Roe e Badcock 1984; Cisewski *et al.* 2010). O comportamento de

mergulho de certas espécies de pinguim é influenciado pela distribuição de sua presa, o krill, utilizando a migração vertical da mesma para ajustar seu comportamento de mergulho conformemente (Miller e Trivelpiece 2008).

### **Informações por grupo**

Para peixes, padrões diários de atividade alimentar vêm sendo estudados há muito tempo. Helfman (1986) investigou o comportamento de peixes noturnos e relatou que o ciclo diário do nascer e do pôr do sol restringe e modela atividades comportamentais de maneira dramática. Apesar de um longo tempo depois, estudos que explicitamente investigam o comportamento noturno de peixes desde então são difusos e até escassos. Considera-se que um terço das espécies de peixes dos ambientes marinhos seja noturno (Helfman 1986), no entanto, em algumas localidades a guilda dos peixes noturnos pode até ser dominante. Embora os estudos diurnos sejam essenciais para fornecer informações sobre as comunidades de peixes, esses estudos podem ser enganosos, especialmente se estudos diurnos isolados forem usados para inferir a importância de habitats específicos para espécies (Beck *et al.* 2001). Como os padrões de uso do habitat durante o dia podem ser muito diferentes à noite, estudos noturnos devem ser conduzidos para entender melhor o valor de habitats particulares para peixes (Fitzpatrick, McLean, e Harvey 2013).

Apesar de ser reconhecido que larvas de peixes de diversas espécies são ativas durante a noite e associadas à fase lunar (Fisher e Bellwood 2003), poucos estudos envolvem levantamento noturno. Segundo Hammerschlag *et al.* (2017), ainda há muitas perguntas a serem respondidas em relação ao comportamento de larvas durante o período noturno. Até a vocalização entre peixes foi reportada durante a noite, já que a visão é limitada (Staaterman, Paris, e Kough 2014). Moreias geralmente caçam à noite (Young e Winn 2003), mas são pouco entendidas e estudadas, não só pelo seu hábito noturno, mas porque também é difícil detectá-las quando estão escondidas durante o dia (Gilbert, Rasmussen, e Kramer 2005). Diversos elasmobrânquios possuem adaptações noturnas (Nelson e Johnson 1970; Gruber e Myrberg 1977). Para este grupo, noturnidade ou diurnidade é dependente do sexo do animal e fase de vida, como para evitar canibalismo, pois pequenos tubarões evitam o risco de predação mudando o período em que caçam

(Heithaus 2001). Carcarinídeos em geral são noturnos (Randall 1967), portanto mais facilmente encontrados à noite. Algumas pesquisas de migração vertical indicam que algumas espécies ocupam áreas profundas durante o dia e viajam para próximo à superfície nas horas da noite (Nelson *et al.* 1997; West e Stevens 2001; Weng e Block 2004).

Pesquisas que incluem análises noturnas acompanham avanços tecnológicos recentes (Hammerschlag *et al.* 2017). A maioria dos estudos de distribuição, abundância e uso de habitat para peixes limita-se à amostragem diurna (Hammerschlag *et al.* 2017), mas o cenário vem mudando (Hammerschlag e Serafy 2010; Fitzpatrick, McLean, e Harvey 2013; Petitot *et al.* 2014; Matheson *et al.* 2017; *Lionfish Project*, adiante referido) e mais oportunidades surgirão para explorar “o mundo no escuro” (e.g. O’Connell, Nichols, e Karanth 2010; Meyer 2017).

Mccauley *et al.* (2012) testaram a presença de peixes noturnos de acordo com a diminuição da abundância de predadores por ação humana através de monitoramento diurno. Apesar dos resultados serem informativos, levantamentos noturnos permitiriam compreender melhor os resultados deste estudo, possibilitando inferir se o aumento do número dos peixes noturnos no levantamento diurno foi de fato aumento na população daquelas espécies ou apenas uma mudança comportamental. Portanto, compreender como as relações interespecíficas moldam o particionamento temporal tem aspectos fundamentais na estrutura e dinâmica de comunidades e apresenta implicações sobre os impactos antrópicos, onde a exploração e declínio de predadores de topo podem ter impactos significativos na ecologia do local. Mccauley *et al.* (2012) relataram ser inviável contar peixes noturnos eficazmente enquanto estes estão em seus esconderijos diurnos, mas o estudo foi limitado a mergulhos durante o dia devido a regulamentação do local, que proíbe mergulhos noturnos, comprometendo, assim, a confiabilidade dos resultados.

Como Hammerschlag *et al.* (2017) enfatizaram, é imprescindível a melhor compreensão do uso de habitat durante o dia e durante a noite, considerando diferentes comportamentos e movimentos de peixes, a serem incluídos em planos de manejo pesqueiro e de biodiversidade. Interessantemente o primeiro simpósio dedicado a peixes à noite – *Fish at Night: an international symposium* – aconteceu

em 2015, com as discussões sintetizadas em Hammerschlag *et al.* (2017), indicando que a área está começando a receber interesse.

Com relação aos anfíbios, foram encontrados estudos incluindo levantamentos noturnos em maior proporção. Muitos concluíram que grande, até maior, probabilidade de detecção para muitas espécies resultam de levantamentos noturnos (Pellet e Schmidt 2005; Sewell, Beebee, e Griffiths 2010). Petitot *et al.* (2014) compararam probabilidade de detecção de diversas espécies de anfíbios entre três métodos, incluindo dois noturnos e um diurno, indicando que a efetividade de cada método dependia da espécie e das fases de vida, das condições ambientais e período do dia. Para a maior parte das espécies analisadas, o método de detecção visual noturna foi particularmente eficiente (alta detectabilidade), mas a combinação de dois ou três métodos garante alta detectabilidade para todas as espécies, portanto, em geral, a combinação de métodos possibilita maior detectabilidade e é aconselhável (e.g. Petitot *et al.* 2014; Sewell, Beebee, e Griffiths 2010). Buderman e Liebgold (2012) reportaram maior probabilidade de encontro de uma espécie de salamandras, *Plethodon cinereus*, à noite, alertando que a maioria dos estudos similares para esta espécie considerou apenas amostragem diurna (e.g. Bailey, Simons, e Pollock 2004; Maerz, Nuzzo, e Blossey 2009).

Répteis em geral variam seu comportamento de acordo com a temperatura, portanto particionam as atividades temporalmente. Segundo Llewelyn, Shine, e Webb (2005), o período dos testes é importante fator a ser considerado em estudos da biologia térmica de serpentes. Por muito tempo, diversas espécies de serpentes foram consideradas noturnas por serem mais facilmente encontradas em movimento à noite, entretanto, estudos revelaram que a maioria é 'ativas' durante o dia, predando presas diurnas, mas são difíceis de encontrar por serem predadores de emboscada, permanecendo escondidas aguardando a presa (Hoser 1995). Portanto, neste caso a detectabilidade é maior à noite, quando se deslocam para novas áreas. Apesar disto, a maioria dos estudos de ecologia de serpentes foram conduzidos com espécies diurnas e de grande porte, facilmente encontradas e capturadas. Serpentes fossoriais noturnas, por sua vez, foram pouco acessadas e estudadas (Yamasaki e Mori 2017). Para a família das lagartixas, a segunda maior dentre os lagartos existentes, a maioria das espécies é noturna (Röll 2001), mas



estas foram mais profundamente estudadas em termos de adaptações morfológicas e fisiológicas, não de comportamento. Tartarugas marinhas demonstraram hábitos distintos entre a noite e o dia, tanto em comportamento de mergulho quanto de atividades na superfície (James *et al.* 2006; Makowski, Seminoff, e Salmon 2006; Blumenthal *et al.* 2009). Para crocodilianos, com sistema visual adaptado para noturnidade, alguns estudos incluíram comportamento noturno (Thorbjarnarson e Hernández 1992; Webb *et al.* 2009; Dinets 2010; Tellez, Boucher, e Kohlman 2016).

Aves e mamíferos apresentam hábitos variados, com a maioria das aves predominantemente diurna e a maioria dos mamíferos predominantemente noturnos (Charles-Dominique 1975). Correlação com ciclo circadiano é antiga no grupo e muitos experimentos já foram realizados – há mais que seis décadas, Calhoun (1945) relatou o ritmo de atividades diárias para roedores, por exemplo. Estudos com elefantes, acessaram o comportamento de grupos à noite e identificaram que neste período interações sociais essenciais acontecem e o grupo utiliza de grande área, indicando, então, que o encadeamento de elefantes à noite, estratégia de manejo comum em zoológicos, apresenta implicações negativas aos elefantes (Brockett *et al.* 1999; Wilson *et al.* 2006). O uso de novas tecnologias para o estudo de mamíferos também é emergente: Srbek-Araujo e Chiarello (2007) utilizaram armadilhas e discutiram questões metodológicas para otimização dessa metodologia para mamíferos e concluíram que registros noturnos foram predominantes. Para primatas, estudos por Tattersall foram essenciais para descrever a noturnidade de diversas espécies (Tattersall 1987; Donati e Borgognini-Tarli 2006). Donati e Borgognini-Tarli (2006) mencionaram que para algumas espécies de lêmures observações noturnas ainda estão em falta.. Fernandez-Duque (2003) comparou comportamento noturno e diurno do macaco-da-noite, *Aotus azarai*, relatando que a atividade noturna da espécie aumentou junto ao aumento da luz do luar. Segundo Marini *et al.* (2009), até onde se sabe, estudos anteriores sobre as distâncias de descarga (fuga) em ungulados foi sempre realizado durante o dia e nunca antes realizado durante a noite. Baird, Ligon, e Hooker (2000) relataram que os padrões de mergulho de baleias à noite diferem claramente daqueles durante o dia, mencionando também que alguns estudos eram limitados às horas do dia. Como à noite lulas sobem para a superfície, Baird *et al.* (2002) sugeriram que as baleias sobem para a superfície para se alimentar.

Alguns estudos revelam atividade noturna em aves (Wilson *et al.* 1993; Regular, Hedd, e Montevecchi 2011). Segundo McNeil, Drapeau, e Goss-Custard (1992), a maioria das aves aquáticas apresenta algum grau de atividade noturna e algumas espécies são exclusivamente noturnas, considerando que o maior custo-benefício e oportunidade mais segura de alimentação é geralmente à noite. Os albatrozes passam um tempo significativo na água durante o dia, mas especialmente à noite. Segundo Croxall (2016), a hora do dia em que os albatrozes se alimentam pode influenciar o tipo de lula que encontram, sendo o forrageamento noturno direcionado para a lula viva migrando verticalmente em direção à superfície, enquanto o forrageamento diurno pode envolver alimentação de lulas mortas. A ave talha-mar se alimenta predominantemente durante a noite, quando o vento é mais fraco e a superfície da água é mais uniforme e em consequência, mais vantajoso para a estratégia de forrageamento da espécie (Rojas *et al.* 1997). Até porque grande parte das presas natantes, como peixes, larvas de peixes e insetos são mais ativos e mais acessíveis ao anoitecer e à noite (McNeil, Drapeau, e Goss-Custard 1992). Fasola e Canova (1993) enfatizaram que estudos de alocação do tempo apenas envolvendo observações diurnas podem ser incompletos. Mesmo em publicações recentes, pesquisadores reconhecem que seus estudos podem estar incompletos por não incluírem observações noturnas (e.g. Khemis *et al.* 2017).

Nos últimos anos, o comportamento de mergulho de vários predadores marinhos também tem sido associado à variabilidade temporal na disponibilidade de presas. Pinguins, por exemplo, podem exibir plasticidade no comportamento de mergulho e forrageamento, apesar de certas limitações físicas em resposta a variações na disponibilidade de alimento, que por sua vez variam entre dia e noite (Miller e Trivelpiece 2008). Composição alimentar de pinguins variou entre dia e noite (Jansen, Boveng, e Bengtson 1998).

Gillings, Fuller, e Sutherland (2005) constaram que até a época do estudo havia pouquíssimos estudos sobre comportamento noturno de aves terrestres, relatando que a escolha de habitat variou com o período do dia. Apesar de as aves acessadas pelos autores, *Pluvialis apricaria* e *Vanellus vanellus*, terem sido consideradas estritamente noturnas de acordo com as observações antigas, eles concluíram que as taxas de ingestão diurna observadas foram insuficientes para

atender às necessidades diárias de energia. Assim, limitar-se a apenas observações diurnas pode afetar a confiabilidade dos resultados de forma negativa. Os autores claramente demonstraram as diferenças de comportamento e uso de habitat entre dia e noite destas espécies de aves, mencionando que poucos estudos consideraram as consequências de diferenciar comportamentos diurnos e noturnos (particionamento temporal). Os autores enfatizam que locais protegidos podem ser de tamanho insuficiente e limitados, considerando que foram baseados em levantamentos apenas diurnos, entretanto há um crescente corpo de literatura recente sobre o grau de alimentação noturna, associações ambientais e sua lucratividade.

### **Biogeografia**

Bennie *et al.* (2014) atribuiu à nicho temporal as classificações da lista vermelha da IUCN (International Union for Conservation of Nature) que representa o risco de extinção global das espécies. Ele relatou que 70% das espécies consideradas não ameaçadas são noturnas e 2% crepusculares. Para as espécies consideradas ameaçadas (criticamente ameaçadas, ameaçadas ou vulneráveis), 59% são noturnas e 3.5% crepusculares. A proporção é ainda maior para as espécies de dados insuficientes, das quais 81% são consideradas noturnas. Interessantemente, 14% das espécies analisadas no estudo foram omitidas devido à falta de informações sobre nicho temporal. Mas também é válido questionar o quanto a alocação das espécies analisadas em quatro nichos temporais específicos (noturno, diurno, catemeral ou crepuscular), mesmo reconhecendo a complexidade e plasticidade potencial, foi adequado e, por consequência, o quanto as previsões deste artigo são corretas considerando limitações de levantamentos faunísticos diurnos. Apesar de ser relevante reconhecer a biogeografia do particionamento temporal, as limitações potencialmente impedem este reconhecimento – para detectar as regiões que mais estão sendo impactadas e talvez, as que mais necessitam focar em levantamentos noturnos, bem como priorizar os grupos, já que Bennie *et al.* (2014), por exemplo, utilizou os mamíferos terrestres, grupo com particionamento temporal mais bem avaliado e conhecido em relação aos demais (mamíferos marinhos e demais grupos), como estudo de caso. Conduzir as mesmas análises de Bennie *et al.* (2014) para os demais grupos também seria útil, mas antes faz-se necessário uma melhor compreensão do particionamento temporal,

preenchendo as lacunas do conhecimento de comportamento noturno, particularmente para o ambiente marinho.

### **Comentários finais**

Encontrar os animais implica em reconhecer os fatores que afetam a detectabilidade de uma espécie e, assim, desenvolver métodos eficazes para estudá-los. Detectar vertebrados é muitas vezes complexo por fatores como o hábito do animal e o período do dia. O esforço menor de pesquisa em estudos noturnos pode estar afastando pesquisadores de um melhor entendimento da ecologia, fisiologia, comportamento, dinâmica de comunidade e funcionamento do ecossistema, de muitos grupos de animais, implicando em consequências à conservação. Combinar estratégias e métodos é possivelmente a melhor forma de otimizar monitoramento de biodiversidade e estimativa populacional à luz de tempo e dinheiro limitados.

## 3.2 CAPÍTULO 2 – *Lionfish Project*

### Lionfish day versus night: implications for management

#### 3.2.1 ABSTRACT

The invasive Indo-Pacific lionfish, *Pterois volitans*, continue to pose a severe threat in addition to various stressors, contributing to changes in the ecological and physical structures of the Western Atlantic coral reefs. It is increasingly important that adequate and efficient strategies are applied at invaded locations to minimize impact. Effective removal techniques require a thorough understanding of the species' behavior in the invaded range and, considering the limited resources, it seems to be relevant to determine an optimal methodology. This study aimed to determine whether lionfish density and detectability differ between daytime versus night-time. Underwater census using SCUBA, was used to assess lionfish during the day and night at 9 survey sites along the northern coast of Jamaica from February to April 2017. Across all sites, 135 lionfish were detected, ranging from 70 mm to 380 mm. Mean densities did not differ significantly between periods (~40 lionfish/ha). At night, 77% of lionfish were exposed while during the day there was a mixed trend. Exposed was the dominant position at 88% of the sites during the night; and only at 44% of the sites during the day. Statistically, lionfish position was associated with the period of the day. Overall, although mean densities are similar for both periods, observations were more likely to occur at night, when most lionfish were exposed (higher detectability), even when resting. Six major factors influence detectability: 1) lionfish density 2) life stage and size 3) ecological conditions 4) habitat variation 5) diel patterns and 6) position on the reef. Whilst complete eradication is unlikely, a combination of both day and night long-term removal programs would increase removal efficacy, substantially reduce lionfish numbers and ameliorate concerns.

### **3.2.2 INTRODUCTION**

The Indo-Pacific lionfish has been described as one of the fastest finfish invasions in history (Morris *et al.* 2009) that established in the Northwestern Atlantic and the Caribbean (Morris *et al.* 2009; Schofield, Morris, and Akins 2009) and was recently established on the reefs of South America (Ferreira *et al.* 2015). They are widely distributed geographically and are considered the most abundant reef fishes in some locations (Green and Côté 2009). The Caribbean has been under severe threat from this species in addition to many other stressors, contributing to changes on the ecological and physical structures of the region's coral reefs. In light of that, it is increasingly important that adequate strategies are applied at invaded locations to minimize impact.

Given their rapid establishment and high reproduction rates, lionfish populations quickly recover from extensive and long-term removal programs (Barbour *et al.* 2011), challenging mitigation efforts and calling out for adequate action. Previous surveys might have underestimated lionfish density because they are only done during the day as well as long-term removal programs which might not have been as effective as it could be. To date, variation in lionfish observation across the day has not yet been investigated, but may have important implications for management, adding to our limited knowledge regarding efficient strategies. In order to facilitate management and maximize efforts it is relevant to determine the optimal strategies, and the key might be in the period of removal (night) when it is more likely to encounter the fish according to its position on the reef.

#### **3.2.2.1 OBJECTIVES**

The present study aims to determine whether the lionfish is more likely to be encountered during the daylight hours or at night, after dusk. Through a comparison of lionfish occurrence on reefs observed at the two different periods of the day, the specific objectives include: evaluation of differences in lionfish density between the two periods; evaluation of trends and differences on length-distribution of lionfish at the different periods and at different sites; determination of dependency of position on the reef, behaviour and aggregation on the periods; and evaluation of night diving feasibility.

### **Main Research question:**

- Are lionfish more likely to be seen at night?

### **Other questions:**

- Are there differences in the density, size and behavior of lionfish between the two periods?
- Should density surveys and removal efforts be conducted at night?
- Is position on the reef a possible relevant parameter to be incorporated in prediction and detectability models?

### **3.2.2.2 RESEARCH HYPOTHESES**

Ho represents the null hypothesis, while Ha represents the alternative hypothesis. All tested hypothesis are as follows:

- Ho1: There is no difference in mean lionfish density between periods
- Ha1: There is a difference in mean lionfish density between periods
- Ho2: There is no difference in lionfish length distribution between periods
- Ha2: There is a difference in lionfish length distribution between periods
- Ho3: There is no relationship between position of lionfish on the reef and periods
- Ha3: There is a relationship between position of lionfish on the reef and periods
- Ho4: There is no relationship between behaviour among the exposed and periods
- Ha4: There is a relationship between behaviour among the exposed lionfish and periods
- Ho5: There is no relationship between lionfish aggregation and periods
- Ha5: There is a relationship between lionfish aggregation and periods.

### 3.2.3 LITERATURE REVIEW

According to Morris *et al.* (2009), despite being a popular member of the marine ornamental aquarium trade (Thresher 1984), little was known regarding the biology and ecology of lionfish prior to the invasion, but recently many research gaps are being fulfilled. In addition, several researchers also include possible dispersal methods, invasion success, distribution patterns and population densities, direct and indirect impacts, and efficacy of control strategies.

#### 3.2.3.1 LIONFISH BIOLOGY AND ECOLOGY

Lionfish (Scorpaenidae, Pteroinae) represents two allopatric and morphologically similar species, *P. volitans* and *P. miles*. They were shown to be clearly distinct species (Hamner, Freshwater, and Whitfield 2007) and identification is relatively straightforward, with *P. volitans* exhibiting one higher count of dorsal and anal fin rays when compared to *P. miles* (Schultz 1986). Both species were introduced along the Atlantic, *P. volitans* comprising most part of the population (Hamner, Freshwater, and Whitfield 2007). Lionfish are venomous with their spines containing apocrine-type venom glands (Halstead 1965) and are known to be cryptic and occur in habitats with rock and coral substrate sheltered from the current (Schultz 1986), sheltering under over hangs and crevices, close to coral heads and barrel sponges (Bejarano *et al.* 2015). In addition, they are high site fidelity fishes (Jud and Layman 2012), remaining in the same area for long periods.

Lionfish are gonochoristic, meaning that they present separate genders from birth, morphologically identical with minor sexual dimorphism during reproduction (Fishelson 1975). The seasonality of lionfish reproduction throughout their native range is unknown, while collections off North Carolina and in the Bahamas indicates reproduction occurs during all seasons of the year. Fishelson (1975) reported that lionfish courtship happens at night and they lay many eggs in a pelagic egg mass, with a high survival rate.

Lionfish are ambush predators and generalist carnivores that feed on a wide variety of Atlantic reef fishes and crustaceans, such as parrotfish and surgeonfish (Morris and Akins 2009). In their native range, Fishelson (1975) reported that lionfish hunt primarily during low-light crepuscular periods, but daytime observations in



invaded regions have shown active feeding during the day with high prey consumption rates. However, Green, Akins, and Côté (2011) reported that they are more active during low-light crepuscular, suggesting previous prey consumption rates have been underestimated.

### **3.2.3.2 INVASION POTENTIAL AND SUCCESS**

According to (Carlton 1989), biological invasions compromise the arrival, survival, successful reproduction and dispersal of a species in an ecosystem where the species did not exist previously. Lionfish are native to the tropical waters of the Indian and Pacific Oceans and, since the introduction in the 1980's have successfully established in many regions of the Atlantic in various habitats, including reef, seagrass and mangrove habitats (Barbour *et al.* 2010; Claydon, Calosso, and Traiger 2012).

Understanding factors that determine the degree of success of invasive species is a primary goal of invasion biology (Albins and Lyons 2012). Population expansions are limited by some ecological conditions that seem to be in favour of lionfish, such as abundance of prey (Wenner *et al.* 1983), lack of known predators (Mumby, Harborne, and Brumbaugh 2011), favourable habitat and space availability as many native fishes are overfished (Hare and Whitfield 2003), contributing to the unprecedented success of invasive lionfish. Certain traits and behaviours facilitate invasion by maximizing predation efficiency, avoiding predators or parasites and out-competing native species (Holway and Suarez 1999). Life traits, such as rapid spread, high growth and reproductive rates all year round (Morris and Whitfield 2009) and long larval duration (Ahrenholz and Morris 2010) add to the success. The crypsis provided by coloration, shape and spines allow the fish to conceal itself from predators or prey (Albins and Lyons 2012). Also, the lack of experience of prey species (Lönstedt and McCormick 2013) confer more advantages. Lionfish ambush prey with outstretched pectoral fins to corner their prey and produce jets of water directed toward their prey probably to distract and confuse them (Albins and Lyons 2012), mechanisms that contribute to predation efficacy. Additionally, lionfish in the invaded areas seem to have less parasite load in the Atlantic and Caribbean (Simmons, Kerstetter, and Blonar 2014) and low susceptibility to ectoparasites in

both its introduced and native ranges (Sikkel *et al.* 2014; Loerch, McCammon, and Sikkel 2015), giving them an even higher chance to thrive.

### **3.2.3.3 LIONFISH INVASION HISTORY**

Lionfish first invasion occurred in 1992 in the Mediterranean via the Suez Canal (Golani and Sonin 1992). In the Atlantic, lionfish were first observed in South Florida waters in 1985 (Morris and Akins 2009), but were not considered established until several individuals were documented off North Carolina in 2000 (Whitfield *et al.* 2002). They are fully established throughout the Southeast United States, the Caribbean Sea (Morris and Akins 2009), and much of the Gulf of Mexico (Schofield 2010), but are probably established on the reefs of South America as well (Morris *et al.* 2012).

A variety of pathways has been described for biological invasions of marine fish species, such as natural dispersal or human-induced introduction through aquarium or aquaculture releases (Whitfield *et al.* 2002; Morris and Whitfield 2009). According to Morris *et al.* (2009), it is nearly impossible to determine which introduction event(s) allowed lionfish to become established but speculations have been made. Due to vast distances between the native range of lionfish, natural dispersal and movement through canals is unlikely. Research on the genetic variation of the lionfish populations is providing insight into ways of dispersal (Hamner, Freshwater, and Whitfield 2007; Butterfield *et al.* 2015). Morris and Whitfield (2009) suggest they were introduced through hull fouling, sea chests, water currents, aquaria dispensing and undocumented releases. Lionfish are reported from several harbour areas (Schultz 1986) making an introduction via ballast water very likely, however accidental or intentional release from aquaria is the most likely mechanism of introduction (Courtenay, 1995).

#### 3.2.3.4 INVASIVE LIONFISH OCCURENCE AND DENSITY

The spatial extent and multiple observations of adults suggest that lionfish are distributed over a large area and at various regions, such as Western Atlantic (see Whitfield *et al.* 2002; Hare and Whitfield 2003; Johnston and Purkis 2014), Gulf of Mexico (Aguilar-Perera and Tuz-Sulub 2010), the Caribbean (see Whitfield *et al.* 2007; Chevalier Monteagudo *et al.* 2008; Guerrero and Franco 2008; Claydon, Calosso, and Jacob 2008; Hines *et al.* 2011; Biggs and Olden 2011), and recently invaded South America (see Lasso-Alcalá and Posada 2010; Ferreira *et al.* 2015).

Lionfish densities are expected to vary depending on factors such as seasonality, local recruitment, local niche availability, and fishing pressure (Morris *et al.* 2009). Several studies in invaded reefs assessed the densities in an effort to determine extent of invasion. Densities in the Atlantic are reported to be much higher than observed in their native range (Green and Côté 2009), where predation and competition naturally control it, and larger maximum sizes (Morris and Whitfield 2009) than reported in their native Pacific range (Fishelson 1997). Whitfield *et al.* (2007) provided the first assessment of lionfish densities off North Carolina, Agudo and Klein Salas (2014) provided density in Venezuela; and Sandel *et al.* (2015) for Costa Rica. Green and Côté (2009) recorded densities off the southwest coast of New Providence, Bahamas, of more than 390 lionfish per hectare, higher than any other documented densities in both its invaded and native ranges.

In Jamaica, confirmed sightings of the invasive lionfish were first documented in 2008 (USGS database) on the north coast. Since then, the lionfish is found in all coastal waters of Jamaica, including offshore banks such as Pedro and Morant Cays. Chin, Aiken, and Buddo (2016) reported mean densities were over nine times less than those recorded in the Bahamas and over three times less than Agudo and Klein Salas (2014) reported in Venezuela and comparable to the density reported by Sandel *et al.* (2015) in Southern Costa Rica.

### 3.2.3.5 LIONFISH INVASION IMPACTS

According to Morris *et al.* (2012), the lionfish may be the greatest threat to Atlantic reefs and associated habitats, displacing native species, altering community composition and food webs, and change fundamental ecosystem processes. Lionfish poses an additional threat to other stressors, such as bleaching, overfishing, ocean acidification, climate change and pollution (Mora 2008), subjecting the coral reefs to an even higher rate of degradation. These invasive species pose a threat to fishery resources, affecting native fish communities via processes such as trophic disruption and niche takeover, as well as to human health, raising a big concern to coastal managers (Morris *et al.* 2009). Ecological impacts include direct consumption of key reef species, competitive exclusion of native fish and cascading trophic impacts (Morris and Whitfield 2009).

Whitfield *et al.* (2002) reported that the ecosystem of the southeastern United States continental shelf was already undergoing changes in the beginning of the century. Recent studies on the impact of lionfish corroborates with the author's expectations that effects would be severe if densities increased. As generalist piscivores (Morris and Akins 2009), they affect the trophic structure of reef communities reducing the recruitment of juvenile fish and thus the biodiversity of coral-reef fishes on patch reefs (Albins and Hixon 2008; Albins 2015), and affect the abundance of fish more than native predators (Albins 2013). Competition with heavily exploited native reef fishes (Coleman *et al.* 1999) could hamper current efforts to rebuild overfished stocks by reducing prey availability (Morris, Shertzer, and Rice 2010). Impact to fish populations in many different habitats due to its habitat plasticity may dramatically affect the integrity of the reef food web and indirectly affect commercial fisheries and tourism (Morris and Akins 2009). In addition to overfishing of important herbivore fish (Hughes 1994), mass die off of *Diadema antillarum* (Lessios 1988) and eutrophication (Lapointe 1997), consumption of reef fishes by lionfish were associated with phase-shift to algal dominated community by adding reduced herbivory and thus result in macroalgal overgrowth (Lesser and Slattery 2011).

### 3.2.3.6 CONTROL STRATEGIES

Facing the numerous threats of the lionfish invasion, it is key to build technical capacity to respond to the invasion in an effort to minimize effects. In many locations, researchers are working to develop control strategies for lionfish that use diver removals (Morris and Whitfield 2009). According to Morris *et al.* (2012), removal of lionfish, increase public awareness, research on management strategies to prevent future introductions of additional lionfish or other non-native species are relevant strategies. Promoting lionfish as a food fish, especially in the Caribbean and some marine protected areas is one effective strategy that incentivizes removal and can substantially reduce densities (Morris and Whitfield 2009). Chin, Aiken, and Buddo (2016) enforced this potential strategy when suggesting that the decreasing trend in the lionfish population across two sites on the north coast of Jamaica could be attributed to an increase in awareness and promotion of the consumption of lionfish. Volunteer divers play an instrumental role in lionfish research and control, thus should also be incentivized (Frazer *et al.* 2012; Ali, Collins, and Peachey 2013). Due to venomous spines, there is some reluctance on the part of fisherman to remove and handle lionfish, however, as demonstrated by Morris *et al.* (2011), lionfish meat presents high consumer acceptability and high nutritional value.

Complete eradication is unlikely because lionfish tend to quickly recover from high removal rates after a period of exploitation cessation (Barbour *et al.* 2011), added with depth limitations and remote dive sites allowing lionfish to thrive (de León *et al.* 2013). Considering these factors, long-term removal programs are essential to control the impact and ameliorate concerns. Based on model by Morris, Shertzer, and Rice (2010), lionfish control using fishing mortality and targeted removal could be an effective management only in local term, and adults would have to be removed monthly for abundance to decrease, but if juveniles are removed as well, a lower exploitation of adults could be enough. On the other hand, the exploitation of only larger individuals causes a shift in predation pressure because small individuals that remain consume less and thus result in reduced predation rate, likely benefiting economically and ecologically important reef fishes, concluding that removal efforts (that are generally more effective directed to larger individuals) may also be effective (Frazer *et al.* 2012). The author also suggested that removals should be focused and

repetitive to substantially decrease predation, especially on key species of reef fish. Still, Barbour *et al.* (2011) stated that complete eradication through removal efforts is highly unlikely because very high exploitation rates would be required to cause recruitment overfishing of lionfish populations, considering feasibility of intensive removals only in local term (Morris, Shertzer, and Rice 2010). Facing all these challenges (and advantages), the efficacy of removal should be evaluated before proceeding to efforts to substantially reduce lionfish population through removals (Barbour *et al.* 2011).

### **Regional Management: Caribbean**

Regional guides recently published provide an integrated assessment of lionfish, including general evaluation of biology and ecology and most possible strategies to assist management efforts to mitigate impacts and even approaches for preventing future invasion, representing useful resources for future efforts (see Morris *et al.* 2012; Gómez Lozano *et al.* 2013).

In Jamaica, from 2010 to 2014, the National Lionfish Project was led by UWI, through the Global Environment Facility's Regional Project "*Mitigating the Threat of Invasive Alien Species in the Insular Caribbean (MTIASIC)*", supported by Centre for Bioscience International (CABI), and nationally executed by the National Environment and Planning Agency (NEPA). The University of the West Indies (Mona) was the Project Lead for the Lionfish Project through the Marine Invasive Species Lab at the Discovery Bay Marine Laboratory and Field Station. Under the project, was Training Course on the Management and Control of Lionfish was provided (see report by Chin 2013) to build capacity and improve management efforts in Jamaica.

### 3.2.4 METHODOLOGY

#### 3.2.4.1 SITE LOCATION AND DESCRIPTION

To address all the research questions mentioned, three locations were chosen around Jamaica based on accessibility to dive sites, availability of personnel and lionfish removal activity: two in the north coast of Jamaica, Portland and Montego Bay and one in western Jamaica, Negril (Fig. 1). In each location, three sites were chosen and surveyed (survey sites). The primary criteria for selecting the survey sites included similar physical and ecological conditions that experience spear, line and pot fishing. The sites feature fringing coral reef systems dominated by sponges, fleshy macroalgae and soft corals, rock and coral substrate sheltered from currents all of which are highly propitious to lionfish establishment. All survey sites presented evidence of a phase-shift to macroalgae, such as abundance and richness of macroalgae, dead and diseased corals and rubble. During the day, few macrofauna were observed, but during the night, big crustaceans, elasmobranchs and eels were observed actively feeding.

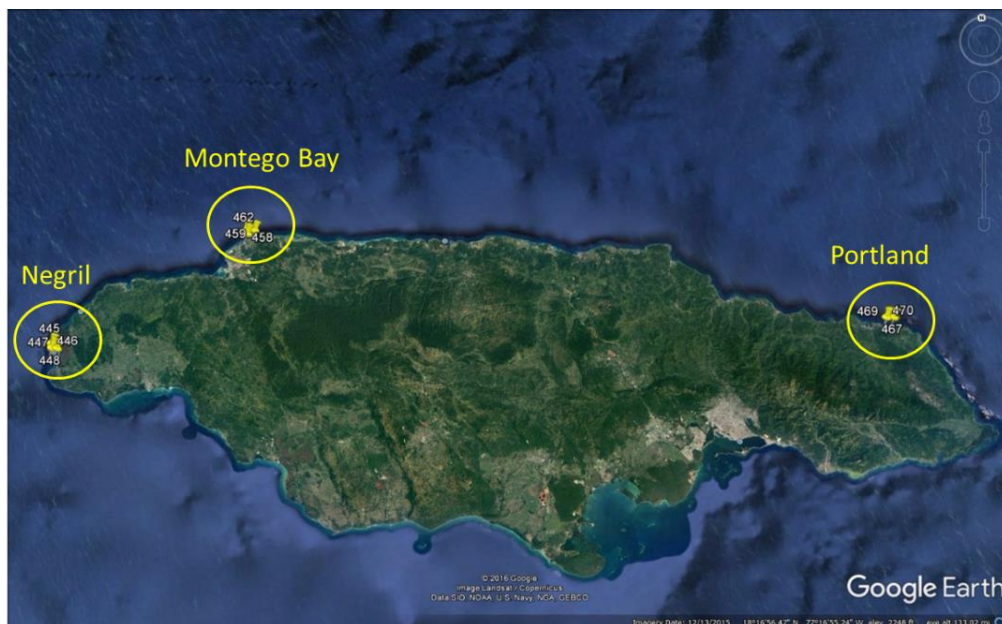


Figure 1. Satellite image of Jamaica indicating the three locations [Google Earth, edited].

## PORTLAND

Portland is a parish located in the north-eastern part of Jamaica. Survey sites: Coral Nursery South, Coral Nursery East and Turtle Crawl; characterized by buttress zone, reef to the east and sand patches to the west (Fig. 2). The sites presented relatively high coral diversity and growth creating sharp elevation and separated by sand filled channels where a nurse shark, *Ginglymostoma cirratum*, was noted actively hunting. Coral Nursery East and South presented high coral diversity but fewer crevices and over hangs compared to Turtle Crawl. The areas surveyed are within the East Portland Special Fishery Conservation Area established in 2016.



**Figure 2.** Satellite image of Portland indicating the three survey sites [Google Earth, edited].



## NEGRIL

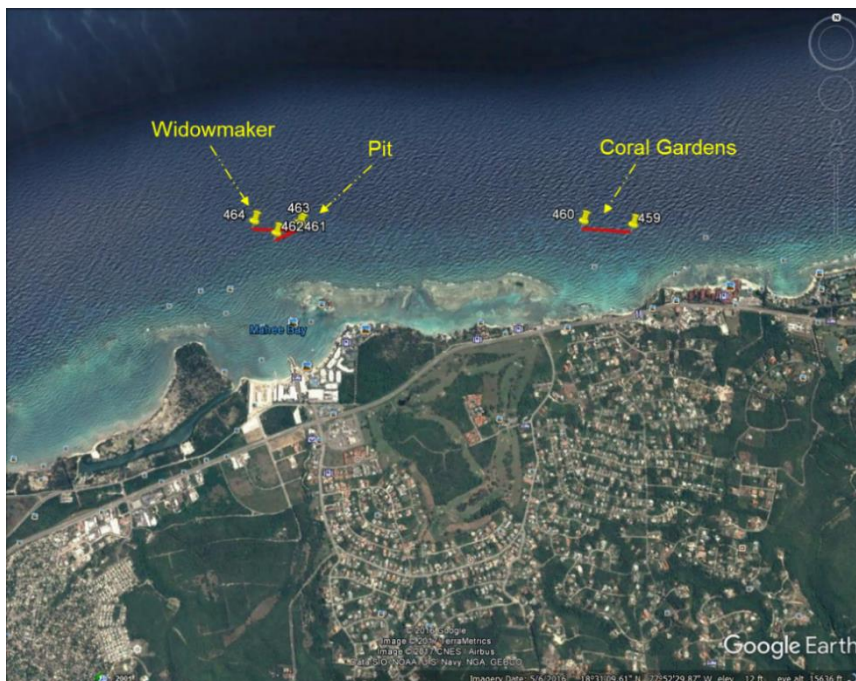
Negril, 18°27'58.17"N 77°24'29.32"W, is situated on the north coast of Jamaica in the parish of St. Ann. Survey sites: Hunt, Shark Reef and Site 3 (Fig. 3). Hunt survey was done on the reef presenting many crevices. Shark Reef presented small and deep caves and presence of *G. cirratum* was noted. Site 3 presented extensive caves with big sponges and soft corals with high density of trumpetfish, *Aulostomus maculatus*, under over hangs.



**Figure 3.** Satellite image of Negril indicating the three survey sites [Google Earth, edited].

## MONTEGO BAY

Montego Bay, 18°47'62.23"N 77°89'38.89"W, is the capital of the St. James parish. It is an open bay, approximately 2 km wide and 1.5 km long at its entrance, about 50–100 m deep and surrounded by urban and industrial developments, including an oil storage facility (Jaffe *et al.* 2003). Survey sites: Pit, Coral Gardens and Widowmaker (Fig. 4). Reefs at Pit and Coral Gardens presented several crevices and relatively high coral cover. Widowmaker survey was conducted along extensive walls with a high relief and topographical complexity, forming deep caves and channels, dominated by big sponges and soft corals and where unusual high fish densities were noticed with big shoals of creole wrasse, *Clepticus parrae*.



**Figure 4.** Satellite image of Montego Bay indicating the three survey sites. [Google Earth, edited].

### **3.2.4.2 DATA COLLECTION**

Underwater visual census using SCUBA was conducted at the survey sites, accessed by boat (Fig. 5), using one set of methods from February to April. One day and one night dive at each survey site provided the data for this study. As the sites surveyed are subjected to continuous removal by lionfish hunters, replicate surveys at the same site would implicate possible removal of lionfish, resulting in underestimation of counts for the next dive. The day dives were carried out between 8AM and 11AM, while night dives were carried out between 7PM and 9PM. The sites surveyed were georeferenced during the day dive in order to survey the same area at night. Three SCUBA divers conducted a detailed survey on the reef along a 9 m wide belt (3 m per diver), searching for exposed lionfish and thoroughly searching under crevices for hidden lionfish. All dives were limited to 30 minutes due to dive safety reasons and consistency of surveys, totalled 540 minutes of underwater observations, 270 minutes for each period. Underwater photography and removal techniques were used to a limited extent, but no individuals were collected for analyses purposes and no laboratory work was done for this project. Lionfish removal was not pertinent for the day dive at each site due to time constraint and to ensure the same density would be observed at night, otherwise lionfish density at night would be consequently lower than during the day when lionfish were removed. This study was restricted to 25 m maximum depth contour and depth was monitored through a depth gauge or dive computer, ranging from 10 m to 30 m among the sites. The position on the reef and behaviour were observed first, to avoid disturbance, then the total length was estimated using the 5 cm graduations on the T-bar (Fig. 6). Position on the reef was considered as either exposed (easily seen) or hidden (difficult to see), and behaviour was considered only among the exposed: hunting or resting. Aggregations were also noted. A pre-formatted PVC slate was used to record data underwater (Fig. 7).



**Figure 5.** Vessel used for transport to survey sites in Negril. Photo Credit: Isabella Simões.



**Figure 6.** Equipment used during underwater surveys. Photo Credit: Isabella Simões.

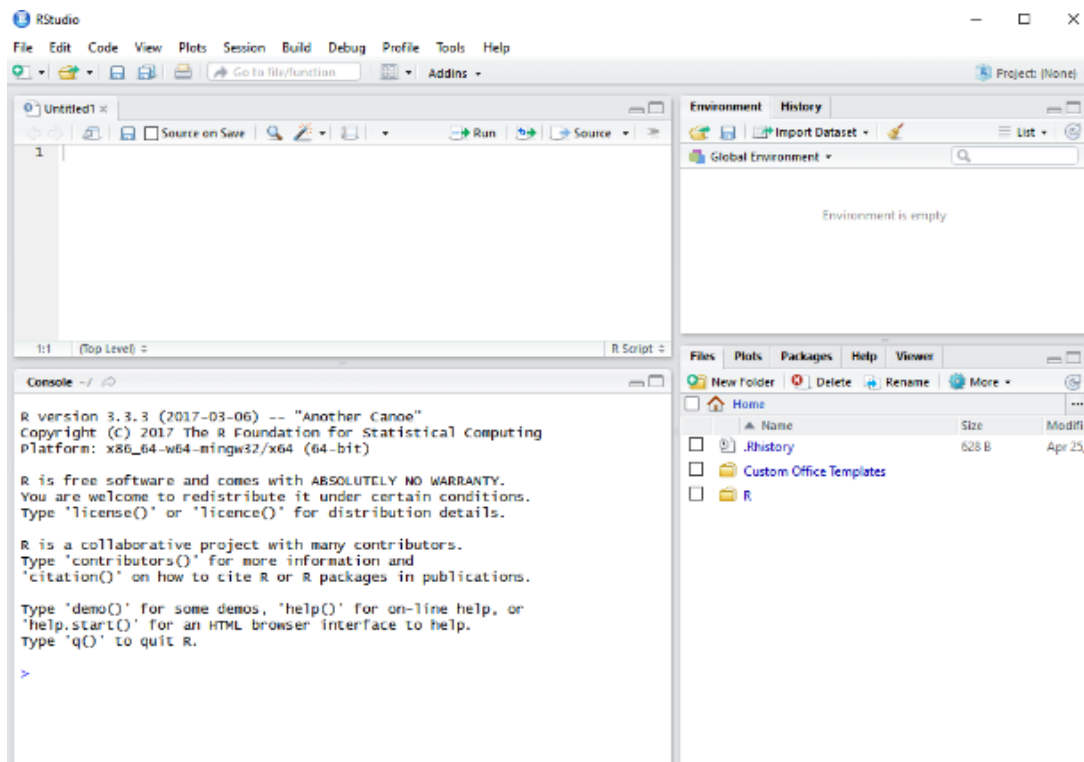


**Figure 7.** Diver taking notes underwater during a survey in Portland. Photo Credit: Dayne Buddo.



### 3.2.4.3 DATA ANALYSIS

The survey data were entered into Excel and further analyses were conducted. The density for each site was calculated. Graphs and tables were plotted directly in Excel sheets and reported with standard error. Total mean length was recorded with standard deviation based on the sample. Statistical tests were conducted in R 3.3.3 statistical software (R core team 2017), using 95% confidence level. T-test was carried out to determine significant variation between periods of the density (Ho1) and of the length distribution (Ho2). Pearson's Chi-squared test evaluate how likely an observed difference between the sets arose by chance. Therefore, it was undertaken, with Yates' continuity correction, to determine relationship between period with position (Ho3), behaviour (Ho4) and aggregation (Ho5).

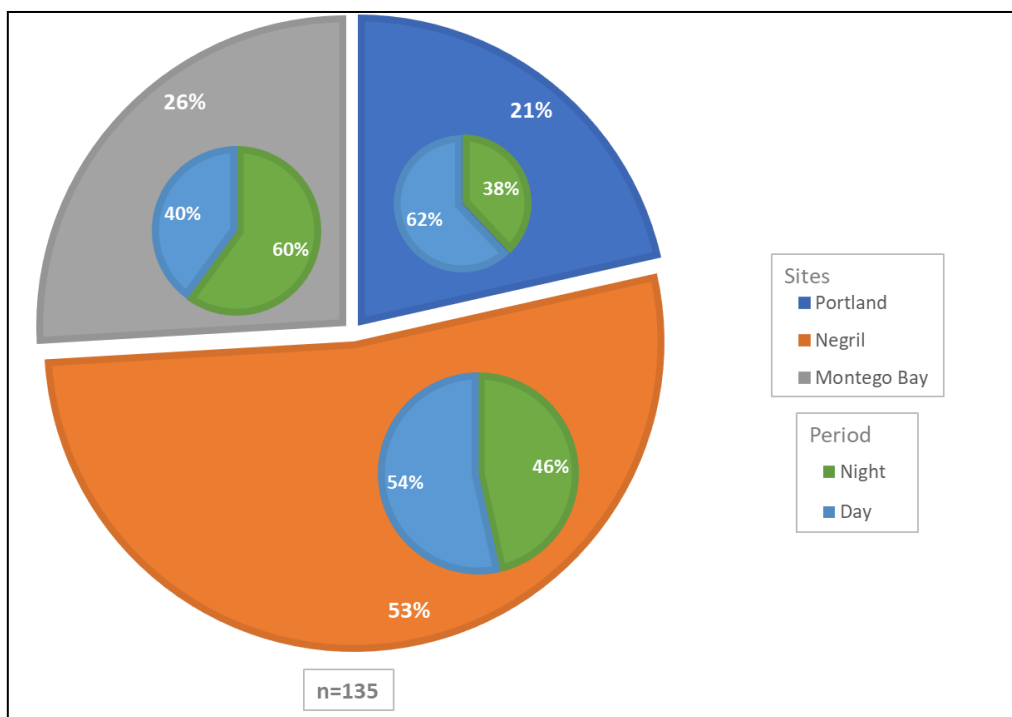


**Figure 8.** Layout image of R Studio, a user interface for R Software.

### 3.2.5 RESULTS

#### Lionfish observations and density

Lionfish were observed at all survey sites, but absent at Widowmaker during the day. In total, 135 lionfish (*P. volitans*) were detected, 70 during the day and 65 during the night. The highest total number was observed at Negril (53%), followed by Montego Bay (26%) and lowest at Portland (21%) (Fig. 9). In Montego Bay, more lionfish were found during night (60%) than during the day (40%). In Portland, more lionfish were found during night (60%) than during the day (40%). In Portland, more lionfish were found during the day (62%) than during the night (38%). In Negril, the difference was smaller, with 54% found during the day and 46% at night. Among the survey sites, Hunt and Site 3 presented the highest number both with 19% of observations, followed by Pit with 15% of observations. Lowest at Widowmaker with 4% of observations, followed by Coral Nursery South with 5% of observations.



**Figure 9.** Percentage of Lionfish observations by locations and by period.

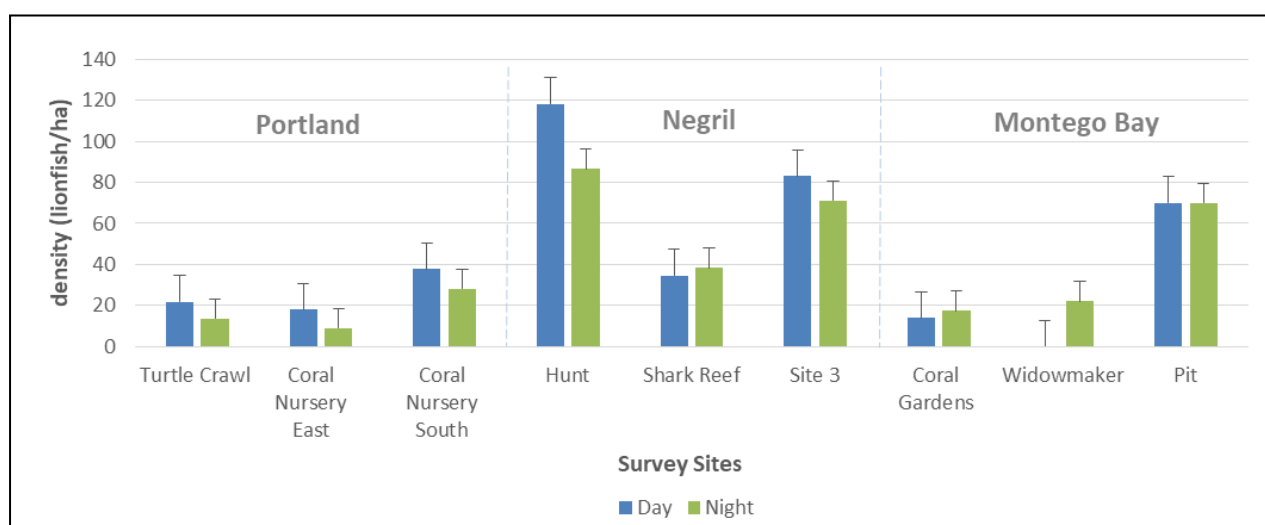
Lionfish density during the day ranged from 0 to 118.2 lionfish/ha, while at night ranged from 9 to 86.7 lionfish/ha (Table 1). For most sites (56%) density was higher during the day and just at 33% of the sites lionfish density was higher at night (Shark Reef, Coral Gardens, Widowmaker), while at 11% of sites density was the same for both periods. Over the day surveys, lionfish densities were highest at Hunt

(118.2 lionfish/ha) followed by Site 3 (83.1 lionfish/ha). Was absent at Widowmaker and lowest at Coral Gardens (14.1 lionfish/ha). Over the night surveys, lionfish densities were also highest at Hunt (86.7 lionfish/ha) and also followed by Site 3 (71.2 lionfish/ha). Lowest at Coral Nursery East (9.0 lionfish/ha) and Turtle Crawl (13.7 lionfish/ha), both in Portland.

**Table 1.** Lionfish densities (lionfish/ha) by location and period.

Survey site	Data	Site coordinates		Area (ha)	Density (lionfish/ha)	
		Latitude	Longitude		Day	Night
Turtle Crawl	22-Feb	18°18'14"N	76°41'04"W	0.3663	21.8	13.7
Coral Nursery East	23-Feb	18°17'97"N	76°39'35"W	0.3321	18.1	9.0
Coral Nursery South	24-Feb	18°17'83"N	76°39'67"W	0.1062	37.7	28.2
Hunt	22-Mar	18°18'89.5"N	78°21'78.7"W	0.1269	118.2	86.7
Shark Reef	23-Mar	18°19'13.1"N	78°21'68.3"W	0.259929	34.6	38.5
Site 3	24-Mar	18°18'48.5"N	78°21'71.4"W	0.168426	83.1	71.2
Coral Gardens	19-Apr	18°31'58.7"N	77°51'97.8"W	0.284562	14.1	17.6
Widowmaker	20-Apr	18°31'55.8"N	77°53'18.6"W	0.2709	0.0	22.1
Pit	21-Apr	18°31'51.8"N	77°53'10.3"W	0.143127	69.9	69.9

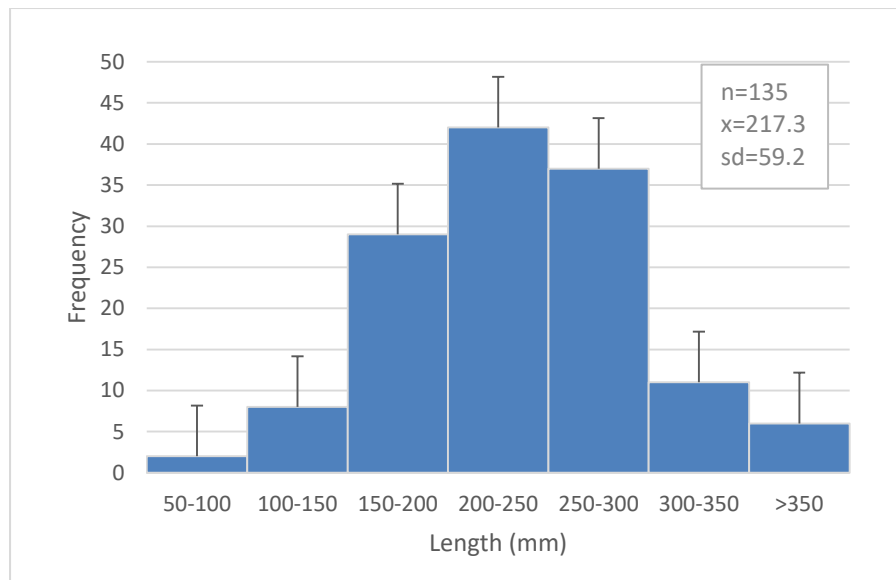
As seen in Figure 10, over both periods the two highest densities occurred in Negril and the two lowest in Montego Bay for the day survey and in Portland for the night surveys. The mean density was not significantly different between the two periods (Ho1, Welch two sample t-test:  $t(2.1199)=0.2809$ ,  $p = 0.7826$ ). The mean density was highest during the day ( $44.16\pm 38.45$  lionfish/ha) and lowest at night ( $39.65\pm 28.86$  lionfish/ha).



**Figure 10.** Lionfish density at each period by survey sites.

## Length Distribution

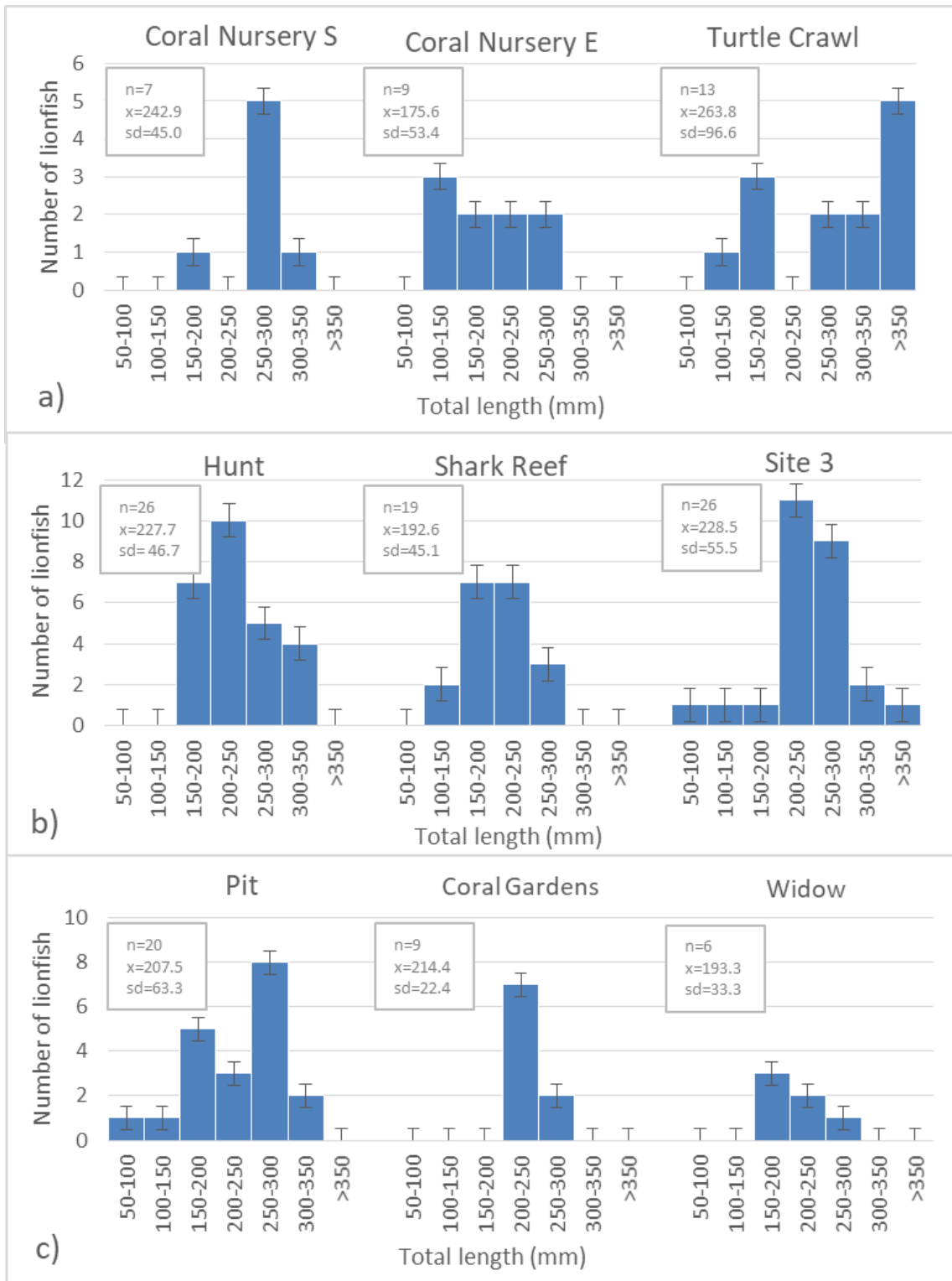
Of 135 lionfish measured, total length ranged from 70 mm to 380 mm. Mean total length ( $\pm$ SD) across all sites was  $217.3\pm 59.2$  mm, with most of the specimens within the range of 150 and 300 mm, only a few smaller than 150 mm or larger than 300 mm (Fig. 11).



**Figure 11.** Length-Frequency of lionfish across all sites during both periods. \*Note length class represents [lower-upper[, meaning it includes the lower value and excludes the upper value

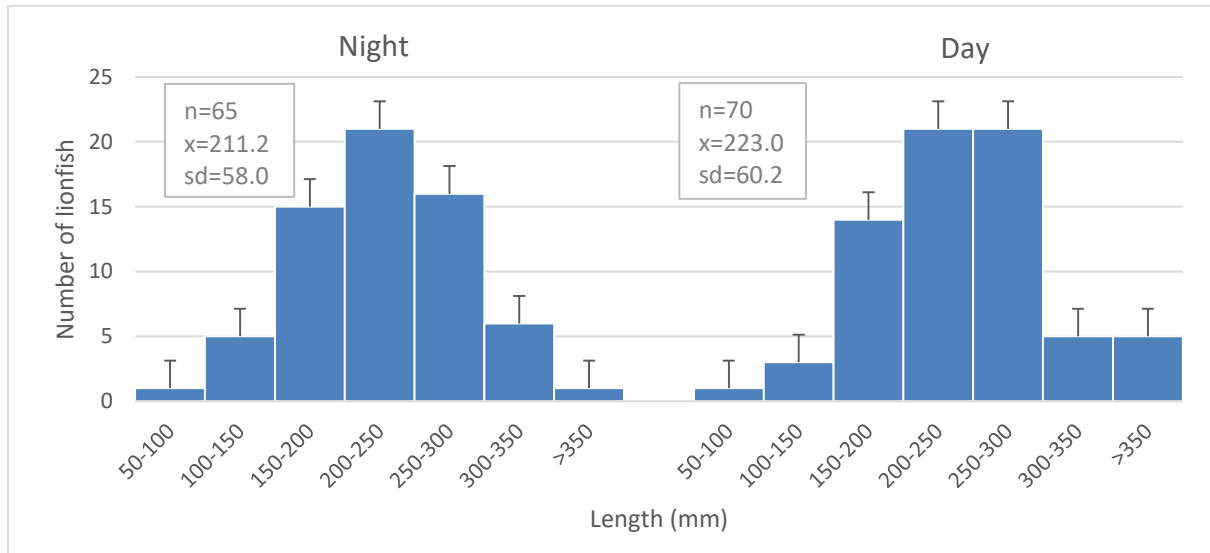
Individual survey site mean total length ranged from  $175.6\pm 53.4$  mm to  $263.8\pm 96.6$  mm (Fig. 12). Mean total length was significantly different across the nine survey sites within the locations (ANOVA:  $\alpha = 0.05$ ;  $F(2.0126) = 2.7305$ ;  $p = 0.0082$ ). The mean total length was highest at Turtle Crawl ( $263.8\pm 96.6$  mm) and lowest at Coral Nursery East ( $175.6\pm 53.4$  mm). The three survey sites of Negril and Coral Gardens showed a peak at the 200-250 mm interval, while no or few individuals of this range were found at the other sites. Coral Nursery S and Pit showed a peak at the 250-300 mm interval, some at Site 3 and few individuals of this range were found at the other sites. Mean total length of Pit showed highest spread of value ( $sd=96.6$ ), while Coral Gardens showed the lower ( $sd=22.4$ ). Turtle Crawl presented higher number of larger (>350 mm) individuals than the other sites, while Site 3 and Pit presented some smaller individuals (<150).





**Figure 12.** Length-Frequency of lionfish by survey sites grouped by location a) Portland b) Negril and c) Montego Bay.

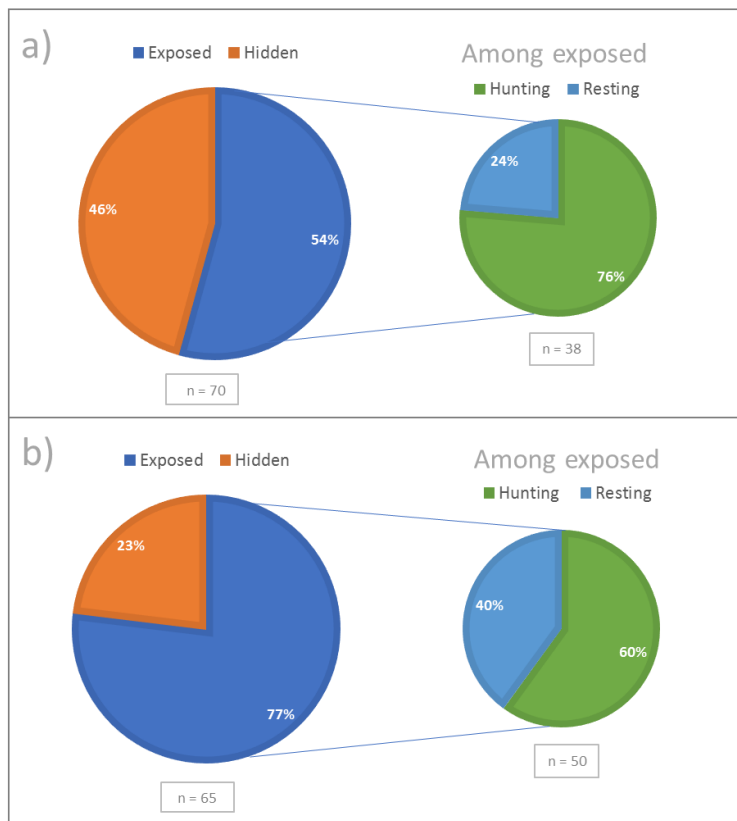
Total length ranged from 70 to 350 mm at night and 80 to 380 mm during the day (Fig. 13). It was highest during the day ( $223.0 \pm 60.2$  mm) and lowest at night ( $211.2 \pm 58.0$  mm), but the mean length was not significantly different between the two periods (Ho2, t-test:  $\alpha = 0.05$ ;  $t(1.9779) = 1.1553$ ;  $p = 0.2494$ ).



**Figure 13.** Length-Frequency of Lionfish across all sites by period.

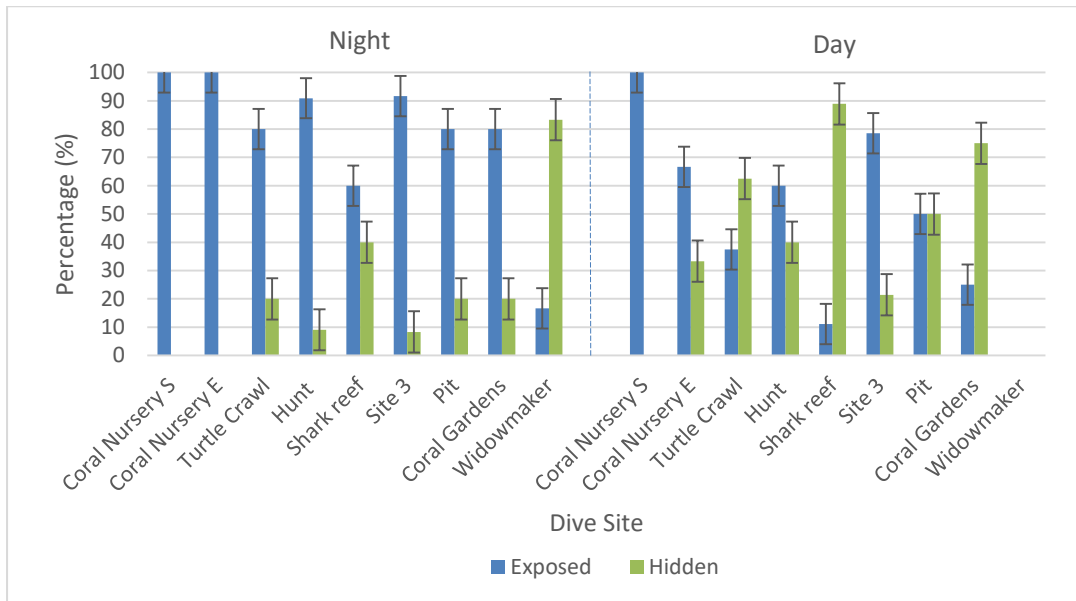
### Lionfish position, behavior and aggregation

At night, most lionfish were exposed (77%), while during the day 54% were exposed and the remaining were hidden, indicating the ratio of hidden:exposed lionfish: day ratio was 1:1.2 (mixed trend) and night was 1:3.3 (Fig. 14). The lionfish position was associated with period (Ho3, Pearson's Chi-squared test: X-squared = 6.6457,  $p$ -value = 0.0099). Most lionfish among the exposed ones were hunting on both periods, 76% during the day and 60% at night. Behaviour among the exposed (hunting or resting) was not associated with period (Ho4, Pearson's Chi-squared test: X-squared = 1.9153,  $p$ -value = 0.1664).



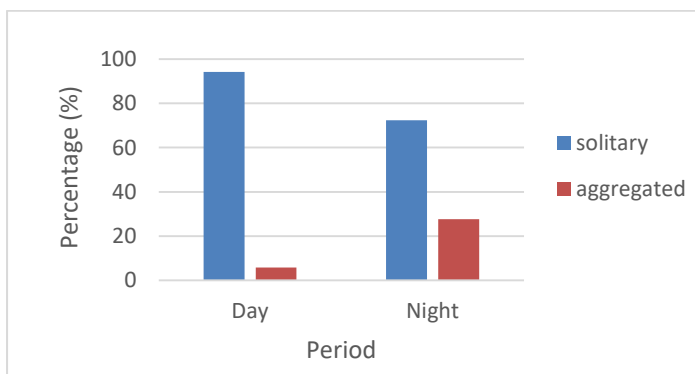
**Figure 14.** Percentage of lionfish position on the reef and behaviour among exposed by period a) day b) night.

The ratio hidden:exposed was smaller at night than during the day for most of the survey sites. Exposed was the dominant position at 88% (or 8 out of 9) of the sites during night dives; and only at 44% (or 4 out of 9) of the sites during the day. All observed lionfish during both periods at Coral Nursery S and on the night dive at Coral Nursery E were exposed. Furthermore, Site 3 had 92% of lionfish exposed at night (a ratio of 1:11) and Hunt had 91% (ratio of 1:10). Hidden was the dominant position only at Widowmaker during the night and at three survey sites during the day (Fig. 15). At night, the lowest ratio was 1:11 (Hunt), and the highest was 1:0.2 (Widowmaker), with 78% of the sites (7 out of 9) examined with ratio lower than 1:3.



**Figure 15.** Percentage of lionfish hidden or exposed across the survey sites by period.

Aggregations were observed in several dives and included 2 to 3 individuals (Fig. 16). During the day, only 3% of all lionfish were observed aggregated against 31% of the lionfish at night. There was a significant relationship between aggregation and periods (Ho5, Pearson's Chi-squared test: X-squared = 10.378, p-value = 0.0012).



**Figure 16.** Percentage of lionfish aggregated or solitary from all survey sites by period.

The statistical analyses carried out are presented in Table 2 for means of reference.

**Table 2.** Summary of statistical tests ( $\alpha$  value = 0.05).

Hypothesis	Comparison	Test	T/X-square	p value	Conclusion
Ho1	Density – Period	t-test	0.2809	0.7826	Accept
Ho2	Length – Period	t-test	1.1553	0.2494	Accept
Ho3	Position – Period	Chi-square	6.6457	0.0099	Reject
Ho4	Behaviour - Period	Chi-square	1.9153	0.1664	Accept
Ho5	Aggregation - Period	Chi-square	10.378	0.0012	Reject

### 3.2.6 DISCUSSION

Considering predation rates and activity levels reported as significantly higher during low-light crepuscular period Green, Akins, and Côté (2011), it seems to be relevant to determine an optimal time for lionfish removal efforts as well. While occurrences and densities studies have been reasonably well documented at various sites, this study assess lionfish occurrence considering period of the day and previously undocumented feature: position on reef.

#### Lionfish observations and density

Overall, the results presented in this study show that lionfish densities do not differ significantly between periods ( $p > 0.05$ ). Therefore, the mean day density and the mean night density across the nine survey sites were similar (~40 lionfish/ha). For most sites, density was higher during the day and this may be due to sight limitations during a night dive, as sight is limited to where the flashlight light can reach, making it hard to detect exposed lionfish from far and thus making underestimation of lionfish numbers at night more likely than during daylight hours. Differences of densities between the survey sites may also be due to extrinsic factors such as habitat complexity.

The mean day density of 44.16 lionfish/ha was used for comparisons as other surveys for other localities were also made during daylight hours. The mean density across the sites was over 8.9 times less than those reported by Green and Côté (2009) in New Province, Bahamas (393.3 ha<sup>-1</sup>); half the density reported by Sandel *et al.* (2015) for Southern Costa Rica (92 ha<sup>-1</sup>); and 1.8 times less than reported for the native range of ~80 ha<sup>-1</sup> (Fishelson 1997 – estimated and cited by Green and Côté (2009). Was around 1.7 times higher than found by Agudo and Klein Salas (2014) in Venezuelan Coast (25.8 ha<sup>-1</sup>); and to those from the most recent surveys in native reefs from Kenya (25.1 ha<sup>-1</sup>), considering only *P. miles*, reported by Darling *et al.* (2011). Was also over 2 times higher than off the coast of North Carolina, USA (21.2 ha<sup>-1</sup>) reported by Whitfield *et al.* (2007) and 1.4 higher than the mean density (31.12 ha<sup>-1</sup>) fund in Discovery Bay, Jamaica over 26 months (Chin, Aiken, and Buddo 2016).

Considering densities of each survey site, several of them were similar to those mean densities reported by Chin, Aiken, and Buddo (2016): Coral Nursery South to Pear Tree Bottom (~40 ha<sup>-1</sup>); Turtle Crawl to Dairy Bull (~20 ha<sup>-1</sup>); and Shark Reef to Skeggy Reef (~30 ha<sup>-1</sup>). The highest density reported in the presented study, Hunt (118.2 ha<sup>-1</sup>), was over 3.3 times less than those recorded in New Providence, Bahamas by Green and Côté (2009), >390 ha<sup>-1</sup>; and 1.5 times higher than reported for the native range, ~80 ha<sup>-1</sup> (Fishelson 1997 – estimated and cited by Green and Côté (2009)). Hunt density was also 4.7 times higher than those from the most recent surveys in native reefs off Kenya ~25 ha<sup>-1</sup> (considering only *P. miles*) reported by Darling *et al.* (2011), but comparable to the density found in the Bahamas in 2009 (>100 ha<sup>-1</sup>) also reported by Darling *et al.* (2011).

### **Length Distribution**

Overall, the peak of the length distribution was similar to Fogg *et al.* (2013) peak, with most individuals falling within the 200-250 mm and normally distributed. But there were many differences in length distribution across the survey sites and most are highly skewed (small sample size may have influenced normal distribution). The mean total length was significantly different across the survey sites ( $p < 0.05$ ). The mean total length was higher at Turtle Crawl. This higher frequency of larger individuals (>350) have implications on ecology, as larger lionfish consume more.

The largest lionfish, *P. volitans*, observed (380 mm) was the same to the maximum length reported from their native range (Schultz 1986), similar in size to largest individuals collected in Gulf of Mexico (Fogg *et al.* 2013; Aguilar-Perera *et al.*, 2013), smaller than lionfish collected from Discovery Bay, Jamaica (Chin, Aiken, and Buddo 2016) and from the US east coast (Whitfield *et al.* 2007; Barbour *et al.* 2011). This individual was also smaller than the maximum recorded in the Caribbean of 490 mm (Morris and Akins 2009). As already known, biological invaders may grow larger in their non-native range, indicating that lionfish growth in invaded areas may not be resource limited (Elton 1958).

Site 3 and Pit presented some smaller individuals (<150 mm), possibly indicating reproduction has occurred. The spread of values did not vary much among the two periods, however the spread was highest at Turtle Crawl, where several 100 mm individuals were presented but most were >300 mm). Few lionfish of 200-250

mm at most survey sites may be due to recent removal efforts that are efficient in removing this size, and in contrast, a peak at this length interval (Negril and Coral Gardens) at 250-300 mm interval (Coral Nursery S and Pit) may indicate need for removal efforts at the survey sites, which could most likely detect and remove them, based on size vulnerability. The rare occasions where small lionfish were detected, resulted either from sampling bias as smaller specimens could have been less detectable on reefs (Barbour *et al.* 2011) as there is little power of detecting individuals of small sizes, specially at more complex habitats (Green *et al.* 2013), or other parameters, such as low reproduction rates or dispersion at different locations. However, it is unlikely that observation bias is the cause, as the methodology used was an active search to minimize bias, thus dispersion at different locations might be a more plausible explanation. Juveniles occur in different depths or habitats, they tend to occur in shallower areas (Claydon *et al.* 2010; Barbour *et al.* 2010) or mangroves where they possibly use as nursery area (Barbour *et al.* 2010). Still, the occurrence of juveniles strongly suggests that introduced lionfish are reproducing, along with observation of aggregations. Although small individuals are less likely to be spotted and less favoured by spearfishermen (difficult to spear), it should not be neglected because removal efforts could be substantially more effective by targeting juveniles as well as adults, as concluded through model by Morris, Shertzer, and Rice (2010).

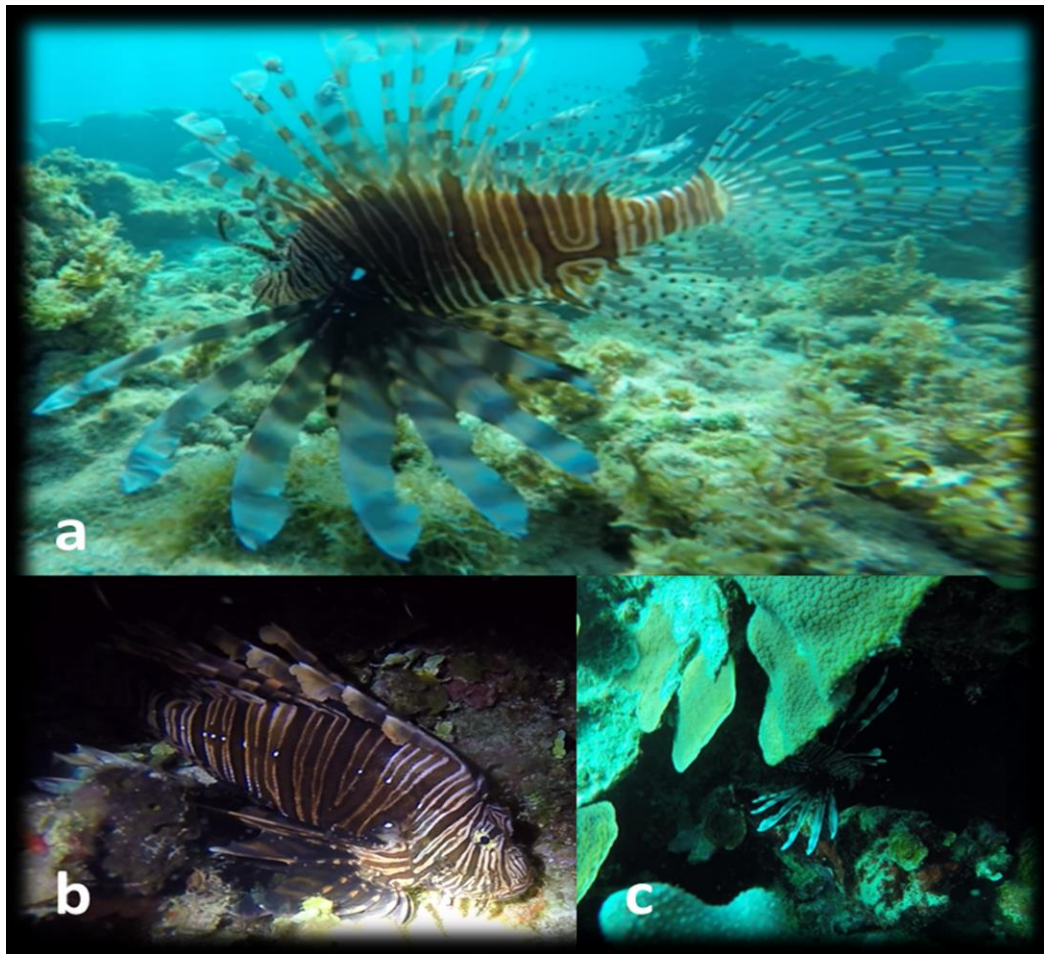
Both bell-shape graphs shown in Figure 13 indicate normal distribution for both day and night, as expected for larger sample size than when separated by sites. The mean length was not significantly different between the two periods ( $p>0.05$ ). It was highest during the day and lowest at night and had a similar spread of values. The same considerations made before, regarding possible sampling bias when detecting small individuals may apply. Because there is possibly a lower removal efficacy of juvenile lionfish by divers, due to lower detectability or spear success, underestimation of abundance and of impact are possibly the case. Juvenile lionfish are an understudied life stage (South *et al.* 2017), thus more attention to early life stages should be given.

### **Lionfish position, behavior and aggregation**

As mentioned, the results presented in this study show that lionfish density do not significantly differ between periods ( $p>0.05$ ), however, the probability of spotting lionfish does not depend only on the abundance of lionfish. Chi-square test showed that position is dependent on period of the day ( $p<0.05$ ). The overall ratio hidden: exposed lionfish of 1:3.3 at night against 1:1.2 during the day (similar to Chin, Aiken, and Buddo 2016) indicates higher chance of successfully observing lionfish at night (increased detectability), considering exposed lionfish are more easily seen. The findings suggest a confirmative answer to the main question of this study: "Are lionfish are more likely to be seen at night, where most of them are exposed?" At night the lowest ratio was impressively small (1:11), indicating observation at specific sites, such as Hunt and Site 3, have even higher chances at night. Most significantly, given that 78% of the sites (7 out of 9) examined have a ratio lower than 1:3 at night, the results suggest that a significant portion of the reefs in Jamaica, and potentially in the Caribbean, may present a need for change in efforts. Fishing pressure, presence of humans or natural predators and prey could possibly influence on the position of the fish.

Behaviour among the exposed (hunting or resting) was not significantly associated with period ( $p>0.05$ ), therefore observation of lionfish either hunting or resting occurs by chance. Most lionfish among the exposed ones were hunting on both periods, 76% during the day and 60% at night, suggesting a mixed trend where lionfish appears to be actively hunting during both periods, which differs from Green, Akins, and Côté (2011), but higher sample size and better behaviour examination might change this, indicating the need for further investigation. It is important to notice that the term "exposed" lionfish should be used with caution, considering that exposed lionfish might be taken as synonym of hunting (pectoral fins flared and held perpendicular to their body, Fig. 17a), but might also be resting (pectoral fins contracted and pelvic usually touching the substrate, Fig. 17b). In contrast, the hidden position (Fig. 17c) is more likely to miss (not detect), thus less favoured by lionfish hunters.





**Figure 17.** Lionfish, *Pterois volitans*, observed during surveys a) Exposed and in hunting mode b) Exposed and resting c) Hiding. Photo Credits: Isabella Simões.

Regarding aggregation, most were observed at night, groups of only 2 to 3 individuals, differing from the patterns of big aggregations reported in the Bahamas Green and Côté (2009). Lionfish are solitary, but observed in groups of 3 to 8 during the initial stages of courtship (Fishelson 1975), thus these multiple observations may indicate reproductive activities, along with the presence of juveniles. Site 3, for example, presented most aggregations of 3 lionfish in addition to small individuals (<200mm). Chi-square test showed that aggregation is dependent on period of the day ( $p < 0.05$ ) and as aggregations indicate reproductive activities, these findings are consistent with Fishelson (1975) conclusion that lionfish courtship happens at night.

We would sometimes identify specific crevices or overhangs at night where lionfish were spotted during the day, but no lionfish would be present, enforcing the idea that they go out to hunt at night. Widowmaker represented the only survey site where hidden was the dominant position at night (ratio of 1:0.2), but, again, the high

topographical complexity may explain this, but in the opposite way. When searching at night under same crevices where no lionfish were found during the day, some were observed and most of those were considered hidden, however, prey was probably available at those caves, thus feeding would possibly take place there instead of travelling further to hunt, considering lionfish show high site fidelity (Jud and Layman 2012). In addition, no lionfish was observed during the day, neither hidden nor exposed, either because lionfish were hiding at inaccessible deeper parts of caves and crevices or migrated to deeper or shallower parts of the reef where we did not assess. This supports the idea that they are more likely seen at night, in this case, even when considered hiding. In conclusion, sites with very high architectural complexity present challenges regarding lionfish removal because of decreased likelihood of detection by spear fishers (detectability). Therefore, different efforts and plans should be designed, i.e. searching thoroughly under crevices, instead of neglecting this kind of site because of the assumption that there are not many lionfish at this site. Following the same logic, Coral Nursery South and Coral Nursery East lionfish were mostly exposed at both periods possibly because of rugosity at these sites, which seemed lower, with few crevices or over hangs. In summary, position on the reef is possibly strongly associated with complexity, as it increases the areas for lionfish to shelter and be hidden from spear fisherman and may possibly define reefs with high architectural topography as important refuges, again, suggesting the need for specifically designed management plans of removal that consider likelihood of detection.

### **Considerations to future research**

Considering the time constraint and feasibility, the present project was a preliminary study and further investigation on the subject is recommended. Future assessment of the time of the day more likely to encounter lionfish should include all the major parameter mentioned, thus variables such as depth and rugosity should be included. More detailed studies on the level of activity of lionfish comparing day and night could include immediate catch and gut content analyses, including state of digestion, to examine the feeding activity over time and association with prey availability.

Although, complete eradication is unlikely due to quickly recovery (Barbour *et al.* 2011), depth and location limitations (de León *et al.* 2013) and added to the challenges mentioned in this report, some aspects could be strategically used in favour of control efforts. A combination of positive lionfish characteristics, such as high site fidelity (Jud and Layman 2012), increased activity level at night (Green, Akins, and Côté 2011), and increased chance of observation at night (according to these findings); as well as some socioeconomic aspects, such as increasing demand for lionfish meat, or even venom (see Sri Balasubashini *et al.* (2006) for promising application for cancer research), increased interest of fisherman for additional income as incentive to hunt and increasing interest of volunteers freedivers and SCUBA divers to hunt and undertake research may contribute substantially to removal efforts. In addition to public education and capacity building, future research to fill the gaps and better understand parameters involved in likelihood of observation and efficiency of catch to further facilitate and improve management efforts.

Habitat variation and position on the reef clearly have an influence on the likelihood of observations, thus should be quantified in future comparisons as well as incorporated into prediction models in order to design more representative control strategies. Geomorphic and structural complexity should be taken into consideration, such as spatial relief and rugosity, as reef habitats presenting deep caves and channels tend to shelter lionfish at places impossible to detect them. Therefore, assessing these aspects would be useful to indicating in which extent sites differed and to which degree each aspects influenced on detectability. Assessing the magnitude of the association between position and complexity should be considered as future research goal. Searching during the night, considering looking thoroughly under crevices may substantially increase chance of detecting lionfish than with same efforts during the day. Further research and surveys are warranted to detect the sites that need most attention. Likelihood of observations across time should be assessed in the future and incorporated into prediction of removal efficacy models.

As lionfish have been encountered hunting at the surface when in associated with shallow structures (pers. obs.) to a maximum depth of 112.4 m (Nuttall 2014) and reports of occurrences in other habitats (Claydon, Calosso, and Traiger 2012),

such as mangrove, where targeting would focus removals on the important juvenile stage, resulting on reduced predation stress on natives using the habitat as a nursery (Barbour *et al.* 2010) it might be relevant to consider removal in various locations when possible. Considering these factors, management efforts should be designed as site-specific and might benefit from targeted lionfish control efforts during night.

### **Direct Observation**

Direct observations may provide some sort of real-world validity (Aronson and Precht 2000), therefore, even with no experimental survey, observations are valuable. Observations during freediving at some dive sites in Montego Bay revealed hunting activities after sunset, both by adults and juveniles. Adults observed in the shallower zone in Portland indicate need for removal efforts at shallow depths as well. Night observation at Discovery Bay detected was actively feeding and the ones found during the day were all hiding, both at deeper and shallower depths. Small individuals seen in there may indicate recent reproduction and suggest removals needed to continue with the decline reported by Chin, Aiken, and Buddo (2016).

### **Costs**

Night diving implicates additional costs to the normal day dive budget. It was not possible to calculate the additional costs of the night dives done for the present study because the costs were the same as day dives, out of courtesy. Day dives cost includes boat trip, diving gear, tanks and staff payments. However, night diving is typically more expensive because of several additional costs or increased rates: staff member of the diving facility, boat captain additional hours and additional equipment such as flashlight. The additional price generally varies from \$40 to \$60.

### **Limitations and other considerations**

Surveys at Discovery bay were planned but were not possible due to weather conditions and thus the only dive was excluded from the data set. Lionfish are gonochoristic, thus gender could not be distinguished visually. Observer bias is a potential source of error and needs to be addressed in any study that relies on more than a single observer to collect data (Kramer 2003). For this project, some

contributors had considerable experience with lionfish observation associated to removal, while my lack of experience may have resulted in some variance and possible underestimation when experience hunters were not present. Also, although high activity levels and position might contribute to the observations at night, there is a sight/visual limitation during a night dive, as sight is limited to where the flashlight light can reach, making it hard to detect exposed lionfish from far and thus making underestimation of lionfish densities at night more likely than during daylight hours. However, experienced lionfish hunters, again, may detect lionfish from far more easily, minimizing this limitation.

One dive at each period might seem limiting, however more surveys at the same site would implicate possible removal of lionfish, as the areas surveys are subjected to continuous removal by lionfish hunters, resulting in underestimation of densities for the next dive. To avoid that, the sites were assessed within a small period of the day, with few hours of interval. The estimated of total length underwater using the T-Bar is highly reliable as it is possible to approach the lionfish very close. Lionfish observed during the day and night could possibly be the same, because they were not individually marked, however, doing so would be relevant as to compare behaviour patterns and position of the same individual between both periods.

### 3.2.7 CONCLUSION

The present findings provide some evidence for the dominance of exposed lionfish at night and suggest that this has major implications on the likelihood of observations, thus removal efficacy. Sighting of lionfish is not simply a function of lionfish density. Six major factors influence observation/detectability: 1) lionfish density 2) life stage and size 3) ecological conditions, such as prey availability 4) habitat variation (mangroves versus reef and also reef complexity) 5) diel patterns and 6) position on the reef. Note that they depended on several external parameters but also may be interdependent, adding to the complexity of the equation, i.e. level of activity and position is dependent on period of day, along with prey availability and habitat variation. Therefore, density estimates and removal efficacy may vary in response to variations of these parameters, considering they may be interrelated as well. Models that predict removal efficiency would be as much a function of position of lionfish on the reef as of recruitment, mortality and vulnerability. More specifically, the position parameter could be incorporated in the vulnerability parameter along with size vulnerability (see model by Barbour *et al.* (2011), but also considering that size vulnerability is associated with habitat variation, once detectability of lionfish of various sizes vary at different levels of rugosity as mentioned by Green *et al.* (2013). Barbour *et al.* (2011), already stated that vulnerability is probably dependent on habitat type, but in the present study it is suggested that in addition to habitat variation, levels of activity and position on reef also affect vulnerability. Also added to vulnerability parameter, the efficiency of capture (see Ali, Collins, and Peachey 2013) or CPUE – Catch per unit effort (see Frazer *et al.* 2012), as not all lionfish seen are successfully caught, should compromise the equation. Further day and night comparisons (such as this study) or across the day considering multiple periods would be highly valuable to as future research goal to better understand the magnitude of association between variables and the periods, such as position and complexity, quantifying the magnitude of association. Extensive datasets, from multiple reef habitat types (with a variety of rugosity index) and maybe various regions, considering tagging if possible, should be conducted to evaluate the vulnerability of lionfish to catch and quantify the contribution of each parameter and apply to prediction models. Facing all the variables, the efficacy of removal should be thoroughly planned to use the optimal strategies that could substantially reduce

lionfish population through removals, and to avoid ineffective programs and ensure money and time is used in the most effective way. In addition to prediction of removal efficiency, long-term studies adequately undertaken would be useful to rigorously assess benefits of removal efforts (Frazer *et al.* 2012). The required level of exploitation required to control lionfish populations (referred as recruitment overfishing) remains to be determined, and it is likely to be affected by all parameters suggested.

Although, one might consider several drawbacks of night diving, such as fear and costs, advantages of night diving may offset the limitations. The different experience of night diving, i.e. various animals are seen only at night, may be more appealing to recreational divers and may be used as incentive. Considering safe procedures, night removal may be undertaken at maximum safety and benefits. Complete eradication is unlikely to happen; however, day and night combination of long-term removal program might substantially contribute to control until nature finds a way to restore balance in the ecosystem.

Implementing night dives in management plans, added to day dives, is not simple task, especially considering some drawbacks. Evaluation of feasibility and cost-effectiveness should be done to determine where implementation of night removals would be possible and effective at specific sites. Further investigation that consider different times after sunset in a more detailed time scale might support the design of strategies. Identify factors that affect lionfish activity and create models for prediction of potential efficacy of lionfish removal programs at different periods are important and urgent goals for future research, ensuring the optimal efforts are made to minimize impact.

### **Comentários adicionais**

Na área nativa, peixe-leão vive uma discreta vida bem escondidos entre corais durante o dia e saem para caçar a noite (Fishelson 1997). Entretanto, Morris e Akins (2009) sugeriram que, em contraste com as regiões nativas, nas regiões invadidas, eles são predominantemente ativos durante o dia, mas as coletas foram limitadas apenas para o período da manhã. Para este último estudo, conteúdo estomacal revelou que a quantidade de presas durante a manhã foi maior e diminuiu

com o passar do dia, mesmo assim sugerindo alta atividade diurna. Outras pesquisas foram limitadas apenas ao período diurno (e.g. Green e Côté 2009; Lee, Buddo, e Aiken 2011; McTee e Grubich 2014; Chin, Aiken, e Buddo 2016), podendo ter levado a erros e subestimativas. Jud e Layman (2012) mencionaram que, apesar de ser verdade que o peixe-leão pode caçar durante a noite e retornar para a mesma área escondida para descanso durante o dia, defenderam que observações apenas diurnas foram suficientes para determinar uso de habitat a longo prazo (considerando justamente isso, que não parecem se movimentar muito longe e tem alto grau de fidelidade à área).

Apesar da esperada diferença entre o comportamento do peixe-leão na área nativa e na área invadida, Cure *et al.* (2012) confirmaram que os padrões de comportamento temporal e de atividade diárias de peixe-leão são similares nos Oceanos Pacífico e Atlântico, predominantemente crepusculares em ambos. O período do dia é o fator mais importante associado às variações de comportamento do peixe, seguido de profundidade e habitat (Cure *et al.* 2012). Caça durante período crepuscular é comum em piscívoros dos recifes de corais pois eles tem vantagens sobre a presa devido à baixa iluminação (Helfman 1986), maior disponibilidade de alimento, maior probabilidade de sucesso de captura e também menor risco de predação (Fishelson 1975). Alguns estudos (Green, Akins, e Côté 2011; Michael McCallister - *Florida Atlantic University's Harbor Branch Oceanographic Institute*, com. pess.) constataram maior atividade predatória em horário crepuscular, especialmente em juvenis. Pesquisa recente revelou que o comportamento de predação também depende da idade do indivíduo, de acordo com o período do dia e das variáveis ambientais, onde mais jovens caçam de noite (García-Rivas *et al.* 2018). Juvenis caçam predominantemente em regiões escuras e durante a noite, enquanto adultos são observados caçando durante o dia, pois peixes jovens e pequenos estão sujeitos a maior risco de predação durante o dia, bem como há maior disponibilidade de alimento para eles à noite.

Apesar de pouco numerosos, estudos que incluam comparação entre dia e noite existem, mas grande parte objetiva detectar diferenças nos padrões de caça, considerando que isto determina serem mais ativos em certos períodos. Entretanto, quando se trata de detectabilidade, nem sempre é preciso que eles estejam



caçando. Por exemplo, se o habitat tem alta complexidade estrutural com cavernas e fendas estreitas, mas extensas, o peixe pode estar caçando, mas não ser acessível ao observador. O oposto é verdadeiro, pode o indivíduo estar descansando e exposto, acessível aos nossos olhos, como reportado no estudo de caso *Lionfish Project*. Portanto detectabilidade dá-se em função do período do dia e variações estruturais do ambiente e, curiosamente, do posicionamento do animal no recife, que por sua vez pode ser influenciado por iluminação, pressão pesqueira, presença de mergulhadores ou predadores e presas.

O estudo de caso revelou que o peixe-leão estava ativo em ambos os períodos, entretanto, à noite dispõe de maior probabilidade de encontro, considerando que a maioria estava exposta, mesmo quando em descanso, bem como dispõe da maior probabilidade de encontrar juvenis. Devido a limitações logísticas, nenhum mergulho foi realizado depois das dez horas da noite, portanto o comportamento no período da madrugada ainda é desconhecido e também deveria ser acessado futuramente. Pesquisas já realizadas e esforços conservacionistas basearam-se em observações e remoções diurnas, que possivelmente subestimam tanto as populações quanto o impacto sobre os recifes. Pesquisas que envolvam todos os períodos do dia, precisam ser realizadas para melhor entendimento dos padrões de caça e hábito deste peixe.

### 3.3 CAPÍTULO 3 – IMPLICAÇÕES À PESQUISA E À CONSERVAÇÃO

Declínios da biodiversidade global estão sendo impulsionados por efeitos diretos e indiretos dos distúrbios antropogênicos. Enquanto alguns efeitos são claramente observados através da perda de habitat e declínios populacionais, os efeitos indiretos são mais sutis, incluindo comportamentos alterados e interações interespecíficas (Frey *et al.* 2017). No entanto, os efeitos indiretos da influência humana, mediada por interações entre espécies em comunidades mutáveis, residem na fronteira de nosso conhecimento das respostas da vida selvagem no Antropoceno.

As espécies enfrentam múltiplas ameaças, como mudanças climáticas, fragmentação e degradação de habitat, iluminação artificial, espécies invasoras, poluição e sobrepesca, que muitas vezes atuam em sinergia, alterando amplamente a temporização dos eventos biológicos das espécies, bem como sua distribuição, dinâmica trófica e funcionalidade do ecossistema, podendo levar a inúmeras extinções de espécies. Estas ameaças antrópicas, portanto, vêm alterando drasticamente como os organismos experienciam o tempo, portanto, a dinâmica temporal dos sistemas (Wolkovich *et al.* 2014). O tempo é um fator considerado pelos ecólogos como um denominador de diversas propriedades ecológicas, desde a fisiologia à ecologia de comunidades e pode moldar processos, interações ecológicas e estrutura das comunidades, como coexistência entre espécies e dinâmica predador-presa (Kronfeld-Schor e Dayan 2003; Wolkovich *et al.* 2014).

O grau em que fatores abióticos e bióticos, padrões temporais externos e interações interespecíficas, agem sobre os padrões de atividade e particionamento de nicho é questão primordial da área da ecologia e conservação (Wolkovich *et al.* 2014; Frey *et al.* 2017). Atividade antropológica impacta nos padrões de atividade, interações competitivas e predatórias por meio de alteração do particionamento de nicho temporal, alterando a estrutura e dinâmica de comunidades. Compreender como os nichos temporais das espécies são afetados pela suscetibilidade a fatores ambientais seria de grande valor para prever potenciais impactos das mudanças climáticas (e.g. aquecimento global) (Brodie *et al.* 2017; Bellard *et al.* 2012).

O tempo, juntamente com o espaço, representa um dos eixos fundamentais que moldam os sistemas ecológicos e estão intrinsecamente interligados (Delcourt, Delcourt, e Webb 1982). Apesar disso, apenas a ecologia espacial recebeu atenção, considerando áreas preservadas, reservas, corredores, hotspots (e.g. Cincotta, Wisniewski, e Engelman 2000), negligenciando em grande parte a importância dos outros aspectos (Bellard *et al.* 2012). No manejo pesqueiro por exemplo, o aspecto espacial é explícito, mas é importante entender o uso do habitat diurno e noturno e incorporar estas informações aos planos de manejo (Matheson *et al.* 2017).

Ecologia do particionamento temporal diário ainda é pouco conhecida (Carothers e Jaksić 1984; Kronfeld-Schor e Dayan 2003). Apesar de vasta literatura abordando o tempo, poucos estudos enfatizaram na ecologia e menos ainda na importância de acessar animais à noite. Mesmo os estudos já realizados não eram direcionados à significância ecológica e sim à fisiologia, bioquímica e molecular da persistência dos ritmos biológicos no comportamento animal, sendo o restante permanecendo como investigações secundárias. Entretanto, hoje se sabe a necessidade de considerar mudanças ao longo do tempo, particularmente porque, no contexto atual a mudança climática representa a maior ameaça, alterando a duração do dia e, assim, as estações, a fenologia e comportamento de muitos organismos (Wolkovich *et al.* 2014). Historicamente a perda de habitat e fragmentação tem sido considerada a principal causa da perda da biodiversidade e, de fato, há décadas vem sendo notada vasta modificação do espaço através de atividades humanas espacialmente e como estas afetam os sistemas biológicos, mas há pouco tempo, vem sendo notado como as atividades humanas também alteram a dinâmica temporal desses sistemas (Wolkovich *et al.* 2014; Dunbar, Korstjens, e Lehmann 2009). Portanto, a ascensão de uma nova área de pesquisa, a ecologia temporal, é recente e busca compreender como, quando e onde o tempo influencia os sistemas ecológicos e como as forças antropogênicas atuam sobre estes processos, assim, abordando as implicações à conservação. De especial importância tem-se a escala de tempo basal, uma vez que o particionamento do nicho temporal diário permite a diversidade local, regional e global, onde cada espécie apresenta diferentes percepções de tempo. Bellard *et al.* (2012) defendem que todas as abordagens atuais apresentam sérias deficiências e nos deixam com um mosaico de informações que não podem fornecer uma imagem coerente da

perda futura de biodiversidade. Os autores sugerem que a falta de vários mecanismos-chave nos modelos (de previsão) pode levar à subestimação significativa ou até à superestimação de riscos para a biodiversidade.

Uma perspectiva ampla da ecologia temporal ajuda a informar o impacto potencial de eventos extremos e a resistência e resiliência dos ecossistemas (e organismos) a esses eventos. Por exemplo, uma espécie ou ecossistema pode adaptar-se às mudanças a longo prazo, mas a alta frequência, impacto e combinação de eventos extremos podem alterar irreversivelmente as respostas dos organismos (Lavergne *et al.* 2010). Assim, as estratégias de conservação devem considerar como esses eventos podem afetar a resistência e a recuperação de ecossistemas para futuros eventos. Como por exemplo, na criação de áreas de conservação deve-se considerar como essas áreas podem ser afetadas futuramente, já que a distribuição das espécies está associada a mudanças climáticas. A consideração conjunta da dimensão espaço e tempo, ou seja, estruturar estas duas áreas em conjunto, seria particularmente aplicável à Biologia da conservação e potencialmente resolveria alguns debates atuais entre priorizar conservação de espécies para perda de habitat (espaço) e mudança no clima (tempo), identificando hora e lugar certo para oportunidades de conservação (Wolkovich *et al.* 2014; Frey *et al.* 2017). Estudos recentes evidenciam o potencial para rápidos avanços na área (Wang, Allen, e Wilmers 2015; Frey *et al.* 2017; Brodie *et al.* 2017).

A aplicabilidade de estudos que envolvam acesso noturno envolve melhor compreensão do uso de habitat e por consequência tomada de decisões de áreas protegidas adequadas e outras decisões de manejo (Baird, Hanson, e Dill 2005; Gillings, Fuller, e Sutherland 2005). Compreender tais diferenças é importante, porque o manejo da fauna silvestre é frequentemente baseado em levantamentos diurnos para identificar uso de habitats. No entanto, as diferenças entre as pressões de seleção diurnas e noturnas significam que as recomendações baseadas apenas em observações diurnas podem ser inadequadas para manejar uma espécie (Gillings, Fuller, and Sutherland 2005). Para a pesca por exemplo, é imprescindível o conhecimento do comportamento de animais noturnos e processos ecológicos pois isto influencia na vulnerabilidade dos peixes, considerando o uso de práticas

como pesca noturna e pesca profunda (Hammerschlag et al. 2017). Portanto, especialmente para estes ambientes, negligenciar levantamentos noturnos acarreta na falta de entendimento da ecologia, dinâmica populacional e funcionalidade do ecossistema, o que por consequência gera grandes impactos negativos no manejo pesqueiro (Hammerschlag et al. 2017). Há crescente evidências de que, na verdade, o período noturno seja o período mais relevante para a ecologia do ambiente aquático e que maior parte das interações tróficas acontecem durante a noite (Hopkins et al. 1996). Assim, como sugerido por Mccauley et al. (2012), investigações futuras devem incluir levantamento noturno a fim de compreender melhor os impactos da redução de predadores de topo devido a sobrepesca, por exemplo.

Além do ciclo diário determinado pela órbita e rotação do planeta Terra, há um tipo diferente de “noite” ou “escuridão” em locais que não são regulados pelos regimes normais, como os mares polares e oceano profundo, onde a duração da “noite” também se dá em função da profundidade. Isto reforça a necessidade de avanços tecnológicos que possam auxiliar a pesquisa em lugares escuros e profundos, onde o acesso é dificultado ou até impossível para humanos e até máquinas, possibilitando, assim, o estudo destes ambientes (ver Hammerschlag et al. 2017). Compreender particionamento temporal diário é necessário para entender o uso do habitat e o movimento em pequena escala, a fim de acessar vulnerabilidade a impactos, como iluminação artificial e urbanização para inclusão no manejo urbano e pesqueiro, por exemplo (ver Gaston et al. 2013; Duffy et al. 2012; Day et al. 2015).

## **Impactos no particionamento temporal de vertebrados**

### **Mudanças climáticas**

Diante da crise global de biodiversidade, os impactos das mudanças climáticas vêm se tornando a preocupação principal nos últimos anos. Sendo assim, previsão dos impactos da mudança climática faz-se essencial para alertar cientistas e tomadores de decisão a buscar o desenvolvimento de estratégias proativas (Bellard et al. 2012). Há uma necessidade urgente de revisar nossa compreensão

atual dos efeitos da mudança climática sobre a biodiversidade e nossa capacidade de projetar impactos futuros usando modelos (ver por Bellard *et al.* 2012).

Os efeitos das mudanças climáticas no futuro da biodiversidade são amplamente investigados. Existe, portanto, uma infinidade de respostas possíveis para as espécies lidarem com mudanças climáticas, mudando seu nicho climático ao longo de três eixos distintos mas não exclusivos: tempo (fenologia, por exemplo), espaço (extensão, por exemplo) e próprio (fisiologia, por exemplo) (Bellard *et al.* 2012). A não adaptação ao longo de um ou vários desses três eixos pode levar à extinção local ou global de espécies.

Para acompanhar as mudanças nos fatores abióticos que refletem as variações cíclicas ao longo do tempo, como a temperatura em um período diário ou anual, os indivíduos também podem responder às mudanças climáticas por meio de uma mudança no tempo (em uma base diária à sazonal). Mudanças fenológicas, isto é, mudanças na temporização dos eventos do ciclo de vida (e.g. floração, frutificação, migrações sazonais), podem auxiliar espécies a manter sincronia com fatores abióticos cíclicos (Bellard *et al.* 2012). No entanto, eles também podem ser disruptivos, aumentando a assincronia nos sistemas predador-presa e inseto-planta (Parmesan, 2006), o que pode levar à extinção de espécies. Trocas temporais podem também ocorrer em pequena escala temporal, com padrões de atividade ajustados nos ritmos diários de atividade ou comportamentos ajustados em duração para corresponder às mudanças nos custos devido a uma condição climática diferente (Bellard *et al.* 2012).

A sensibilidade à temperatura determina parcialmente o nicho de uma espécie. As condições abióticas sob as quais uma espécie pode persistir (seu nicho fundamental) podem ser mapeadas tanto no espaço quanto no tempo (Brodie *et al.* 2017). Avaliar como a mudança climática altera os nichos temporais (padrões de atividade diários, sazonais e anuais das espécies) é também importante (Brodie *et al.* 2017). Cientistas apenas começaram a descobrir como os animais passam seus dias, como as espécies dividem o tempo entre elas e como nossos impactos marcantes em paisagens, climas e comunidades bióticas alteram esses processos temporais (Frey *et al.* 2017). A fim de acessar as respostas e a vulnerabilidade de

espécies a tais mudanças, no que diz respeito ao particionamento temporal, a lacuna de observações noturnas precisa ser preenchida.

## **Estradas**

Além de causar fragmentação de habitats, separação das comunidades e alterar o meio físico, a implementação de estradas e rodovias impactam na fauna devido a alta incidência de atropelamentos, como principal causa de mortalidade de vertebrados (Forman e Alexander 1998; Bager *et al.* 2007). A incidência de atropelamentos varia em diferentes contextos ambientais e comportamentais, mas particularmente à noite pode ser maior, pois o farol dos carros pode causar confusão nos animais de hábito noturno (Hodson 1962). Considerando que maioria dos mamíferos de maior porte são predominantemente crepusculares e noturnos, são os mais vulneráveis. Em geral, aves são mais ativas logo no período da manhã, quando o tráfego começa a aumentar, tornando-se assim mais vulneráveis aos atropelamentos (Slater 2002). Ou mesmo para uma ave noturna, como a coruja buraqueira (*Athene buraqueira*), que pode ter um alto índice de atropelamento por causa de seu voo baixo (Souza 2018).

O monitoramento de animais atropelados em estradas é geralmente feito durante o período matutino, pois a maioria dos atropelamentos acontecem durante a noite ou nas primeiras horas da manhã (Slater 2002; Souza 2018), mas desconsiderar monitoramento noturno pode gerar subestimações. Considerando que nem todas as carcaças presentes em um local são encontradas por observadores, a detectabilidade não é total (Prosser, Natrass, e Prosser 2008). A mortalidade de vertebrados devido a atropelamentos é geralmente subestimada já que as taxas de probabilidade de detecção e remoção não são consideradas (Fischer 1997; Rosa *et al.* 2012). As estradas também causam impactos indiretos na fauna selvagem, estes mais difíceis de identificar, como alteração de seus padrões de movimentação e reprodução por causa dos ruídos oriundos do tráfego de veículos (Trombulack e Frissel 2000), e possivelmente alterações no particionamento temporal das espécies e nas interações interespecíficas. Os monitoramentos, além de serem importantes dados para pesquisas sobre as comunidades ecológicas, servem de subsídio para esforços de conservação e

tomadas de decisão, assim, incorporar observações noturnas seria útil para o melhor entendimento do impacto da implementação de estradas.

## **Desafios para documentar vertebrados**

### **Detectabilidade**

Considerando ser improvável que todos os indivíduos presentes em um local serão encontrados ou detectados por observadores, maximizar detectabilidade ou ajustar os resultados é crucial. Incorporar as probabilidades de detecção para ajustar as estimativas de acordo com variáveis (compatíveis com abundância, hábito, experiência observador) está se tornando de grande relevância na literatura sobre ecologia e em programas de monitoramento, considerando que as probabilidades de detecção diferem tempo e espacialmente (MacKenzie e Kendall 2002), entre espécies, datas das amostragens e métodos utilizados (Petitot *et al.* 2014). Probabilidade de detecção é diretamente proporcional à abundância, pois, obviamente, quanto mais abundante uma espécie é, mais fácil de detectar (Mackenzie 2006). Outros fatores podem influenciar na detectabilidade, como o sexo ou fase de vida dos animais (e.g. Sewell, Beebee, e Griffiths 2010), bem como a experiência do observador (Petitot *et al.* 2014). Qualquer metodologia apresenta premissas. Schuette *et al.* (2013) reconheceu a premissa de que a probabilidade de detecção aumenta com a atividade do animal como não testada, mas razoável. O estudo de caso do Capítulo 2 relatou que isto pode ser questionável, uma vez que o animal não precisa necessariamente estar ativo para ser encontrado, apenas presente e disponível ao observador.

Falhar em reconhecer imperfeições na detecção de organismos pode comprometer os programas de pesquisa e monitoramento. Entretanto, poucos pesquisadores tentam validar os pressupostos das metodologias usadas ou ao menos mensurar a reação comportamental dos animais na presença de um observador (Marini *et al.* 2009). É fundamental ao menos proporcionar informações adicionais em relação ao tipo e intensidade da reação do animal em determinado ambiente, assim permitindo sugerir como melhorar a metodologia/*design* de amostragem a fim de minimizar possíveis falhas de amostragem.



Alguns indivíduos, espécies ou populações podem não ter sido detectadas, resultando em resultados subestimados. Assim como a ausência ou um zero não necessariamente significam que aquela espécie de fato não esteja presente, mas que esta não foi detectada pelo observador. Diante disso, certas metodologias usadas podem ser insuficientes quando se trata de detectar a presença ou o comportamento de certas espécies. Negligenciar a relevância de estudos que consideram o período de pouca luz pode impor sérias consequências à confiabilidade dos resultados de certas pesquisas. Apesar de informações relevantes serem obtidas de levantamentos baseados apenas em observações diurnas, possivelmente apresentam resultados insuficientes ou equivocados e, portanto, lidar com dados ajustados à detectabilidade e considerar período do dia e até mesmo outras variáveis importantes representam desafios futuros. Relembrar a importância deste período do ciclo diário pode impulsionar futuras pesquisas e novas metodologias relevantes.

### **Metodologias possíveis para acessar à noite**

A metodologia diurna difere em grande grau da metodologia noturna (como demonstrado por (Gillings, Fuller, e Sutherland 2005). Historicamente, censo visual corresponde à metodologia mais comum e muitas vezes a mais eficaz (e.g. Lowry *et al.* 2012), amplamente utilizada em estudos de ecologia, comportamento e manejo. Esta metodologia é fácil de implementar e distúrbios são mínimos para a maioria das espécies. Censo visual subaquático é particularmente eficiente (Azzurro *et al.* 2007), mas a visibilidade ou inacessibilidade visual podem tornar este método pouco eficaz, especialmente quando se trata de espécies crípticas (Willis 2001).

O desenvolvimento tecnológico facilita o acesso aos animais à noite. Apesar de ainda ser menos utilizado em comparação com censo visual ou captura, vídeo subaquático vem sendo cada vez mais utilizado para acessar o ambiente marinho, correspondendo a uma boa alternativa ou metodologia complementar para levantamentos observacionais, com alto custo-benefício (Mallet e Pelletier 2014). Entretanto, estudos comparativos entre métodos de vídeo como BRUV (*baited remote underwater video*) e censo visual indicam que o segundo pode representar melhor a estrutura da comunidade, particularmente por melhor detectar espécies raras e crípticas do recife (Lowry *et al.* 2012).

Portanto, a escolha do método vai depender da pergunta do estudo, características das espécies envolvidas (e.g. densidade, tamanho, comportamento), características ambientais e logística de cada projeto. BRUV apresenta um método complementar, particularmente por possibilitar detecção de certas espécies que costumam evitar contato com mergulhadores, mas também pode ser essencial para identificar características comportamentais específicas. Em relação a levantamento noturno no ambiente marinho, ainda não houve algum estudo comparativo entre estas metodologias, mas seria de grande importância, a fim de acessar a estrutura e dinâmica de comunidades marinhas à noite. Bassett e Montgomery (2011) relataram que a utilização de vídeo subaquático com isca foi ideal para determinar os padrões de atividade dos peixes, portanto uma nova técnica para investigar peixes noturnos na natureza, mas não consideraram outros métodos. No caso de mergulho científico à noite, talvez seja aconselhável usar lanterna com luz vermelha para perturbar minimamente os peixes, por exemplo. Iluminação artificial em censo visual ou vídeos são úteis para pesquisar peixes noturnos e alguns estudos compararam comportamento de peixes sob diferentes regimes de luz (Fitzpatrick, McLean, e Harvey 2013; South *et al.* 2017), implicando em estratégias de conservação.

Para mamíferos, armadilhas fotográficas são amplamente utilizadas, metodologia fundamental para compreender os impactos antrópicos sobre interações competitivas e dinâmica das comunidades (Srbek-Araujo e Chiarello 2007; Frey *et al.* 2017). Dados temporais de armadilhas fotográficas são particularmente importantes uma vez que possibilitam responder certas questões em relação às interações interespecíficas e ao particionamento temporal, representando, portanto, melhores oportunidades para atender às demandas insistentes da conservação da biodiversidade (Frey *et al.* 2017). Para acessar populações de carnívoros, Gese (2001) traz um levantamento de metodologias possíveis, em que algumas possibilitam observação noturna.

Cooke (2008) afirmou que o monitoramento por biotelemetria torna possível a melhor compreensão sobre qualquer ameaça possível às espécies classificadas como ameaçadas. Câmeras acopladas possibilitam observar uso do habitat e dos recursos e interações competitivas e sociais (Bluff e Rutz 2008), bem como o particionamento temporal das espécies. Transmissores possibilitam compreender

padrões migratórios e comportamento de mergulho, por exemplo (Baird *et al.* 2002), mas apresentam algumas limitações, como restrição de uso em animais maiores. Apesar de diversas metodologias serem não letais, é correto assumir que qualquer dispositivo implementado em animais resulta em certo grau de comportamento anormal (Wilson, Shepard, e Liebsch 2008), até porque, apenas a simples captura do animal em qualquer que seja a metodologia, provavelmente causa modificação comportamental. Como todos os métodos apresentam limitações, combinar metodologias sempre que possível constitui a melhor opção, como sugerido no Capítulo 2 - *Lionfish Project*. A combinação de métodos também foi amplamente discutida e sugerida para o grupo de anfíbios (e.g. Petitot *et al.* 2014; Sewell, Beebee, e Griffiths 2010).

Não cabe aqui descrever todas as metodologias possíveis, pois o volume da literatura discorrendo sobre variadas tecnologias para encontrar e estudar animais é bastante extensa. Algumas opções que possibilitam observar animais e seus padrões comportamentais incluem uma diversidade de equipamentos tecnológicos, alguns mais caros, outros mais viáveis, desde termo-câmeras à transmissores via satélite e submarinos (e.g. Trivelpiece *et al.* 1986; Bengtson, Croll, e Goebel 1993; Woodward, Rice, e Linda 1996; Heithaus *et al.* 2002; Seminoff, Resendiz, e Nichols 2002; Makowski, Seminoff, e Salmon 2006; Moll *et al.* 2007; Wilson, Shepard, e Liebsch 2008; Croxall 2016; Meyer 2017; Vaudo *et al.* 2017).

Estas tecnologias possibilitam observar movimentos, comportamento, gasto energético, e particionamento temporal essenciais para reconhecer uso de habitat, recurso e tempo, algumas delas permitindo também o monitoramento quantitativo do comportamento à noite. Relembrando que o conhecer como os animais passam seu tempo apresenta implicações ao manejo, como para comportamento de mergulho de animais marinhos que permite reconhecer exposição a ameaças específicas de cada profundidade e cada horário, como exposição a navios e práticas pesqueiras (e.g. Baird, Ligon, e Hooker 2000), importantes para acessar impacto de atividades antrópicas.

## Problemas logísticos

A lacuna de informação sobre o comportamento noturno em vertebrados pode ser atribuída à dificuldade de acesso e a problemas logísticos e tecnológicos (desafios adicionais como segurança, experiência e equipamentos adicionais). Mas apesar das limitações tecnológicas e metodológicas, as primeiras evidências de atividades noturnas de animais datam do início do século XX, quando o censo visual era comum (Park 1940), ainda que acessar animais à noite possa ser inseguro para os observadores (Packer *et al.* 2011; Schuette *et al.* 2013). Hamner (1985) relatou que mergulhar a noite não era tão comum, constatando ser 'muito difícil se proteger contra os tubarões à noite', bem como mencionado por Gruber e Myrberg (1977). Park (1940) relatou que nosso medo inato do escuro foi por muito tempo considerado como adaptação antipredatória. No ambiente marinho, observações diretas no campo apresentam as dificuldades logísticas do mergulho noturno, por exemplo (Wilson e Harrison 2003). Observações noturnas experimentais realizadas por Gillings, Fuller, e Sutherland (2005) mostraram que os levantamentos noturnos foram mais demorados e mais limitados (menos locais puderam ser acessados do que de dia e menos vezes devido a condições climáticas).

A dificuldade de acessar animais à noite, portanto, depende de vários fatores, como o comportamento das espécies-alvo (facilidade de captura), tamanho da população, técnicas de captura, técnicas de marcação, tipo de habitat, acessibilidade e objetivo (Mazerolle *et al.* 2007). Com o desenvolvimento tecnológico e de metodologia experimental (e.g. tags e câmeras), acessar animais à noite vêm se tornando possível, mas muitas vezes inviável, devido a limitações financeiras.

Limitações sempre estarão presentes, sejam elas metodológicas, espaciais ou temporais. Por exemplo para qualquer estudo, as espécies estudadas representarão apenas parte das espécies presentes, bem como são taxonomicamente tendenciosas, já que alguns grupos mais notáveis são considerados, como mamíferos e pássaros, com um viés particularmente forte em relação à biodiversidade terrestre versus marinha, sendo a marinha sub representada/mal representada. Como já mencionado, a coleta de dados e amostragem apresenta viés entre diferentes ambientes, bem como a experiência do

observador. Consideram amplamente a riqueza de espécies, mas explorar particionamento de nicho, diversidade funcional e filogenética, por exemplo, é essencial quando se trata em reconhecer os efeitos das crescentes pressões antrópicas. Consideram espécies como estáticas e entidades independentes, mesmo reconhecendo o papel destas na dinâmica de populações.

De acordo com Bellard *et al.* (2012), a maioria dos estudos e modelos de biodiversidade negligenciaram relações interespecíficas como competição, particularmente moldadas por particionamento temporal diário (como enfatizado pelo presente trabalho). Portanto há uma urgente necessidade de ir além das abordagens que consideram as espécies em singular ou além da riqueza de espécies e aborda interações interespecíficas e interações tróficas, acessando a vulnerabilidade das espécies de acordo com contextos específicos. Para minimizar o risco de acessar erroneamente e melhorar a previsão dos impactos é crucial a combinação de metodologias e integração de abordagens, em diferentes épocas do ano, em diferentes períodos do dia, desde estudos observacionais à experimentos em campo ou laboratório (Dawson *et al.* 2011), sempre focando nos métodos menos perturbadores para a fauna. Reduzir forçantes antrópicas poderia aumentar a resiliência total da biodiversidade em face à mudança climática (Hughes *et al.* 2003).

## 4 COMENTÁRIOS CONCLUSIVOS

Como demonstrado no Capítulo 1 e 2, o que é observado e conhecido durante o dia difere do observado e conhecido à noite, pois a estrutura e dinâmica de comunidades varia ao longo do ciclo diário. Embora as tentativas de considerar a dimensão temporal tenham ocorrido décadas atrás, apenas recentemente essa abordagem ganhou atenção, devido às possíveis aplicações para a conservação. Não considerar hábitos noturnos pode significar subestimar a estimativa de abundância em um levantamento, estimativa de impacto de uma espécie invasora ou implementação de uma rodovia, bem como a estimativa da vulnerabilidade de certas espécies.

Uma melhor compreensão dos impactos indiretos é necessária para informar um planejamento de conservação eficaz. A crescente preocupação ambiental, considerando grande impacto na prestação de serviços, coloca o cenário perfeito para métodos inovadores e vêm levando os pesquisadores a buscar tendências em estratégias eficazes. É necessário desenvolver métodos eficazes que otimizem o tempo e dinheiro para levantamentos e monitoramento de fauna e que garantam resultados relevantes e aplicáveis à conservação. Interdisciplinaridade e interação entre profissionais deveriam ser estimulados, promovendo um resultado final do estudo ambiental mais concreto, de forma a fornecer melhores subsídios para as tomadas de decisão.

Modificação antrópica tanto do ambiente no período noturno (através da propagação da iluminação artificial) e dos padrões de temperatura global (por meio de mudanças climáticas antropogênicas) alteram as proporções relativas da diversidade de espécies dentro de cada nicho temporal. Compreender as ligações entre as adaptações comportamentais e fisiológicas aos padrões circadianos de atividade, as ligações entre o nicho temporal e o declínio populacional, e a biogeografia e ecologia do particionamento temporal é um passo crítico para prever as implicações dessas mudanças para a biodiversidade.

Esta área é emergente e apresenta implicações tanto para medicina, bem elucidado, como para a conservação, mas ainda pouco abordado. Os pontos mais críticos identificados através da pesquisa feita durante este presente trabalho são:

a) desconsideração da plasticidade temporal dos animais; b) pobre conhecimento de comportamento noturno em alguns grupos; c) conhecimento insuficiente dos impactos antrópicos na ecologia temporal. A falta de levantamentos noturno pode implicar na significativa falta de conhecimento de aspectos chave do comportamento e ecologia e entendimento dos processos ecossistêmicos. Entretanto, mais pesquisas são necessárias para elucidar quaisquer ligações entre a mudança antropogênica e estratégias de particionamento do tempo. Monitoramentos são limitados às horas do dia, podendo causar resultados no mínimo tendenciosos. Levantamentos noturnos podem, além de melhorar confiabilidade dos resultados, revelar comportamentos, interações, processos ecossistêmicos e espécies inéditas. Condições favoráveis para certas atividades varia de espécie para espécie e identifica-las é essencial para otimizar levantamentos. Considerar hábitos noturnos dos grupos faunísticos pode representar um passo à frente, relevante para detectar impactos mais adequadamente, de forma a otimizar esforços conservacionistas e minimizar ameaças antrópicas.

## 5 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Agudo, Esteban A., and Eduardo Klein Salas. 2014. "Abundancia, Estructura de Tamaños y Distribución Espacial a Lo Largo de La Costa Venezolana Del Pez León (Pterois Volitans, Pteroinae: Scorpaenidae)." *Revista de Biología Tropical* 62 (September): 151. <https://doi.org/10.15517/rbt.v62i0.15910>.
- Aguilar-Perera, Alfonso, and Armin Tuz-Sulub. 2010. "Non-Native, Invasive Red Lionfish (Pterois Volitans [Linnaeus, 1758]: Scorpaenidae), Is First Recorded in the Southern Gulf of Mexico, off the Northern Yucatan Peninsula, Mexico." *Aquatic Invasions* 5 (2). Regional Euro-Asian Biological Invasions Centre (REABIC): 9–12.
- Ahrenholz, Dean W., and James A. Morris. 2010. "Larval Duration of the Lionfish, Pterois Volitans along the Bahamian Archipelago." *Environmental Biology of Fishes* 88 (4): 305–9. <https://doi.org/10.1007/s10641-010-9647-4>.
- Albins, Mark A. 2013. "Effects of Invasive Pacific Red Lionfish Pterois Volitans versus a Native Predator on Bahamian Coral-Reef Fish Communities." *Biological Invasions* 15 (1): 29–43. <https://doi.org/10.1007/s10530-012-0266-1>.
- Albins, Mark A., and Patrick J. Lyons. 2012. "Invasive Red Lionfish Pterois Volitans Blow Directed Jets of Water at Prey Fish." *Marine Ecology Progress Series* 448: 1–5. <https://doi.org/10.3354/meps09580>.
- Albins, Mark A. 2015. "Invasive Pacific Lionfish Pterois Volitans Reduce Abundance and Species Richness of Native Bahamian Coral-Reef Fishes." *Marine Ecology Progress Series* 522: 231–43.
- Albins, Mark A, and Mark A Hixon. 2008. "Invasive Indo-Pacific Lionfish Pterois Volitans Reduce Recruitment of Atlantic Coral-Reef Fishes." *Marine Ecology Progress Series* 367. JSTOR: 233–38.
- Ali, Fadilah, Ken Collins, and Rita Peachey. 2013. "The Role of Volunteer Divers in Lionfish Research and Control in the Caribbean." *AAUS/ESDP Joint International Symposium*, 7–12.
- Armstrong, Robert A, and Richard McGehee. 1980. "Competitive Exclusion." *The American Naturalist* 115 (2). University of Chicago Press: 151–70.
- Aronson, Benjamin D, Deborah Bell-Pedersen, Gene D Block, Nico P.A Bos, Jay C Dunlap, Arnold Eskin, Norman Y Garceau, et al. 1993. "Circadian Rhythms." *Brain Research Reviews* 18 (3). Elsevier: 315–33. [https://doi.org/10.1016/0165-0173\(93\)90015-R](https://doi.org/10.1016/0165-0173(93)90015-R).
- Aronson, Richard B, and William F Precht. 2000. "Herbivory and Algal Dynamics on the Coral Reef at Discovery Bay, Jamaica." *Limnology and Oceanography* 45 (1). Wiley Online Library: 251–55.
- Aschoff, Jurgen. 1960. "Exogenous and Endogenous Components in Circadian Exogenous and Endogenous Components in Circadian Rhythms," 11–28. <https://doi.org/10.1101/SQB.1960.025.01.004>.
- Aschoff, Jürgen. 1989. "Temporal Orientation-Circadian Clocks in Animals and Humans." *Animal Behavior*, no. 37: 881.
- Azzurro, Ernesto, Antonio Pais, Pierpaolo Consoli, and Franco Andaloro. 2007. "Evaluating



- Day–night Changes in Shallow Mediterranean Rocky Reef Fish Assemblages by Visual Census.” *Marine Biology* 151 (6). Springer: 2245–53.
- Bager, A, S R N Piedras, T S M Pereira, Q Hobus, and A Bager. 2007. “Fauna Selvagem e Atropelamento.-Diagnóstico Do Conhecimento Científico Brasileiro.” *Áreas Protegidas. Repensando as Escalas de Atuação* (A. Bager, Ed.). *Armazém Digital, Porto Alegre*, 49–62.
- Bailey, Larissa L, Theodore R Simons, and Kenneth H Pollock. 2004. “Estimating Site Occupancy and Species Detection Probability Parameters for Terrestrial Salamanders.” *Ecological Applications* 14 (3). Wiley Online Library: 692–702.
- Baird, Robin W, J Fabrizio Borsani, M Bradley Hanson, and Peter L Tyack. 2002. “Diving and Night-Time Behavior of Long-Finned Pilot Whales in the Ligurian Sea” 237: 301–5.
- Baird, Robin W, M Bradley Hanson, and Lawrence M Dill. 2005. “Factors Influencing the Diving Behaviour of Fish- Eating Killer Whales : Sex Differences and Diel and Interannual Variation in Diving Rates” 267: 257–67. <https://doi.org/10.1139/Z05-007>.
- Baird, Robin W, Allan D Ligon, and Sascha K Hooker. 2000. “SUB-SURFACE AND NIGHT-TIME BEHAVIOR OF HUMPBACK WHALES OFF MAUI , HAWAII : A PRELIMINARY REPORT.”
- Barbour, Andrew B., Michael S. Allen, Thomas K. Frazer, and Krista D. Sherman. 2011. “Evaluating the Potential Efficacy of Invasive Lionfish (*Pterois Volitans*) Removals.” *PLoS ONE* 6 (5). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0019666>.
- Barbour, Andrew B., Meredith L. Montgomery, Alecia A. Adamson, Edgardo Díaz-Ferguson, and Brian R. Silliman. 2010. “Mangrove Use by the Invasive Lionfish *Pterois Volitans*.” *Marine Ecology Progress Series* 401: 291–94. <https://doi.org/10.3354/meps08373>.
- Bassett, D. K., and J. C. Montgomery. 2011. “Investigating Nocturnal Fish Populations in Situ Using Baited Underwater Video: With Special Reference to Their Olfactory Capabilities.” *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 409 (1–2). Elsevier B.V.: 194–99. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2011.08.019>.
- Beck, Michael W, Kenneth L Heck Jr, Kenneth W Able, Daniel L Childers, David B Eggleston, Bronwyn M Gillanders, Benjamin Halpern, Cynthia G Hays, Kaho Hoshino, and Thomas J Minello. 2001. “The Identification, Conservation, and Management of Estuarine and Marine Nurseries for Fish and Invertebrates: A Better Understanding of the Habitats That Serve as Nurseries for Marine Species and the Factors That Create Site-Specific Variability in Nurse.” *Bioscience* 51 (8). BioOne: 633–41.
- Bejarano, Sonia, Kathryn Lohr, Samantha Hamilton, and Carrie Manfrino. 2015. “Relationships of Invasive Lionfish with Topographic Complexity, Groupers, and Native Prey Fishes in Little Cayman.” *Marine Biology* 162 (2). Springer: 253–66.
- Bell-Pedersen, Deborah, Vincent M. Cassone, David J. Earnest, Susan S. Golden, Paul E. Hardin, Terry L. Thomas, and Mark J. Zoran. 2005. “Circadian Rhythms from Multiple Oscillators: Lessons from Diverse Organisms.” *Nature Reviews Genetics* 6 (7): 544–56. <https://doi.org/10.1038/nrg1633>.
- Bellard, Céline, Cleo Bertelsmeier, Paul Leadley, Wilfried Thuiller, and Franck Courchamp. 2012. “Impacts of Climate Change on the Future of Biodiversity.” *Ecology Letters*. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01736.x>.

- Bengtson, John L, Donald A Croll, and Michael E Goebel. 1993. "Diving Behaviour of Chinstrap Penguins at Seal Island" 5 (January 1988): 9–15.
- Bennie, Jonathan J, James P Duffy, Richard Inger, and Kevin J Gaston. 2014. "Biogeography of Time Partitioning in Mammals" 111 (38): 13727–32. <https://doi.org/10.1073/pnas.1216063110>.
- Biggs, Christopher R., and Julian D. Olden. 2011. "Multi-Scale Habitat Occupancy of Invasive Lionfish (*Pterois Volitans*) in Coral Reef Environments of Roatan, Honduras." *Aquatic Invasions* 6 (3): 347–53. <https://doi.org/10.3391/ai.2011.6.3.11>.
- Bluff, Lucas A, and Christian Rutz. 2008. "A Quick Guide to Video-Tracking Birds." *Biology Letters* 4 (4). The Royal Society: 319–22.
- Blumenthal, J. M., T. J. Austin, J. B. Bothwell, A. C. Broderick, G. Ebanks-Petrie, J. R. Olynik, M. F. Orr, J. L. Solomon, M. J. Witt, and B. J. Godley. 2009. "Diving Behavior and Movements of Juvenile Hawksbill Turtles *Eretmochelys Imbricata* on a Caribbean Coral Reef." *Coral Reefs* 28 (1): 55–65. <https://doi.org/10.1007/s00338-008-0416-1>.
- Brockett, R C, T S Stoinski, J Black, T Markowitz, and T L Maple. 1999. "Nocturnal Behavior in a Group of Unchained Female African Elephants." *Zoo Biology: Published in Affiliation with the American Zoo and Aquarium Association* 18 (2). Wiley Online Library: 101–9.
- Brodie, Jedediah F, Matthew Strimas-mackey, Jayasilan Mohd-azlan, Alys Granados, Henry Bernard, Anthony J Giordano, Olga E Helmy, Giordano Aj, Helmy Oe, and Jedediah F Brodie. 2017. "Lowland Biotic Attrition Revisited : Body Size and Variation among Climate Change ' Winners ' and ' Losers .'"
- Buderman, Frances E., and Eric B. Liebgold. 2012. "Effect of Search Method and Age Class on Mark-Recapture Parameter Estimation in a Population of Red-Backed Salamanders." *Population Ecology* 54 (1): 157–67. <https://doi.org/10.1007/s10144-011-0294-1>.
- Buhr, Ethan D, Seung-Hee Yoo, and Joseph S Takahashi. 2010. "Temperature as a Universal Resetting Cue for Mammalian Circadian Oscillators." *Science* 330 (6002). American Association for the Advancement of Science: 379–85.
- Butterfield, John S S, Edgardo Díaz-Ferguson, Brian R. Silliman, Jonathan W. Saunders, Dayne Buddo, Antonio A. Mignucci-Giannoni, Linda Searle, Aarin C. Allen, and Margaret E. Hunter. 2015. "Wide-Ranging Phylogeographic Structure of Invasive Red Lionfish in the Western Atlantic and Greater Caribbean." *Marine Biology* 162 (4): 773–81. <https://doi.org/10.1007/s00227-015-2623-y>.
- Calhoun, John B. 1945. "Diel Activity Rhythms of the Rodents, *Microtus Ochrogaster* and *Sigmodon Hispidus Hispidus*." *Ecology* 26 (3). Wiley Online Library: 251–73.
- Carlton, James T. 1989. "Man's Role in Changing the Face of the Ocean: Biological Invasions and Implications for Conservation of Near-Shore Environments." *Conservation Biology* 3 (3). Wiley Online Library: 265–73.
- Carothers, John H., and Fabian M. Jaksic. 1984. "Time as a Niche Difference: The Role of Interference Competition." *Oikos* 42 (3): 403. <https://doi.org/10.2307/3544413>.
- Carvalho, Lucélia Nobre, Jansen Zuanon, and Ivan Sazima. 2006. "The Almost Invisible

- League: Crypsis and Association between Minute Fishes and Shrimps as a Possible Defence against Visually Hunting Predators.” *Neotropical Ichthyology* 4 (2). SciELO Brasil: 219–24.
- Cassone, Vincent M. 2014. “Avian Circadian Organization: A Chorus of Clocks.” *Frontiers in Neuroendocrinology* 35 (1). Elsevier: 76–88.
- Castillo-Ruiz, Alexandra, Matthew J Paul, and William J Schwartz. 2012. “In Search of a Temporal Niche: Social Interactions.” In *Progress in Brain Research*, 199:267–80. Elsevier.
- Charles-Dominique, Pierre. 1975. “Nocturnality and Diurnality.” In *Phylogeny of the Primates*, 69–88. Springer.
- Chevalier Monteagudo, Pedro Pablo, Elena Débora Gutiérrez de los Reyes, Diana Ibarzábal Bombalier, Sara Romero, Víctor Isla Lara, Julio Calderín, and Ernesto Hernández. 2008. “Primer Registro de Pterois Volitans (Pisces: Scorpaenidae) Para Aguas Cubanas.”
- Chin, Denise A. 2013. “Mitigating The Treats Of Invasive Alien Species in the Insular Caribbean Project: Lionfish Pilot Project Technical Report.” <http://www.ciasnet.org/wp-content/uploads/2014/05/Lionfish-Project-Final-Technical-Report1.pdf>.
- Chin, Denise A, Karl A Aiken, and Dayne Buddo. 2016. “Lionfish Population Density in Discovery Bay, Jamaica” 7 (12): 1327–31.
- Cincotta, Richard P., Jennifer Wisniewski, and Robert Engelman. 2000. “Human Population in the Biodiversity Hotspots.” *Nature* 404 (6781): 990–92. <https://doi.org/10.1038/35010105>.
- Cisewski, Boris, Volker H Strass, Monika Rhein, and Sören Krägefsky. 2010. “Seasonal Variation of Diel Vertical Migration of Zooplankton from ADCP Backscatter Time Series Data in the Lazarev Sea, Antarctica.” *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 57 (1). Elsevier: 78–94.
- Claydon, J. A.B., Marta Caterina Calosso, and Sarah Beth Traiger. 2012. “Progression of Invasive Lionfish in Seagrass, Mangrove and Reef Habitats.” *Marine Ecology Progress Series* 448: 119–29. <https://doi.org/10.3354/meps09534>.
- Claydon, J.A.B, J. Batchasingh, M.C. Calosso, S.E. Jacob, and K. Lockhart. 2010. “Invasive Red Lionfish in Shallow Habitats of the Turks & Caicos Islands.” *Proceedings of the Gulf and Carib-Bean Fisheries Institute* 63: 315–19.
- Claydon, J.A.B, M.C. Calosso, and S.E. Jacob. 2008. “The Red Lionfish Invasion of South Caicos , Turks & Caicos Islands La Invasión de South Caicos , Turks & Caicos Islands , Por Los Peces León Rojo Invasión de South Caicos , Îles Turks & Caicos , Par Le Poisson Scorpion MATERIALS & METHODS Lionfish Sighting,” 2008–10.
- Coleman, Felicia C, Christopher C Koenig, ANNE-MARIE EKLUND, and CHURCHILL B GRIMES. 1999. “Management and Conservation of Temperate Reef Fishes in the Grouper-Snapper Complex.” In *American Fisheries Society Symposium*, 23:233–42.
- Cooke, Steven J. 2008. “THEME SECTION : REVIEW Biotelemetry and Biologging in Endangered Species Research and Animal Conservation : Relevance to Regional , National , and IUCN Red List Threat Assessments” 4 (January): 165–85.

<https://doi.org/10.3354/esr00063>.

Croxall, John. 2016. "Dead or Alive , Night or Day : How Do Albatrosses Catch Squid ?," no. June 1994. <https://doi.org/10.1017/S0954102094000246>.

Cure, Katherine, Cassandra E. Benkwitt, Tye L. Kindinger, Emily A. Pickering, Timothy J. Pusack, Jennifer L. McIlwain, and Mark A. Hixon. 2012. "Comparative Behavior of Red Lionfish *Pterois Volitans* on Native Pacific versus Invaded Atlantic Coral Reefs." *Marine Ecology Progress Series* 467: 181–92. <https://doi.org/10.3354/meps09942>.

Daan, Serge. 1981. "Adaptive Daily Strategies in Behavior." In *Biological Rhythms*, 275–98. Springer.

Daan, Serge, and Jürgen Aschoff. 1975. "Circadian Rhythms of Locomotor Activity in Captive Birds and Mammals: Their Variations with Season and Latitude." *Oecologia* 18 (4). Springer: 269–316.

Darling, Emily S., Stephanie J. Green, Jennifer K. O’Leary, and Isabelle M. Côté. 2011. "Indo-Pacific Lionfish Are Larger and More Abundant on Invaded Reefs: A Comparison of Kenyan and Bahamian Lionfish Populations." *Biological Invasions* 13 (9): 2045–51. <https://doi.org/10.1007/s10530-011-0020-0>.

Darwin, Charles. 2004. *On the Origin of Species, 1859*. Routledge.

Darwin, Charles, and Phillip Prodger. 1998. *The Expression of the Emotions in Man and Animals*. Oxford University Press, USA.

Davimes, Joshua G, Abdulaziz N Alagaili, Mads F Bertelsen, Osama B Mohammed, Jason Hemingway, Nigel C Bennett, Paul R Manger, and Nadine Gravett. 2017. "Plasticity of 24 h Activity Patterns in a Large Desert Mammal." *Physiology & Behavior* 177 (April). Elsevier: 148–54. <https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2017.04.014>.

Dawson, T. P., S. T. Jackson, J. I. House, I. C. Prentice, and G. M. Mace. 2011. "Beyond Predictions: Biodiversity Conservation in a Changing Climate." *Science* 332 (6025): 53–58. <https://doi.org/10.1126/science.1200303>.

Day, J, J Baker, H Schofield, F Mathews, and K J Gaston. 2015. "Part-night Lighting: Implications for Bat Conservation." *Animal Conservation* 18 (6). Wiley Online Library: 512–16.

DeCoursey, Patricia J. 2004. "Diversity of Function of SCN Pacemakers in Behavior and Ecology of Three Species of Sciurid Rodents." *Biological Rhythm Research* 35 (1–2): 13–33. <https://doi.org/10.1080/09291010412331313214>.

Delcourt, Hazel R, Paul A Delcourt, and Thompson Webb. 1982. "Dynamic Plant Ecology: The Spectrum of Vegetational Change in Space and Time." *Quaternary Science Reviews* 1 (3). Pergamon: 153–75. [https://doi.org/10.1016/0277-3791\(82\)90008-7](https://doi.org/10.1016/0277-3791(82)90008-7).

Dibner, Charna, Ueli Schibler, and Urs Albrecht. 2010. "The Mammalian Circadian Timing System: Organization and Coordination of Central and Peripheral Clocks." *Annual Review of Physiology* 72 (1): 517–49. <https://doi.org/10.1146/annurev-physiol-021909-135821>.

Dinets, Vladimir. 2010. "Nocturnal Behaviour of American Alligator (*Alligator Mississippiensis*) in the Wild during the Mating Season." *Herpetological Bulletin*, no.

111. British Herpetological Society: 4–11.
- Donati, Giuseppe, and Silvana M Borgognini-Tarli. 2006. "From Darkness to Daylight: Cathemeral Activity in Primates." *Journal of Anthropological Sciences* 84 (1): 7–32.
- Duffy, James P, Jonathan Bennie, América P Durán, and Kevin J Gaston. 2012. "Mammalian Ranges Are Experiencing Erosion of Natural Darkness." *Nature Publishing Group*. Nature Publishing Group, 1–6. <https://doi.org/10.1038/srep12042>.
- Dugan, P J. 1981. "The Importance of Nocturnal Foraging in Shorebirds: A Consequence of Increased Invertebrate Prey Activity." In *Feeding and Survival Strategies of Estuarine Organisms*, 251–60. Springer.
- Dunbar, R I M, A H Korstjens, and J Lehmann. 2009. "Time as an Ecological Constraint" 84: 413–29. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2009.00080.x>.
- Eisenberg, John Frederick. 1981. *The Mammalian Radiations: An Analysis of Trends in Evolution, Adaptation, and Behaviour*.
- Elton, Charles S. 1958. *The Ecology of Invasions by Animals and Plants*. University of Chicago Press.
- Enright, J T. 1970. "Ecological Aspects of Endogenous Rhythmicity." *Annual Review of Ecology and Systematics* 1 (1). Annual Reviews 4139 El Camino Way, PO Box 10139, Palo Alto, CA 94303-0139, USA: 221–38.
- Enright, J T, and W M Hamner. 1967. "Vertical Diurnal Migration and Endogenous Rhythmicity." *Science* 157 (3791). American Association for the Advancement of Science: 937–41.
- Falcón, Jack, Laurence Besseau, Sandrine Sauzet, and Gilles Boeuf. 2007. "Melatonin Effects on the Hypothalamo–pituitary Axis in Fish." *Trends in Endocrinology & Metabolism* 18 (2). Elsevier: 81–88.
- Fasola, M., and L. Canova. 1993. "Diel Activity of Resident and Immigrant Waterbirds at Lake Turkana, Kenya." *Ibis* 135 (4): 442–50. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1993.tb02117.x>.
- Fernandez-Duque, Eduardo. 2003. "Influences of Moonlight, Ambient Temperature, and Food Availability on the Diurnal and Nocturnal Activity of Owl Monkeys (*Aotus Azarai*)." *Behavioral Ecology and Sociobiology* 54 (5). Springer: 431–40.
- Ferreira, Carlos E.L., Osmar J. Luiz, Sergio R. Floeter, Marcos B. Lucena, Moisés C. Barbosa, Claudia R. Rocha, and Luiz A. Rocha. 2015. "First Record of Invasive Lionfish (*Pterois Volitans*) for the Brazilian Coast." *PLoS ONE* 10 (4): 1–5. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0123002>.
- Fischer, Wagner Augusto. 1997. "Efeitos Da BR-262 Na Mortalidade de Vertebrados Silvestres: Síntese Naturalística Para a Conservação Da Região Do Pantanal, MS." *Campo Grande:(Dissertação de Mestrado Em Ecologia e Conservação)*. Universidade Federal de Mato Grosso Do Sul. 44p.
- Fishelson, L. 1975. "Ethology and Reproduction of Pteroid Fishes Found in the Gulf of Aqaba (Red Sea), Especially *Dendrochirus Brachypterus* (Cuvier),(Pteroidae, Teleostei).[Conference Paper]." *Pubblicazioni Della Stazione Zoologica, Napoli*.

- Fishelson, Lev. 1997. "Experiments and Observations on Food Consumption, Growth and Starvation in *Dendrochirus Brachypterus* and *Pterois Volitans* (Pteroinae, Scorpaenidae)." *Environmental Biology of Fishes* 50 (4): 391–403. <https://doi.org/10.1023/A:1007331304122>.
- Fisher, Rebecca, and David R Bellwood. 2003. "Undisturbed Swimming Behaviour and Nocturnal Activity of Coral Reef Fish Larvae." *Marine Ecology Progress Series* 263. JSTOR: 177–88.
- Fitzpatrick, Conor, Dianne McLean, and Euan S. Harvey. 2013. "Using Artificial Illumination to Survey Nocturnal Reef Fish." *Fisheries Research* 146. Elsevier B.V.: 41–50. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2013.03.016>.
- Fogg, Alexander Q, Eric R Hoffmayer, William B Driggers Iii, Matthew D Campbell, Gilmore J Pellegrin, and William Stein. 2013. "Distribution and Length Frequency of Invasive Lionfish (*Pterois* Sp .) in the Northern Gulf of Mexico." *Gulf and Caribbean Fisheries Institute* 25 (March 2013): 111–15. <https://doi.org/10.18785/gcr.2501.08>.
- Forman, Richard T T, and Lauren E Alexander. 1998. "Roads and Their Major Ecological Effects." *Annual Review of Ecology and Systematics* 29 (1). Annual Reviews 4139 El Camino Way, PO Box 10139, Palo Alto, CA 94303-0139, USA: 207–31.
- Frazer, Thomas K., Charles A. Jacoby, Morgan A. Edwards, Savanna C. Barry, and Carrie M. Manfrino. 2012. "Coping with the Lionfish Invasion: Can Targeted Removals Yield Beneficial Effects?" *Reviews in Fisheries Science* 20 (4): 185–91. <https://doi.org/10.1080/10641262.2012.700655>.
- Frey, Sandra, Jason T Fisher, A Cole Burton, and John P Volpe. 2017. "Investigating Animal Activity Patterns and Temporal Niche Partitioning Using Camera-Trap Data : Challenges and Opportunities," 123–32. <https://doi.org/10.1002/rse2.60>.
- García-Rivas, Maria del Carmen, Salima Machkour-M'Rabet, Gabriela Pérez-Lachaud, Juan J Schmitter-Soto, Régis Céréghino, Cassiopea Doneys, Nikolas St-Jean, and Yann Hénaut. 2018. "Age-Dependent Strategies Related to Lionfish Activities in the Mexican Caribbean." *Environmental Biology of Fishes* 101 (4): 563–78. <https://doi.org/10.1007/s10641-018-0718-2>.
- Gaston, Kevin J, Jonathan Bennie, Thomas W Davies, and John Hopkins. 2013. "The Ecological Impacts of Nighttime Light Pollution: A Mechanistic Appraisal." *Biological Reviews* 88 (4). Wiley Online Library: 912–27.
- Gese, Eric M. 2001. "Monitoring of Terrestrial Carnivore Populations." *USDA National Wildlife Research Center-Staff Publications*, 576.
- Gilbert, Marianne, Joseph B Rasmussen, and Donald L Kramer. 2005. "Estimating the Density and Biomass of Moray Eels (*Muraenidae*) Using a Modified Visual Census Method for Hole-Dwelling Reef Fauna." *Environmental Biology of Fishes* 73 (4). Springer: 415–26.
- Gillings, Simon, Robert J Fuller, and William J Sutherland. 2005. "Diurnal Studies Do Not Predict Nocturnal Habitat Choice and Site Selection of European Golden-Plovers (*Pluvialis Ppricaria*) and Northern Lapwings (*Vanellus Vanellus*)." *The Auk* 122 (4): 1249–60. [https://doi.org/10.1642/0004-8038\(2005\)](https://doi.org/10.1642/0004-8038(2005)).
- Golani, Daniel, and Oren Sonin. 1992. "Pterois Miles" 39 (2): 15199–201.

- Gómez Lozano, R., L. Anderson, J.L. Akins, D.S.a. Buddo, G. García-Moliner, F. Gourdin, M. Laurent, et al. 2013. "Regional Strategy for the Control of Invasive Lionfish in the Wider Caribbean," 31. <ftp://ftp.fao.org/FI/DOCUMENT/weca/c/15thsess/ref10e.pdf>.
- Green, S. J., and I. M. Côté. 2009. "Record Densities of Indo-Pacific Lionfish on Bahamian Coral Reefs." *Coral Reefs* 28 (1): 107–107. <https://doi.org/10.1007/s00338-008-0446-8>.
- Green, S. J., N. Tamburello, S. E. Miller, J. L. Akins, and I. M. Côté. 2013. "Habitat Complexity and Fish Size Affect the Detection of Indo-Pacific Lionfish on Invaded Coral Reefs." *Coral Reefs* 32 (2): 413–21. <https://doi.org/10.1007/s00338-012-0987-8>.
- Green, Stephanie J., John L. Akins, and Isabelle M. Côté. 2011. "Foraging Behaviour and Prey Consumption in the Indo-Pacific Lionfish on Bahamian Coral Reefs." *Marine Ecology Progress Series* 433: 159–67. <https://doi.org/10.3354/meps09208>.
- Gruber, Samuel H, and Arthur A Myrberg Jr. 1977. "Approaches to the Study of the Behavior of Sharks." *American Zoologist* 17 (2). Oxford University Press UK: 471–86.
- Guerrero, Kelvin A, and A Luis Franco. 2008. "First Record of the Indo-Pacific Red Lionfish *Pterois Volitans* (Linnaeus, 1758) for the Dominican Republic." *Aquatic Invasions* 3 (2). European Research Network on Invasive Species: 267–68.
- Häfker, N Sören, Bettina Meyer, Kim S Last, David W Pond, Lukas Hüppe, and Mathias Teschke. 2017. "Circadian Clock Involvement in Zooplankton Diel Vertical Migration." *Current Biology* 27 (14). Elsevier: 2194–2201.
- Hall, M I, and C F Ross. 2007. "Eye Shape and Activity Pattern in Birds." *Journal of Zoology* 271 (4). Wiley Online Library: 437–44.
- Halle, Stefan. 2000. "Ecological Relevance of Daily Activity Patterns." In , 67–90. [https://doi.org/10.1007/978-3-642-18264-8\\_5](https://doi.org/10.1007/978-3-642-18264-8_5).
- . 2006. "Polyphasic Activity Patterns in Small Mammals." *Folia Primatologica* 77 (1–2). Karger Publishers: 15–26.
- Halstead, Bruce W. 1965. "Poisonous and Venomous Marine Animals of the World. Vol. I. Invertebrates." *Poisonous and Venomous Marine Animals of the World. Vol. I. Invertebrates*. Washington: US Govt. Printing Office.
- Hammerschlag, Neil, CarlG Meyer, MichaelS Grace, StevenT Kessel, TraceyT Sutton, EuanS Harvey, ClaireB Paris-Limouzy, DavidW Kerstetter, and StevenJ Cooke. 2017. "Shining a Light on Fish at Night: An Overview of Fish and Fisheries in the Dark of Night, and in Deep and Polar Seas." *Bulletin of Marine Science* 93 (2): 253–84. <https://doi.org/10.5343/bms.2016.1082>.
- Hammerschlag, Neil, and Joseph E Serafy. 2010. "Nocturnal Fish Utilization of a Subtropical Mangrove-seagrass Ecotone." *Marine Ecology* 31 (2). Wiley Online Library: 364–74.
- Hamner, R M, David W Freshwater, and P E Whitfield. 2007. "Mitochondrial Cytochrome b Analysis Reveals Two Invasive Lionfish Species with Strong Founder Effects in the Western Atlantic." *Journal of Fish Biology* 71 (sb). Wiley Online Library: 214–22.
- Hamner, William M. 1985. "THE IMPORTANCE OF ETHOLOGY FOR INVESTIGATIONS OF MARINE ZOOPLANKTON" 37 (2): 414–24.

- Hardin, Paul E. 2011. *Molecular Genetic Analysis of Circadian Timekeeping in Drosophila. The Genetics of Circadian Rhythms*. 1st ed. Vol. 74. Elsevier Inc. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-387690-4.00005-2>.
- Hare, Jonathan A, and Paula E Whitfield. 2003. "An Integrated Assessment of the Introduction of Lionfish (Pterois Volitans/Miles Complex) to the Western Atlantic Ocean." NOAA/National Ocean Service/National Centers for Coastal Ocean Science/Center for Coastal Fisheries and Habitat Research.
- Heithaus, M. R., L. M. Dill, G. J. Marshall, and B. Buhleier. 2002. "Habitat Use and Foraging Behavior of Tiger Sharks (*Galeocerdo Cuvier*) in a Seagrass Ecosystem." *Marine Biology* 140 (2): 237–48. <https://doi.org/10.1007/s00227-001-0711-7>.
- Heithaus, Michael R. 2001. "The Biology of Tiger Sharks, *Galeocerdo Cuvier*, in Shark Bay, Western Australia: Sex Ratio, Size Distribution, Diet, and Seasonal Changes in Catch Rates." *Environmental Biology of Fishes* 61 (1). Springer: 25–36.
- Helfman, Gene S. 1986. "Fish Behaviour by Day, Night and Twilight." In *The Behaviour of Teleost Fishes*, 366–87. Boston, MA: Springer US. [https://doi.org/10.1007/978-1-4684-8261-4\\_14](https://doi.org/10.1007/978-1-4684-8261-4_14).
- Hines, Andrew, P Acero, Guillermo Ortí, Ami E Wilbur, and D Wilson Freshwater. 2011. "Reconstructing the Lionfish Invasion: Insights into Greater Caribbean Biogeography." *Journal of Biogeography* 38 (7). Wiley Online Library: 1281–93.
- Hodson, N L. 1962. "Some Notes on the Causes of Bird Road Casualties." *Bird Study* 9 (3). Taylor & Francis: 168–73. <https://doi.org/10.1080/00063656209476024>.
- Holway, David A, and Andrew V Suarez. 1999. "Animal Behavior: An Essential Component of Invasion Biology." *Trends in Ecology & Evolution* 14 (8). Elsevier: 328–30.
- Hoser, R. 1995. "Australia's Death Adders—genus *Acanthophis*." *The Reptilian Magazine* 3: 7–21.
- Huey, R. B., M. R. Kearney, A. Krockenberger, J. A. M. Holtum, M. Jess, and S. E. Williams. 2012. "Predicting Organismal Vulnerability to Climate Warming: Roles of Behaviour, Physiology and Adaptation." *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 367 (1596): 1665–79. <https://doi.org/10.1098/rstb.2012.0005>.
- Hughes, T. P. 1994. "Catastrophes, Phase Shifts, and Large-Scale Degradation of a Caribbean Coral Reef." *Science* 265 (5178). American Association for the Advancement of Science: 1547–51. <https://doi.org/10.1126/science.265.5178.1547>.
- Hughes, T. P., A.H. Baird, D.R. Bellwood, M. Card, S.R. Connolly, C. Folke, R. Grosberg, et al. 2003. "Climate Change, Human Impacts, and the Resilience of Coral Reefs." *Science* 301 (5635): 929–33. <https://doi.org/10.1126/science.1085046>.
- Hut, R A, and D G M Beersma. 2011. "Evolution of Time-Keeping Mechanisms : Early Emergence and Adaptation to Photoperiod," 2141–54. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0409>.
- Hut, Roelof A., Noga Kronfeld-Schor, Vincent van der Vinne, and Horacio De la Iglesia. 2012. *In Search of a Temporal Niche: Environmental Factors. Progress in Brain Research*. 1st ed. Vol. 199. Elsevier B.V. <https://doi.org/10.1016/B978-0-444-59427-3.00017-4>.



- Hut, Roelof A, Noga Kronfeld-schor, and Vincent Van Der Vinne. 2012. *In Search of a Temporal Niche : Environmental Factors. The Neurobiology of Circadian Timing*. 1st ed. Vol. 199. Elsevier B.V. <https://doi.org/10.1016/B978-0-444-59427-3.00017-4>.
- Hut, Roelof A, Noga Kronfeld-schor, Vincent Van Der Vinne, and Horacio De Iglesia. 2012. *In Search of a Temporal Niche : Environmental Factors. The Neurobiology of Circadian Timing*. 1st ed. Vol. 199. Elsevier B.V. <https://doi.org/10.1016/B978-0-444-59427-3.00017-4>.
- Jaffe, Rudolf, Piero R Gardinali, Yong Cai, Aaron Sudbury, Adolfo Fernandez, and Bernward J Hay. 2003. "Organic Compounds and Trace Metals of Anthropogenic Origin in Sediments from Montego Bay, Jamaica: Assessment of Sources and Distribution Pathways." *Environmental Pollution* 123 (2). Elsevier: 291–99.
- James, M C, C A Ottensmeyer, S A Eckert, and R A Myers. 2006. "Changes in Diel Diving Patterns Accompany Shifts between Northern Foraging and Southward Migration in Leatherback Turtles," no. June. <https://doi.org/10.1139/z06-046>.
- Jansen, John K, Peter L Boveng, and John L Bengtson. 1998. "Foraging Modes of Chinstrap Penguins: Contrasts between Day and Night." *Marine Ecology Progress Series*. JSTOR, 161–72.
- Johnston, Matthew W., and Sam J. Purkis. 2014. "Lionfish in the Eastern Pacific: A Cellular Automaton Approach to Assessing Invasion Risk." *Biological Invasions* 16 (12): 2681–95. <https://doi.org/10.1007/s10530-014-0696-z>.
- Jud, Zachary R., and Craig A. Layman. 2012. "Site Fidelity and Movement Patterns of Invasive Lionfish, *Pterois* Spp., in a Florida Estuary." *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 414–415: 69–74. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2012.01.015>.
- Khemis, Mohamed Dhaya El-hak, Okba Boumaaza, Ettayib Bensaci, Hichem Amari, Khayreddine Boucherit, Elafri Ali, Saâd Hanane, Zihad Bouzlama, and Moussa Houhamdi. 2017. "Diurnal Behavior and Pairing Chronology of the Northern Shoveler Wintering in Unprotected Remnant Wetlands of nor .... Diurnal Behavior and Pairing Chronology of the Northern Shoveler Wintering in Unprotected Remnant Wetlands of North-Eastern Algeria," no. January. Taylor & Francis. <https://doi.org/10.1080/21658005.2016.1278321>.
- Konopka, Ronald J, and Seymour Benzer. 1971. "Clock Mutants of *Drosophila Melanogaster*." *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 68 (9): 2112–16. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC389363/>.
- Kramer, Philip A. 2003. "Synthesis of Coral Reef Health Indicators for the Western Atlantic: Results of the AGRRA Program (1997-2000)." Smithsonian Institution Press.
- Kronfeld-Schor, N, T Dayan, R Elvert, a Haim, N Zisapel, and G Heldmaier. 2001. "On the Use of the Time Axis for Ecological Separation: Diel Rhythms as an Evolutionary Constraint." *The American Naturalist* 158 (4): 451–57. <https://doi.org/10.1086/321991>.
- Kronfeld-Schor, Noga, and Tamar Dayan. 2003. "Partitioning of Time as an Ecological Resource." *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34 (May): 153–81. <https://doi.org/10.1146/132435>.
- Kronfeld-schor, Noga, Marcel E Visser, Lucia Salis, and Jan A Van Gils. 2017. "Chronobiology of Interspecific Interactions in a Changing World," no. January 2018.

<https://doi.org/10.1098/rstb.2016.0248>.

- Kumar, Vinod, ed. 2017. *Biological Timekeeping: Clocks, Rhythms and Behaviour*. New Delhi: Springer India. <https://doi.org/10.1007/978-81-322-3688-7>.
- la Iglesia, Horacio O de, Eduardo Fernández-Duque, Diego A Golombek, Norberto Lanza, Jeanne F Duffy, Charles A Czeisler, and Claudia R Valeggia. 2015. "Access to Electric Light Is Associated with Shorter Sleep Duration in a Traditionally Hunter-Gatherer Community." *Journal of Biological Rhythms* 30 (4). SAGE Publications Sage CA: Los Angeles, CA: 342–50.
- Land, M F, and D E Nilsson. 2002. "Oxford Animal Biology Series. Animal Eyes." Oxford: Oxford University Press.
- Lapointe, Brian E. 1997. "Nutrient Thresholds for Bottom-up Control of Macroalgal Blooms on Coral Reefs in Jamaica and Southeast Florida." *Limnology and Oceanography* 42 (5part2). Wiley Online Library: 1119–31.
- Lasso-Alcalá, Oscar M., and Juan M. Posada. 2010. "Presence of the Invasive Red Lionfish, *Pterois Volitans* (Linnaeus, 1758), on the Coast of Venezuela, Southeastern Caribbean Sea." *Aquatic Invasions* 5 (SUPPL. 1): 53–59. <https://doi.org/10.3391/ai.2010.5.S1.013>.
- Lavergne, Sébastien, Nicolas Mouquet, Wilfried Thuiller, and Ophélie Ronce. 2010. "Biodiversity and Climate Change: Integrating Evolutionary and Ecological Responses of Species and Communities." *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 41 (1). Annual Reviews: 321–50. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-102209-144628>.
- Lee, SIMONE, D Buddo, and K Aiken. 2011. "Habitat Preference in the Invasive Lionfish (*Pterois Volitans*/Miles) in Discovery Bay, Jamaica: Use of GIS in Management Strategies." *Proc 64th Gulf and Carib Fish Inst. Puerto Morelos, México*, 32–48.
- León, R de, K Vane, P Bertuol, VC Chamberland, F Simal, E Imms, and MJA Vermeij. 2013. "Effectiveness of Lionfish Removal Efforts in the Southern Caribbean." *Endangered Species Research* 22 (2): 175–82. <https://doi.org/10.3354/esr00542>.
- Lesser, Michael P., and Marc Slattery. 2011. "Phase Shift to Algal Dominated Communities at Mesophotic Depths Associated with Lionfish (*Pterois Volitans*) Invasion on a Bahamian Coral Reef." *Biological Invasions* 13 (8): 1855–68. <https://doi.org/10.1007/s10530-011-0005-z>.
- Lessios, H A. 1988. "Mass Mortality of *Diadema Antillarum* in the Caribbean: What Have We Learned?" *Annual Review of Ecology and Systematics* 19 (1). Annual Reviews 4139 El Camino Way, PO Box 10139, Palo Alto, CA 94303-0139, USA: 371–93.
- Lisney, Thomas James, Andrew N Iwaniuk, Mischa Bandet, and Douglas R W Wylie. 2012. "Eye Shape and Retinal Topography in Owls (Aves : Strigiformes)," no. June. <https://doi.org/10.1159/000337760>.
- Liu, Xin, Laurence J Zwiebel, David Hinton, Seymor Benzer, Jeffrey C Hall, and Michael Rosbash. 1992. "The Period Gene Encodes a Predominantly Nuclear Protein in Adult *Drosophila*." *Journal of Neuroscience* 12 (7). Soc Neuroscience: 2735–44.
- Llewelyn, John, Richard Shine, and Jonathan K. Webb. 2005. "Thermal Regimes and Diel Activity Patterns of Four Species of Small Elapid Snakes from South-Eastern Australia."

- Australian Journal of Zoology* 53 (1): 1–8. <https://doi.org/10.1071/ZO04037>.
- Loerch, Starlene M., Amber M. McCammon, and Paul C. Sikkell. 2015. “Low Susceptibility of Invasive Indo-Pacific Lionfish *Pterois Volitans* to Ectoparasitic *Neobenedenia* in the Eastern Caribbean.” *Environmental Biology of Fishes* 98 (8): 1979–85. <https://doi.org/10.1007/s10641-015-0415-3>.
- Lönnstedt, Oona M., and Mark I. McCormick. 2013. “Ultimate Predators: Lionfish Have Evolved to Circumvent Prey Risk Assessment Abilities.” *PLoS ONE* 8 (10). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0075781>.
- Lowry, Michael, Heath Folpp, Marcus Gregson, and Iain Suthers. 2012. “Comparison of Baited Remote Underwater Video (BRUV) and Underwater Visual Census (UVC) for Assessment of Artificial Reefs in Estuaries.” *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 416. Elsevier: 243–53.
- Mackenzie, Darryl I. 2006. “Modeling the Probability of Resource Use: The Effect of, and Dealing with, Detecting a Species Imperfectly.” *Journal of Wildlife Management* 70 (2). The Wildlife Society: 367–74. [https://doi.org/10.2193/0022-541X\(2006\)70\[367:MTPORU\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2193/0022-541X(2006)70[367:MTPORU]2.0.CO;2).
- MacKenzie, Darryl I, and William L Kendall. 2002. “How Should Detection Probability Be Incorporated into Estimates of Relative Abundance?” *Ecology* 83 (9). Wiley Online Library: 2387–93.
- Madrid, Juan Antonio, Thierry Boujard, and F Javier Sánchez-Vázquez. 2001. “Feeding Rhythms.” *Food Intake in Fish*. Blackwell Science Oxford, 189–215.
- Maerz, John C, Victoria A Nuzzo, and Bernd Blossey. 2009. “Declines in Woodland Salamander Abundance Associated with Non-Native Earthworm and Plant Invasions.” *Conservation Biology* 23 (4). Wiley Online Library: 975–81.
- Makowski, Christopher, Jeffrey A Seminoff, and Michael Salmon. 2006. “Home Range and Habitat Use of Juvenile Atlantic Green Turtles (*Chelonia Mydas* L.) on Shallow Reef Habitats in Palm Beach, Florida, USA.” *Marine Biology* 148 (5). Springer: 1167–79.
- Mallet, Delphine, and Dominique Pelletier. 2014. “Underwater Video Techniques for Observing Coastal Marine Biodiversity: A Review of Sixty Years of Publications (1952-2012).” *Fisheries Research* 154. Elsevier B.V.: 44–62. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2014.01.019>.
- Marini, Francesca, Barbara Franzetti, Alessandro Calabrese, Sara Cappellini, and Stefano Focardi. 2009. “Response to Human Presence during Nocturnal Line Transect Surveys in Fallow Deer (*Dama Dama*) and Wild Boar (*Sus Scrofa*).” *European Journal of Wildlife Research* 55 (2): 107–15. <https://doi.org/10.1007/s10344-008-0222-7>.
- Matheson, Jr, E Richard, Kerry E Flaherty-Walia, Theodore S Switzer, Jr McMichael, and H Robert. 2017. “The Importance of Time of Day in Structuring Demersal Ichthyofaunal Assemblages on the West Florida Shelf.” *Bulletin of Marine Science* 93 (2). University of Miami-Rosenstiel School of Marine and Atmospheric Science: 407–37.
- Mazerolle, Marc J, Larissa L Bailey, William L Kendall, J Andrew Royle, Sarah J Converse, and James D Nichols. 2007. “Making Great Leaps Forward: Accounting for Detectability in Herpetological Field Studies.” *Journal of Herpetology* 41 (4). The Society for the Study of Amphibians and Reptiles: 672–89. <https://doi.org/10.1670/07-061.1>.

- Mccauley, Douglas J, Eva Hoffmann, Hillary S Young, and Fiorenza Micheli. 2012. "Night Shift : Expansion of Temporal Niche Use Following Reductions in Predator Density" 7 (6). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0038871>.
- McNeil, R., P. Drapeau, and J. D. Goss-Custard. 1992. "The Occurrence and Adaptive Significance of Nocturnal Habits in Waterfowl." *Biological Reviews* 67 (4). Wiley Online Library: 381–419.
- McTee, Sarah A, and Justin R Grubich. 2014. "Native Densities, Distribution, and Diurnal Activity of Red Sea Lionfishes (Scorpaenidae)." *Marine Ecology Progress Series* 508: 223–32.
- Metcalfe, Neil B, Neil H C Fraser, and Martin D Burns. 1999. "Food Availability and the Nocturnal vs. Diurnal Foraging Trade-off in Juvenile Salmon." *Journal of Animal Ecology* 68 (2). Wiley Online Library: 371–81.
- Meyer, Carl G. 2017. "Electronic Tags Reveal the Hidden Lives of Fishes." *Bulletin of Marine Science* 93 (2). University of Miami-Rosenstiel School of Marine and Atmospheric Science: 301–18.
- Miller, Aileen K, Michelle A Kappes, Susan G. Trivelpiece, and Wayne Z Trivelpiece. 2010. "Foraging-Niche Separation of Breeding Gentoo and Chinstrap Penguins, South Shetland Islands, Antarctica." *The Condor* 112 (4): 683–95. <https://doi.org/10.1525/cond.2010.090221>.
- Miller, Aileen K, and Wayne Z Trivelpiece. 2008. "Chinstrap Penguins Alter Foraging and Diving Behavior in Response to the Size of Their Principle Prey , Antarctic Krill  
Chinstrap Penguins Alter Foraging and Diving Behavior in Response to the Size of Their Principle Prey , Antarctic Krill," no. February 2015. <https://doi.org/10.1007/s00227-008-0909-z>.
- Mohawk, Jennifer A, Carla B Green, and Joseph S Takahashi. 2012. "Central and Peripheral Circadian Clocks in Mammals." *Annual Review of Neuroscience* 35. Annual Reviews: 445–62.
- Moll, Remington J, Joshua J Millspaugh, Jeff Beringer, Joel Sartwell, and Zhihai He. 2007. "A New 'View' of Ecology and Conservation through Animal-Borne Video Systems." *Trends in Ecology & Evolution* 22 (12): 660–68. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.09.007>.
- Mora, Camilo. 2008. "A Clear Human Footprint in the Coral Reefs of the Caribbean." *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 275 (1636). The Royal Society: 767–73.
- Morris, James A., and John L. Akins. 2009. "Feeding Ecology of Invasive Lionfish (Pterois Volitans) in the Bahamian Archipelago." *Environmental Biology of Fishes* 86 (3): 389–98. <https://doi.org/10.1007/s10641-009-9538-8>.
- Morris, James A., Kyle W. Shertzer, and James A. Rice. 2010. "A Stage-Based Matrix Population Model of Invasive Lionfish with Implications for Control." *Biological Invasions* 13 (1): 7–12. <https://doi.org/10.1007/s10530-010-9786-8>.
- Morris, James A., Amber Thomas, Andrew L. Rhyne, Nancy Breen, Lad Akins, and Barry Nash. 2011. "Nutritional Properties of the Invasive Lionfish: A Delicious and Nutritious Approach for Controlling the Invasion." *AACL Bioflux* 4 (1): 21–26.

- Morris, James A, J L Akins, A Barse, D Cerino, D W Freshwater, S J Green, R C Muñoz, C Paris, and P E Whitfield. 2009. "Biology and Ecology of the Invasive Lionfishes, *Pterois Miles* and *Pterois Volitans*."
- Morris, James A, J Lad Akins, Stephanie J Green, Dayne St A Buddo, and Ricardo Gómez Lozano. 2012. "The Lionfish Invasión: Past, Present, and Future." *Invasive Lionfish: A Guide to Control and Management*. Gulf and Caribbean Fisheries Institute Special Publication Series, no. 1: 1–2.
- Morris, James A, and Paula E Whitfield. 2009. "Biology, Ecology, Control and Management of the Invasive Indo-Pacific Lionfish: An Updated Integrated Assessment." NOAA/National Ocean Service/Center for Coastal Fisheries and Habitat Research.
- Mrosovsky, N. 2003. "Beyond the Suprachiasmatic Nucleus" 20 (1): 1–8. <https://doi.org/10.1081/CBI-120017811>.
- Mumby, Peter J., Alastair R. Harborne, and Daniel R. Brumbaugh. 2011. "Grouper as a Natural Biocontrol of Invasive Lionfish." *PLoS ONE* 6 (6): 2–5. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0021510>.
- Naylor, Ernest. 1999. "Marine Animal Behaviour in Relation to Lunar Phase." *Earth, Moon, and Planets* 85. Springer: 291–302.
- Nelson, Donald R, and Richard H Johnson. 1970. "Diel Activity Rhythms in the Nocturnal , Bottom-Dwelling Sharks , *Heterodontus Francisci* and *Cephaloscyllium Ventriosum*." *Copeia* 1970 (4): 732–39. <https://doi.org/10.2307/1442315>.
- Nelson, Donald R, James N McKibben, Wesley R Strong, Christopher G Lowe, Joseph A Sisneros, Donna M Schroeder, and Robert J Lavenberg. 1997. "An Acoustic Tracking of a Megamouth Shark, *Megachasma Pelagios*: A Crepuscular Vertical Migrator." *Environmental Biology of Fishes* 49 (4). Springer: 389–99.
- Nuttall, Marissa. 2014. "Lionfish (*Pterois Volitans* [Linnaeus, 1758] and *P. Miles* [Bennett, 1828]) Records within Mesophotic Depth Ranges on Natural Banks in the Northwestern Gulf of Mexico." *BioInvasions Records* 3 (2): 111–15. <https://doi.org/10.3391/bir.2014.3.2.09>.
- O'Connell, Allan F, James D Nichols, and K Ullas Karanth. 2010. *Camera Traps in Animal Ecology: Methods and Analyses*. Springer Science & Business Media.
- Packer, Craig, Alexandra Swanson, Dennis Ikanda, and Hadas Kushnir. 2011. "Fear of Darkness , the Full Moon and the Nocturnal Ecology of African Lions" 6 (7): 4–7. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0022285>.
- Panda, Satchidananda. 2016. "Circadian Physiology of Metabolism." *Science* 354 (6315): 1008–15. <https://doi.org/10.1126/science.aah4967>.
- Park, Orlando. 1940. "Nocturnalism--The Development of a Problem." *Ecological Monographs* 10 (3). Wiley Online Library: 485–536.
- Pau, Stephanie, Elizabeth M. Wolkovich, Benjamin I. Cook, T. Jonathan Davies, Nathan J. B. Kraft, Kjell Bolmgren, Julio L. Betancourt, and Elsa E. Cleland. 2011. "Predicting Phenology by Integrating Ecology, Evolution and Climate Science." *Global Change Biology* 17 (12): 3633–43. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02515.x>.

- Pavlov, Ivan Petrovich. 1960. "Conditioned Reflex: An Investigation of the Physiological Activity of the Cerebral Cortex." Dover Publications.
- Pei, Yifan, Mihai Valcu, and Bart Kempenaers. 2018. "Interference Competition Pressure Predicts the Number of Avian Predators That Shifted Their Timing of Activity," no. ii. <https://doi.org/10.1098/rspb.2018.0744>.
- Pellet, Jérôme, and Benedikt R. Schmidt. 2005. "Monitoring Distributions Using Call Surveys: Estimating Site Occupancy, Detection Probabilities and Inferring Absence." *Biological Conservation* 123 (1): 27–35. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2004.10.005>.
- Petitot, Maud, Nicolas Manceau, Philippe Geniez, and Aurélien Besnard. 2014. "Optimizing Occupancy Surveys by Maximizing Detection Probability: Application to Amphibian Monitoring in the Mediterranean Region." *Ecology and Evolution* 4 (18): 3538–49. <https://doi.org/10.1002/ece3.1207>.
- Pittendrigh, C. S. 1960. "Circadian Rhythms and the Circadian Organization of Living Systems." *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* 25 (January): 159–84. <https://doi.org/10.1101/SQB.1960.025.01.015>.
- Pittendrigh, Colin S. 1954. "ON TEMPERATURE INDEPENDENCE IN THE CLOCK SYSTEM CONTROLLING EMERGENCE TIME IN DROSOPHILA." *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 40 (10): 1018–29. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC534216/>.
- Prosser, Phil, Cornelia Natrass, and Clare Prosser. 2008. "Rate of Removal of Bird Carcasses in Arable Farmland by Predators and Scavengers." *Ecotoxicology and Environmental Safety* 71 (2). Academic Press: 601–8. <https://doi.org/10.1016/J.ECOENV.2007.10.013>.
- R Core Team (2017). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Randall, John E. 1967. "Food Habits of Reef Fishes of the West Indies." Institute of Marine Sciences, University of Miami Coral Gables.
- Reebs, Stephan G. 2002. "Plasticity of Diel and Circadian Activity Rhythms in Fishes," 349–71.
- Regular, Paul M, April Hedd, and William A Montevecchi. 2011. "Fishing in the Dark : A Pursuit-Diving Seabird Modifies Foraging Behaviour in Response to Nocturnal Light Levels" 6 (10): 2007–10. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0026763>.
- Roe, H S J, and J Badcock. 1984. "The Diel Migrations and Distributions within a Mesopelagic Community in the North East Atlantic. 5. Vertical Migrations and Feeding of Fish." *Progress in Oceanography* 13 (3–4). Elsevier: 389–424.
- Rojas, Luz Marina, Raymond Mcneil, Thérèse Cabana, and Pierre Lachapelle. 1997. "Diurnal and Nocturnal Visual Function in Two Tactile Foraging Waterbirds: The American White Ibis and the Black Skimmer." *Condor* 99 (1): 191–200. <https://doi.org/10.2307/1370237>.
- Röll, Beate. 2001. "Gecko Vision—retinal Organization, Foveae and Implications for Binocular Vision." *Vision Research* 41 (16). Pergamon: 2043–56. [https://doi.org/10.1016/S0042-6989\(01\)00093-1](https://doi.org/10.1016/S0042-6989(01)00093-1).

- Roll, Uri, Tamar Dayan, and Noga Kronfeld-Schor. 2006. "On the Role of Phylogeny in Determining Activity Patterns of Rodents." *Evolutionary Ecology* 20 (5): 479–90. <https://doi.org/10.1007/s10682-006-0015-y>.
- Rosa, C A, T R Cardoso, F Z Teixeira, and A Bager. 2012. "Atropelamento de Fauna Selvagem: Amostragem e Análise de Dados Em Ecologia de Estradas." *Ecologia de Estradas*, 79–100.
- Rydell, J, and J R Speakman. 1995. "Evolution of Nocturnality in Bats: Potential Competitors and Predators during Their Early History." *Biological Journal of the Linnean Society* 54 (2). Oxford University Press: 183–91.
- Saini, C, D M Suter, A Liani, P Gos, and U Schibler. 2011. "The Mammalian Circadian Timing System: Synchronization of Peripheral Clocks." In *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 76:39–47. Cold Spring Harbor Laboratory Press.
- Samoilys, Melita A. 1997. "Periodicity of Spawning Aggregations of Coral Trout *Plectropomus Leopardus* (Pisces: Serranidae) on the Northern Great Barrier Reef." *Marine Ecology Progress Series*. JSTOR, 149–59.
- Sandel, Vera, Damián Martínez-Fernández, Daniel Wangpraseurt, and Luis Sierra. 2015. "Ecology and Management of the Invasive Lionfish *Pterois Volitans/Miles* Complex (Perciformes: Scorpaenidae ) in Southern Costa Rica." *Revista de Biología Tropical* 63 (1): 213–21. <https://doi.org/10.15517/rbt.v63i1.14749>.
- Saout, Soizic Le, Jean-Louis Martin, Pierrick Blanchard, Nicolas Cebe, A J Mark Hewison, Jean-Luc Rames, and Simon Chamailé-Jammes. 2015. "Seeing a Ghost? Vigilance and Its Drivers in a Predator-free World." *Ethology* 121 (7). Wiley Online Library: 651–60.
- Schmitz, Lars, and Peter C Wainwright. 2011. "Nocturnality Constrains Morphological and Functional Diversity in the Eyes of Reef Fishes Nocturnality Constrains Morphological and Functional Diversity in the Eyes of Reef Fishes" 338 (November).
- Schoener, Thomas W. 1974. "Resource Partitioning in Ecological Communities." *Science* 185 (4145). American Association for the Advancement of Science: 27–39.
- . 1986. "Mechanistic Approaches to Community Ecology: A New Reductionism." *American Zoologist* 26 (1). Oxford University Press UK: 81–106.
- Schofield, Pamela J. 2010. "Update on Geographic Spread of Invasive Lionfishes (*Pterois Volitans* [Linnaeus, 1758] and *P. Miles* [Bennett, 1828]) in the Western North Atlantic Ocean, Caribbean Sea and Gulf of Mexico." *Aquatic Invasions* 5 (SUPPL. 1): 117–22. <https://doi.org/10.3391/ai.2010.5.S1.024>.
- Schofield, Pamela J, James A Morris, and Lad Akins. 2009. *Field Guide to Nonindigenous Marine Fishes of Florida*. Citeseer.
- Schuetz, Authors Paul, Aaron P Wagner, E Wagner, and Scott Creel. 2013. "Occupancy Patterns and Niche Partitioning within a Diverse Carnivore Community Exposed to Anthropogenic Pressures," no. February: 301–12.
- Schultz, Eric T. 1986. "Pterois Volitans and Pterois Miles: Two Valid Species." *Copeia* 1986 (3): 686. <https://doi.org/10.2307/1444950>.

- Seminoff, Jeffrey A, Antonio Resendiz, and Wallace J Nichols. 2002. "Home Range of Green Turtles *Chelonia Mydas* at a Coastal Foraging Area in the Gulf of California, Mexico." *Marine Ecology Progress Series* 242. JSTOR: 253–65.
- Sewell, David, Trevor J C Beebee, and Richard A Griffiths. 2010. "Optimising Biodiversity Assessments by Volunteers: The Application of Occupancy Modelling to Large-Scale Amphibian Surveys." *Biological Conservation* 143 (9). Elsevier: 2102–10.
- Sharma, Vijay Kumar. 2003. "Adaptive Significance of Circadian Clocks." *Chronobiology International* 20 (6). Taylor & Francis: 901–19.
- Sikkel, Paul C., Lillian J. Tuttle, Katherine Cure, Ann Marie Coile, and Mark A. Hixon. 2014. "Low Susceptibility of Invasive Red Lionfish (*Pterois Volitans*) to a Generalist Ectoparasite in Both Its Introduced and Native Ranges." *PLoS ONE* 9 (5): 1–8. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0095854>.
- Simmons, Kayelyn Regina, David W Kerstetter, and C Blonar. 2014. "Parasites of the Lionfish Complex (*Pterois Volitans* and *P. Miles*) in the Western North Atlantic, Gulf of Mexico, and Caribbean Sea: Evidence of the Enemy Release Hypothesis?"
- Slater, F M. 2002. "An Assessment of Wildlife Road Casualties – the Potential Discrepancy between Numbers Counted and Numbers Killed Using Conventional Census," 33–42.
- South, Josie, Jaimie T.A. Dick, Monica McCard, Daniel Barrios-O'Neill, and Andrea Anton. 2017. "Predicting Predatory Impact of Juvenile Invasive Lionfish (*Pterois Volitans*) on a Crustacean Prey Using Functional Response Analysis: Effects of Temperature, Habitat Complexity and Light Regimes." *Environmental Biology of Fishes* 100 (10). *Environmental Biology of Fishes*: 1155–65. <https://doi.org/10.1007/s10641-017-0633-y>.
- Souza, Percilia Margarete Moitinho. 2018. "Impacto Das Rodovias Sobre a Fauna Silvestre: Levantamento Do Índice de Atropelamento de Vertebrados Nas Rodovias Do Entorno Da Estação Ecológica Águas Emendadas-DF."
- Srbek-Araujo, Ana C, and Adriano G Chiarello. 2007. "Armadilhas Fotográficas Na Amostragem de Mamíferos; Considerações Metodológicas e Comparação de Equipamentos Use of Camera Traps in Mammal Sampling; Methodological Considerations and Comparison of Equipments." *Revista Brasileira de Zoologia* 24 (3). *Directory of Open Access Journals*: 647–56.
- Sri Balasubashini, M., S. Karthigayan, S.T. Somasundaram, T. Balasubramanian, V. Viswanathan, P. Raveendran, and V.P. Menon. 2006. "Fish Venom (*Pterois Volitans*) Peptide Reduces Tumor Burden and Ameliorates Oxidative Stress in Ehrlich's Ascites Carcinoma Xenografted Mice." *Bioorganic & Medicinal Chemistry Letters* 16 (24). Pergamon: 6219–25. <https://doi.org/10.1016/J.BMCL.2006.09.025>.
- Staaterman, Erica, Claire B Paris, and Andrew S Kough. 2014. "First Evidence of Fish Larvae Producing Sounds." *Biology Letters* 10 (10). The Royal Society: 20140643.
- Tachinardi, Patricia, Verónica S Valentinuzzi, Gisele A Oda, and C Loren Buck. 2017. "The Interplay of Energy Balance and Daily Timing of Activity in a Subterranean Rodent: A Laboratory and Field Approach." *Physiological and Biochemical Zoology* 90 (5). University of Chicago Press Chicago, IL: 546–52.
- Takemura, Akihiro, M D Rahman, Sigeo Nakamura, Young Ju Park, and Kazunori Takano. 2004. "Lunar Cycles and Reproductive Activity in Reef Fishes with Particular Attention



- to Rabbitfishes." *Fish and Fisheries* 5 (4). Wiley Online Library: 317–28.
- Tattersall, Ian. 1987. "Cathemeral Activity in Primates: A Definition." *Folia Primatologica* 49 (3–4). Karger Publishers: 200–202.
- Tellez, MARISA, Miriam Boucher, and KARL Kohlman. 2016. "Population Status of the American Crocodile (*Crocodylus Acutus*) in Caye Caulker, Belize." *Mesoamerican Herpetology* 3 (2): 450–60.
- Thorbjarnarson, John B, and Gustavo Hernández. 1992. "Recent Investigations of the Status and Distribution of the Orinoco Crocodile *Crocodylus Intermedius* in Venezuela." *Biological Conservation* 62 (3). Elsevier: 179–88.
- Thresher, Ronald E. 1984. "Reproduction in Reef Fishes." Neptune City, NJ (USA) TFH Pubs.
- Tomotani, Barbara M, and Gisele A Oda. 2012. "Diurnos Ou Noturnos ? Discutindo Padrões Temporais de Atividade Diurnality and Nocturnality : Discussing Activity Patterns" 9: 1–6. <https://doi.org/10.7594/revbio.09.03.01>.
- Trivelpiece, Wayne Z, John L Bengtson, Susan G Trivelpiece, and Nicholas J Volkman. 1986. "Foraging Behavior of Gentoo and Chinstrap Penguins as Determined by New Radiotelemetry Techniques." *The Auk*. JSTOR, 777–81.
- Trombulack, S C, and C A Frissel. 2000. "Review of Ecological Effects of Roads on Terrestrial and Aquatic Environments." *Conservation Biology* 14: 118–30.
- USGS Nonindigenous Aquatic Species Database (2007) [http://fi.biology.usgs.gov/lionfish\\_progression/lionfish\\_progression.html](http://fi.biology.usgs.gov/lionfish_progression/lionfish_progression.html)
- Vaudo, Jeremy J, Michael E Byrne, Bradley M Wetherbee, Guy M Harvey, and Mahmood S Shivji. 2017. "Long-term Satellite Tracking Reveals Region-specific Movements of a Large Pelagic Predator, the Shortfin Mako Shark, in the Western North Atlantic Ocean." *Journal of Applied Ecology* 54 (6). Wiley Online Library: 1765–75.
- Vieira de Castro, Ana Catarina, Marilia Pinheiro de Carvalho, Andréia Kroger-costa, and Armando Machado. 2013. "A Percepção Do Tempo : Contributos Do Procedimento de Bisseção Time Perception : Contributions of the Bisection Procedure" 21: 49–70. <https://doi.org/10.9788/TP2013.1-04>.
- Vinne, V. van der, J. A. Gorter, S. J. Riede, and R. A. Hut. 2015. "Diurnality as an Energy-Saving Strategy: Energetic Consequences of Temporal Niche Switching in Small Mammals." *Journal of Experimental Biology* 218 (16): 2585–93. <https://doi.org/10.1242/jeb.119354>.
- Vinne, Vincent van der, Giulia Zerbin, Anne Siersema, Amy Pieper, Martha Merrow, Roelof A Hut, Till Roenneberg, and Thomas Kantermann. 2015. "Timing of Examinations Affects School Performance Differently in Early and Late Chronotypes." *Journal of Biological Rhythms* 30 (1). SAGE Publications Sage CA: Los Angeles, CA: 53–60.
- Wang, Yiwei, Maximilian L. Allen, and Christopher C. Wilmers. 2015. "Mesopredator Spatial and Temporal Responses to Large Predators and Human Development in the Santa Cruz Mountains of California." *Biological Conservation* 190 (October). Elsevier: 23–33. <https://doi.org/10.1016/J.BIOCON.2015.05.007>.

- Webb, Kevin K, Warren C Conway, Gary E Calkins, and Jeffrey P Duguay. 2009. "Habitat Use of American Alligators in East Texas." *Journal of Wildlife Management* 73 (4). BioOne: 566–72.
- Weng, Kevin C., and Barbara A. Block. 2004. "Diel Vertical Migration of the Bigeye Thresher Shark (*Alopias superciliosus*), a Species Possessing Orbital Retia Mirabilia." *Fishery Bulletin* 102 (1): 221–29. <https://doi.org/10.1038/sj.bmt.1705780>.
- Wenner, E L, D M Knott, R F Van Dolah, and V G Burrell Jr. 1983. "Invertebrate Communities Associated with Hard Bottom Habitats in the South Atlantic Bight." *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 17 (2). Elsevier: 143–58.
- Werner, Earl E, and James F Gilliam. 1984. "The Ontogenetic Niche and Species Interactions in Size-Structured Populations." *Annual Review of Ecology and Systematics* 15 (1). Annual Reviews 4139 El Camino Way, PO Box 10139, Palo Alto, CA 94303-0139, USA: 393–425.
- West, Grant J, and John D Stevens. 2001. "Archival Tagging of School Shark, *Galeorhinus galeus*, in Australia: Initial Results." *Environmental Biology of Fishes* 60 (1–3). Springer: 283–98.
- Whitfield, Paula E., Todd Gardner, Stephen P. Vives, Matthew R. Gilligan, Walter R. Courtenay, G. Carleton Ray, and Jonathan A. Hare. 2002. "Biological Invasion of the Indo-Pacific Lionfish *Pterois volitans* along the Atlantic Coast of North America." *Marine Ecology Progress Series* 235 (Baltz 1991): 289–97. <https://doi.org/10.3354/meps235289>.
- Whitfield, Paula E., Jonathan A. Hare, Andrew W. David, Stacey L. Harter, Roldan C. Muñoz, and Christine M. Addison. 2007. "Abundance Estimates of the Indo-Pacific Lionfish *Pterois volitans*/Miles Complex in the Western North Atlantic." *Biological Invasions* 9 (1): 53–64. <https://doi.org/10.1007/s10530-006-9005-9>.
- Williams, Cory T, Brian M Barnes, and C Loren Buck. 2018. "Persistence , Entrainment , and Function of Circadian Rhythms in Polar Vertebrates," 86–96. <https://doi.org/10.1152/physiol.00045.2014>.
- Willis, Trevor J. 2001. "Visual Census Methods Underestimate Density and Diversity of Cryptic Reef Fishes." *Journal of Fish Biology* 59 (5). Wiley Online Library: 1408–11.
- Wilson, J R, and P L Harrison. 2003. "Spawning Patterns of Scleractinian Corals at the Solitary Islands — a High Latitude Coral Community in Eastern Australia" 260: 115–23.
- Wilson, Megan L, Meredith J Bashaw, Kimberly Fountain, Sarah Kieschnick, and Terry L Maple. 2006. "Nocturnal Behavior in a Group of Female African Elephants." *Zoo Biology* 25 (3). Wiley Online Library: 173–86.
- Wilson, Rory P, Klemens Puetz, Charles A Bost, Boris M Culik, Rudolph Bannasch, Torsten Reins, and Dieter Adelung. 1993. "Diel Dive Depth in Penguins in Relation to Diel Vertical Migration of Prey: Whose Dinner by Candlelight?" *Marine Ecology Progress Series*. JSTOR, 101–4.
- Wilson, Rory P, E L C Shepard, and N Liebsch. 2008. "Prying into the Intimate Details of Animal Lives : Use of a Daily Diary on Animals" 3. <https://doi.org/10.3354/esr00064>.
- Wolkovich, E. M., B. I. Cook, K. K. McLauchlan, and T. J. Davies. 2014. "Temporal Ecology

in the Anthropocene.” Edited by Franck Courchamp. *Ecology Letters* 17 (11): 1365–79. <https://doi.org/10.1111/ele.12353>.

Woodward, Allan R, Kenneth G Rice, and Stephen B Linda. 1996. *Estimating Sighting Proportions of American Alligators during Night-Light and Aerial Helicopter Surveys*. Florida Game and Fresh Water Fish Commission.

Yamasaki, Yohei, and Yoshihisa Mori. 2017. “Seasonal Activity Pattern of a Nocturnal Fossorial Snake, *Achalinus Spinalis* (Serpentes: Xenodermidae).” *Current Herpetology* 36 (1). The Herpetological Society of Japan: 28–36.

Young, Robert F, and Howard E Winn. 2003. “Activity Patterns, Diet, and Shelter Site Use for Two Species of Moray Eels, *Gymnothorax Moringa* and *Gymnothorax Vicinus*, in Belize.” *Copeia* 2003 (1). BioOne: 44–55.

Zerr, Danielle M, Jeffrey C Hall, Michael Rosbash, and Kathleen King Siwicki. 1990. “Circadian Fluctuations of Period Protein Immunoreactivity in the CNS and the Visual System of *Drosophila*.” *Journal of Neuroscience* 10 (8). Soc Neuroscience: 2749–62.