

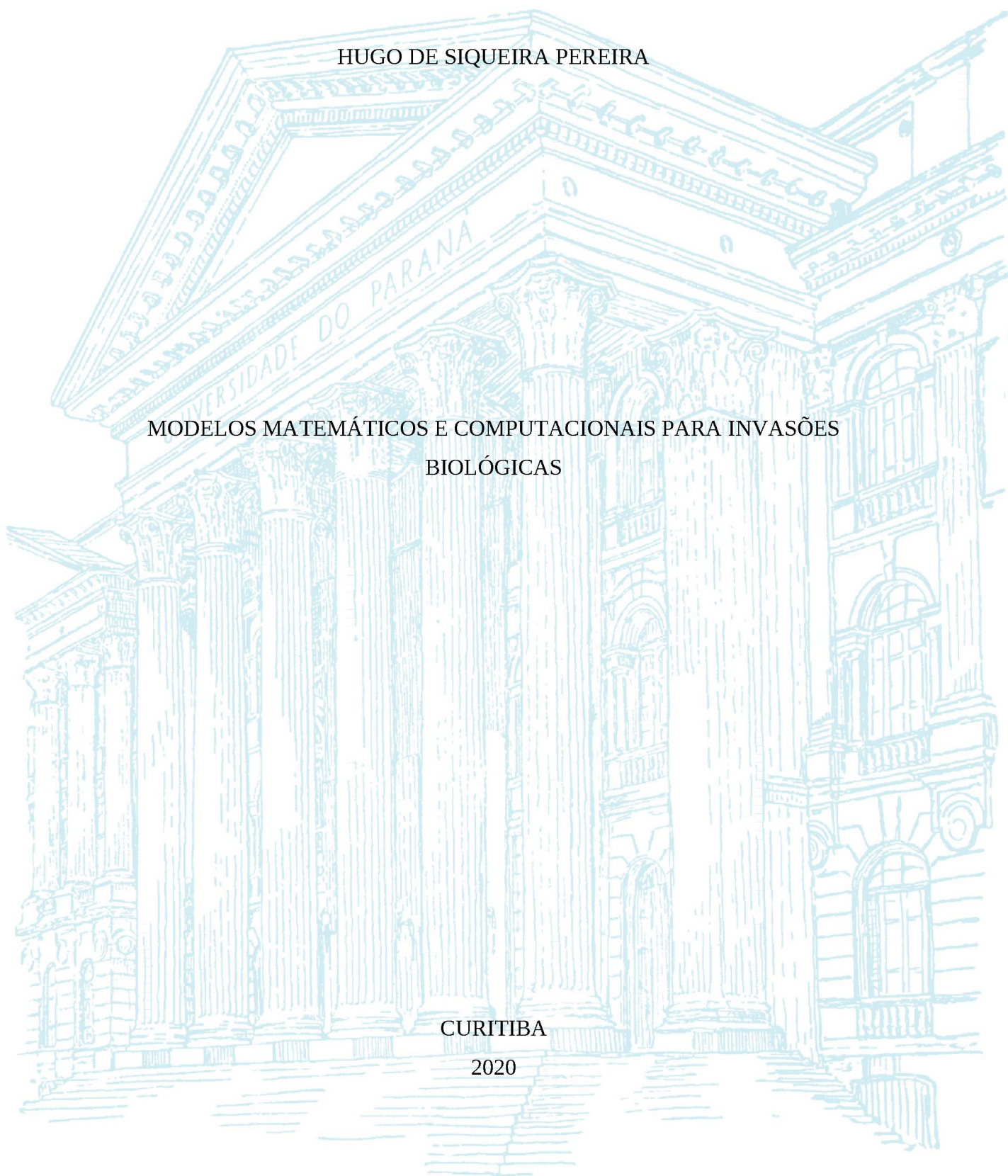
UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

HUGO DE SIQUEIRA PEREIRA

MODELOS MATEMÁTICOS E COMPUTACIONAIS PARA INVASÕES
BIOLÓGICAS

CURITIBA

2020



HUGO DE SIQUEIRA PEREIRA

MODELOS MATEMÁTICOS E COMPUTACIONAIS PARA INVASÕES BIOLÓGICAS

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação, Setor de Ciências Biológicas, da Universidade Federal do Paraná, como requisito parcial para obtenção do título de Doutor em Ciências Biológicas, área de concentração em Ecologia e Conservação

Orientador: Prof. Dr. Jean Ricardo Simões Vitule

CURITIBA

2020

Universidade Federal do Paraná. Sistema de Bibliotecas.
Biblioteca de Ciências Biológicas.
(Rosilei Vilas Boas – CRB/9-939).

Pereira, Hugo de Siqueira.

Modelos matemáticos e computacionais para invasões biológicas. / Hugo de Siqueira Pereira. – Curitiba, 2020.
76 f. : il.

Orientador: Jean Ricardo Simões Vitule.

Tese (Doutorado) – Universidade Federal do Paraná, Setor de Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação.

1. Bioinvasão. 2. Sistemas biológicos – Modelos matemáticos. 3. Piranha (Peixe). I. Título. II. Vitule, Jean Ricardo Simões. III. Universidade Federal do Paraná. Setor de Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação.

CDD (20. ed.) 597



MINISTÉRIO DA EDUCAÇÃO
SETOR DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ
PRÓ-REITORIA DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO ECOLOGIA E
CONSERVAÇÃO - 40001016048P6

TERMO DE APROVAÇÃO

Os membros da Banca Examinadora designada pelo Colegiado do Programa de Pós-Graduação em ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO da Universidade Federal do Paraná foram convocados para realizar a arguição da tese de Doutorado de **HUGO DE SIQUEIRA PEREIRA** intitulada: **MODELOS MATEMÁTICOS E COMPUTACIONAIS PARA INVASÕES BIOLÓGICAS**, sob orientação do Prof. Dr. JEAN RICARDO SIMÕES VITULE, que após terem inquirido o aluno e realizada a avaliação do trabalho, são de parecer pela sua APROVAÇÃO no rito de defesa.

A outorga do título de doutor está sujeita à homologação pelo colegiado, ao atendimento de todas as indicações e correções solicitadas pela banca e ao pleno atendimento das demandas regimentais do Programa de Pós-Graduação.

CURITIBA, 17 de Abril de 2020.

Assinatura Eletrônica

29/04/2020 13:07:20.0

JEAN RICARDO SIMÕES VITULE

Presidente da Banca Examinadora

Assinatura Eletrônica

20/04/2020 21:47:21.0

VINICIUS ABILHOA

Avaliador Externo (MUSEU DE HISTÓRIA NATURAL CAPÃO DA
IMBUÍA)

Assinatura Eletrônica

20/04/2020 12:24:51.0

MARCELO RISSO ERRERA

Avaliador Externo (DUKE UNIVERSITY)

Assinatura Eletrônica

20/04/2020 12:38:13.0

LUIS ARTUR VALÕES BEZERRA

Avaliador Externo (CZECH ACADEMY OF SCIENCES)

Assinatura Eletrônica

22/04/2020 10:16:57.0

LUIZ CARLOS GOMES

Avaliador Externo (UNIVERSIDADE ESTADUAL DE MARINGÁ)

Centro Politécnico - Setor de Ciências Biológicas - CURITIBA - Paraná - Brasil

CEP 81531980 - Tel: (41) 3361-1595 - E-mail: ecologia@ufpr.br

Documento assinado eletronicamente de acordo com o disposto na legislação federal Decreto 8539 de 08 de outubro de 2015.

Gerado e autenticado pelo SIGA-UFPR, com a seguinte identificação única: 40034

Para autenticar este documento/assinatura, acesse <https://www.prppg.ufpr.br/siga/visitante/autenticacaoassinaturas.jsp>
e insira o código 40034

Aos meus pais Djalma e Pilar
Aos meus irmãos Franco, Thiago e Tulio
Pela paciência com minha ansiedade e preocupação
Dedico

AGRADECIMENTOS

Agradeço aos Prof. Dr. Jean Vitule pela orientação durante esses dois anos. Mesmo com esse pouco tempo para escrever uma tese ele topou o desafio. Ao prof. Dr. Rodrigo Caetano que atuou como meu coorientador em um método que teria pouco tempo para desenvolver.

Aos professores do PPGECO Sabrina B. L. Araújo e Luis Fernando Fávoro que mostraram preocupação comigo e me apoiaram nos momentos que estava perdido. Também ao André A. Padial que foi coordenador do programa e auxiliou em tudo que precisávamos.

Aos companheiros do LEC - Laboratório de Ecologia e Conservação do campus Politécnico, Raul Braga, Laís Carneiro, Thiago Occhi, Vanessa Daga, Larissa Faria Bárbara Carvalho pelas conversas, café e principalmente nos momentos mais complicados como qualificação e simpósios. Ao João pela companhia que nos fazia no LEC e por ter levado a máquina de café para lá.

Aos companheiros de casa Laís (também do LEC), Felipe e principalmente a Nick que me arranhou só algumas vezes.

Ao PPGECO pela oportunidade e a CAPES pela concessão da bolsa.

RESUMO

O aumento do número de registros de processos de invasões biológicas, torna necessário estudos para entender quais fatores aumentam a probabilidade de eventos de invasão biológica, as características dos processos que levam ao sucesso da invasão e efeitos no ambiente. Modelos matemáticos e/ou computacionais permitem descrever este processo e explorar as características. O primeiro capítulo deste trabalho fizemos uma revisão sistemática para verificar quais os principais aspectos dos processos de invasão são abordados. A revisão foi feita através da base de dados ISI Web of Science, além de usar os artigos de uma revisão já publicada que foram classificadas pelos autores como modelos e que passaram pelas mesmas etapas de seleção dos artigos encontrados na busca. As características que buscamos foram, objetivos principais, fases do processo de invasão, hipóteses, tipos de interação e grupos taxonômicos. O principal foco dos estudos tem sido os impactos causados pelas espécies não-nativas. Além disso, as etapas mais consideradas nos estudos são as etapas finais do processo de invasão, como dispersão da espécie não-nativa. Poucos estudos focam em hipóteses ou ao menos deixam explícitas no artigo publicado. As hipóteses mais testadas foram de pressão de propágulos. No segundo capítulo fizemos um modelo espacialmente explícito baseado no processo de invasão da espécie *Serrasalmus marginatus* na bacia do Alto Paraná e sua coexistência com a espécie nativa *Serrasalmus maculatus*. Parâmetros do nosso modelo, nos permitiu testar a interação entre pressão de propágulos e resistência biótica. A resistência biótica foi definida através da competição com a espécie nativa e predação através do maior nível de mortalidade. Também vimos para qual região dos parâmetros tivemos a coexistência entre a duas espécies. Nossos resultados mostraram que quanto maior a resistência biótica, maior a pressão de propágulo necessário para o estabelecimento da espécie não-nativa. Além disso, o aumento da capacidade suporte do ambiente favorece a invasão. A coexistência ocorreu em níveis intermediários de competição e de predação. Concluimos que mais estudos devem ser feitos ressaltando as hipóteses de invasão pode auxiliam a entender como estas interagem.

Palavras-chave: invasão biológica; modelos matemáticos; hipóteses de invasão; pressão de propágulos; resistência biótica.

ABSTRACT

The increase in the number of records of biological invasion processes makes studies necessary to understand: which factors increase the probability of biological invasion events, the characteristics of the processes that lead to the success of the invasion and effects on the environment. Mathematical and/or computational models allow to us describe this process and explore its characteristics. The first chapter of this work we made a systematic review to evaluate which are the main feature of the process are addressed. Using the ISI Web of Science database we performed this review, in addition to using articles from a previously published review that were classified by the authors as models. The characteristics I sought were, main objectives, stages of the invasion process, hypotheses, types of interaction and taxonomic groups. The main focus of the studies has been on the impacts caused by non-native species. In addition, the most considered stages in the studies are the final stages of the invasion process, such as dispersion of the non-native species. Few studies focus on hypotheses or at least make them explicit in research paper. However, these are important areas to be considered due to the benefits of managing non-native species at the beginning of the invasion process. The most tested hypotheses were propagule pressure. In the second chapter we made a spatially explicit model based on the invasion process of the species *Serrasalmus marginatus* in the Upper Paraná basin and its coexistence with the native species *Serrasalmus maculatus*. Parameters of our model, allowed us to test the interaction between propagule pressure and biotic resistance. Biotic resistance was defined through competition with the native species and predation through the highest level of mortality. We also saw for which region of the parameters we had the coexistence between the two species. Our results showed that the greater the biotic resistance, the greater the propagule pressure necessary for the establishment of the non-native species. In addition, the increase in the carrying capacity of the environment favors invasion. Coexistence occurred at intermediate levels of competition and predation. We conclude that more studies should be done emphasizing the hypotheses of invasion can help to understand how they interact.

Keywords: biological invasion; mathematical models; invasion hypotheses; propagule pressure; biotic resistance.

SUMÁRIO

Introdução Geral.....	9
Referências.....	11
Capítulo 1.....	14
Resumo.....	15
Introdução.....	16
Métodos.....	17
Resultados.....	19
Discussão.....	23
Referências.....	28
Capítulo 2.....	36
Resumo.....	37
Introdução.....	38
Métodos.....	40
Sistema do modelo.....	40
Modelo espacialmente explícito.....	40
Dinâmica e ocupação do espaço.....	41
Capacidade de ocupação.....	44
Invasão e simulações.....	45
Resultados.....	47
Discussão.....	51
Conclusões.....	55
Referências.....	56
Apêndice.....	64
CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	66
REFERÊNCIAS.....	67

INTRODUÇÃO GERAL

Estudos das invasões biológicas têm aumentado cada vez mais ao longo dos anos gerando interesse de pesquisadores em diversas áreas (Lowry et al. 2013; Simberloff and Vitule 2014), tendo pesquisas distribuídas por várias regiões do planeta (Frehse et al. 2016). Este tema é muito abrangente tendo suas pesquisas voltadas a vários aspectos como: impacto (Simberloff et al. 2013), dispersão da espécie não-nativa (Arim et al. 2006; Seebens et al. 2019), hipóteses da invasão (Catford et al. 2009), características das espécies não-nativas (Drenovsky et al. 2012; Su et al. 2020), interações (Villanueva et al. 2008). Além, disso podemos ver como as invasões alteram a diversidade de espécies (Olden & Poff 2003; Vitule et al. 2012). Porém, é importante entender mecanismos que permitem o avanço do processo de invasão de modo que possamos predizê-los (Heger & Trepl 2003). Uma forma de estudo aplicada a vários aspectos dos processos de invasões biológicas, é com o desenvolvimento de modelos matemáticos e/ou computacionais.

Modelos matemáticos são importantes para entendermos processos ecológicos (Grimm 1994) e formalizar hipóteses (Łomnicki 1988). Para processos de invasões biológicas pode ser importante para entendermos diversos dos aspectos do processo e desenvolvimento da dinâmica em suas etapas (Cannas et al. 2003). Nos estudos de invasões biológicas, hipóteses são frequentemente testadas de maneira empírica para entender seus efeitos no processo (Lowry et al. 2013). Porém, deve-se buscar a conexão entre os resultados e a teoria.

Os processos de invasão biológicas podem se diferenciar muito em suas características o que gera dinâmicas diferentes, assim como diferentes resultados. Por exemplo, quais tipos de interação são mais eficientes para impedir a invasão (Alofs & Jackson 2014), ou quantos indivíduos são necessários para os indivíduos da população da espécie não-nativa se estabelecer (Wittmann et al. 2014). Além disso, as interações das espécies não-nativas e das espécies nativas também são responsáveis por manter ou não a coexistência entre ambas. Hipóteses são criadas para os mecanismos de invasões biológicas que são responsáveis por gerar o sucesso ou fracasso da invasão (Catford et al. 2009). Assim, modelos matemáticos podem ser ferramenta para descrever estes mecanismos.

Duas hipóteses muito estudadas para invasões biológicas muito estudadas são a pressão de propágulos e a resistência biótica. A primeira diz que quanto maior a população da espécie não-nativa chega em um ambiente maior a probabilidade de estabelecimento e sucesso da invasão (Lockwood et al. 2005; Simberloff 2009). A segunda hipótese diz que interações negativas para a espécie não-nativa, como predação ou competição, impedem o estabelecimento desta espécie barrando o avanço do processo de invasão (Thomsen et al. 2006; Kimbro et al. 2013). Diversos trabalhos testam empiricamente a interação entre estas hipóteses, mostrando que a resistência biótica pode ser superada pelas pressões de propágulos (D'Antonio et al. 2001; Von Holle & Simberloff 2005; Hollebone & Hay 2007). Porém, estes mecanismos podem ser ressaltados por modelos que deixem explícito esta interação.

Na bacia do Alto Paraná a espécies de piranha nativa *Serrasalmus maculatus* passou a coexistir com a espécie cogenérica não-nativa *S. marginatus*, que foi introduzida pelo enchimento de uma represa no Baixo Paraná (Agostinho & Júlio Jr. 2002). Estas espécies potencialmente devem competir por recursos devido a

queda na abundância da espécie nativa, após a invasão e aumento da população da espécie não-nativa (Rodrigues et al. 2018). Este sistema permite testar mecanismos que permitiram o sucesso da invasão mesmo diante da presença de uma espécie competidora e como estas espécies coexistem.

O objetivo desta tese foi avaliar o uso de modelos para estudos de invasões biológicas, e desenvolver um modelo espacialmente explícito para um processo de invasão. Assim, esta tese foi dividida em dois capítulos:

- No capítulo 1, fizemos uma revisão do uso de modelos matemáticos e simulações computacionais em estudos de invasões biológicas. A partir de uma análise cientométrica vimos quais os principais interesses nestes estudos considerando os objetivos principais, as etapas dos processos de invasões biológicas, hipóteses testadas, interações entre as espécies, sejam entre espécies não-nativas ou entre espécies não-nativas e espécies nativas, e os grupos taxonômicos nos sistemas usados como referência nos modelos.

- No capítulo 2, fizemos um modelo de invasão biológica, baseado no processo de invasão da espécie de piranha *S. marginatus* na bacia do Alto Paraná. Neste modelo testamos as hipóteses de pressão de propágulos e resistência biótica no processo de invasão. Também consideramos que as características do ambiente que interagem com estas hipóteses. Por fim, discutimos quais circunstâncias permitem a coexistência entre as espécies nativa e não-nativa.

Referências

- Agostinho, C.S., Júlio Jr., H.F., 2002. Observation of an invasion of the piranha *Serrasalmus marginatus* Valenciennes, 1847 (Osteichthyes, Serrasalminidae) into the Upper Paraná River, Brazil. *Acta Sci. Biol. Sci.* 24, 391–395.
- Alofs, K.M., Jackson, D.A., 2014. Meta-analysis suggests biotic resistance in freshwater environments is driven by consumption rather than competition. *Ecology* 95, 3259–3270. <https://doi.org/10.1890/14-0060.1>
- Arim, M., Abades, S.R., Neill, P.E., Lima, M., Marquet, P.A., 2006. Spread dynamics of invasive species. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 103, 374–378. <https://doi.org/10.1073/pnas.0504272102>
- Cannas, S.A., Marco, D.E., Páez, S.A., 2003. Modelling biological invasions: Species traits, species interactions, and habitat heterogeneity. *Math. Biosci.* 183, 93–110. [https://doi.org/10.1016/S0025-5564\(02\)00213-4](https://doi.org/10.1016/S0025-5564(02)00213-4)
- Catford, J.A., Jansson, R., Nilsson, C., 2009. Reducing redundancy in invasion ecology by integrating hypotheses into a single theoretical framework. *Divers. Distrib.* 15, 22–40. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2008.00521.x>
- D’Antonio, C., Levine, J., Thomsen, M., Antonio, C.D., Levine, J., Thomsen, M., 2001. Ecosystem resistance to invasion and the role of propagule supply: a California perspective. *J. Mediterr. Ecol.* 2, 233–245. <https://doi.org/10.1.1.470.8746>
- Drenovsky, R.E., Grewell, B.J., D’Antonio, C.M., Funk, J.L., James, J.J., Molinari, N., Parker, I.M., Richards, C.L., 2012. A functional trait perspective on plant invasion. *Ann. Bot.* 110, 141–153. <https://doi.org/10.1093/aob/mcs100>
- Frehse, F. de A., Braga, R.R., Nocera, G.A., Vitule, J.R.S., 2016. Non-native species and invasion biology in a megadiverse country: scientometric analysis and ecological interactions in Brazil. *Biol. Invasions* 18, 3713–3725. <https://doi.org/10.1007/s10530-016-1260-9>
- Grimm, V., 1994. Mathematical models and understanding in ecology. *Ecol. Modell.* 75–76, 641–651. [https://doi.org/10.1016/0304-3800\(94\)90056-6](https://doi.org/10.1016/0304-3800(94)90056-6)
- Heger, T., Trepl, L., 2003. Predicting biological invasions. *Biol. Invasions* 5, 313–321. <https://doi.org/10.1023/b:binv.0000005568.44154.12>
- Hollebone, A.L., Hay, M.E., 2007. Propagule pressure of an invasive crab overwhelms native biotic resistance. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 342, 191–196. <https://doi.org/10.3354/meps342191>
- Kimbro, D.L., Cheng, B.S., Grosholz, E.D., 2013. Biotic resistance in marine environments. *Ecol. Lett.* 16, 821–833. <https://doi.org/10.1111/ele.12106>
- Lockwood, J.L., Cassey, P., Blackburn, T., 2005. The role of propagule pressure in explaining species invasions. *Trends Ecol. Evol.* 20, 223–228. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.02.004>

- Łomnicki, A., 1988. The Place of Modelling in Ecology. *Oikos* 52, 139.
<https://doi.org/10.2307/3565240>
- Lowry, E., Rollinson, E.J., Laybourn, A.J., Scott, T.E., Aiello-Lammens, M.E., Gray, S.M., Mickle, J., Gurevitch, J., 2013. Biological invasions: A field synopsis, systematic review, and database of the literature. *Ecol. Evol.* 3, 182–196. <https://doi.org/10.1002/ece3.431>
- Olden, J.D., Poff, N.L., 2003. Toward a Mechanistic Understanding and Prediction of Biotic Homogenization. *Am. Nat.* 162, 442–460. <https://doi.org/10.1086/378212>
- Rodrigues, A.C., de Santana, H.S., Baumgartner, M.T., Gomes, L.C., 2018. Coexistence between native and nonnative species: the invasion process and adjustments in distribution through time for congeneric piranhas in a Neotropical floodplain. *Hydrobiologia* 817, 279–291.
<https://doi.org/10.1007/s10750-018-3541-z>
- Seebens, H., Briski, E., Ghabooli, S., Shiganova, T., MacIsaac, H.J., Blasius, B., 2019. Non-native species spread in a complex network: The interaction of global transport and local population dynamics determines invasion success. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 286.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2019.0036>
- Simberloff, D., 2009. The Role of Propagule Pressure in Biological Invasions. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 40, 81–102. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120304>
- Simberloff, D., Martin, J.L., Genovesi, P., Maris, V., Wardle, D.A., Aronson, J., Courchamp, F., Galil, B., García-Berthou, E., Pascal, M., Pyšek, P., Sousa, R., Tabacchi, E., Vilà, M., 2013. Impacts of biological invasions: What's what and the way forward. *Trends Ecol. Evol.* 28, 58–66. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.07.013>
- Simberloff, D., Vitule, J.R.S., 2014. A call for an end to calls for the end of invasion biology. *Oikos* 123, 408–413. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2013.01228.x>
- Su, G., Villéger, S., Brosse, S., 2020. Morphological sorting of introduced freshwater fish species within and between donor realms. *Glob. Ecol. Biogeogr.* geb.13054.
<https://doi.org/10.1111/geb.13054>
- Thomsen, M.A., D'Antonio, C.M., Suttle, K.B., Sousa, W.P., 2006. Ecological resistance, seed density and their interactions determine patterns of invasion in a California coastal grassland. *Ecol. Lett.* 9, 160–170. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00857.x>
- Villanueva, M.C.S., Isumbisho, M., Kaningini, B., Moreau, J., Micha, J.-C., 2008. Modeling trophic interactions in Lake Kivu: What roles do exotics play? *Ecol. Modell.* 212, 422–438.
<https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2007.10.047>
- Vitule, J.R.S., Skóra, F., Abilhoa, V., 2012. Homogenization of freshwater fish faunas after the elimination of a natural barrier by a dam in Neotropics. *Divers. Distrib.* 18, 111–120.
<https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2011.00821.x>
- Von Holle, B., Simberloff, D., 2005. Ecological resistance to biological invasion overwhelmed by propagule pressure. *Ecology* 86, 3212–3218. <https://doi.org/10.1890/05-0427>

Wittmann, M.J., Metzler, D., Gabriel, W., Jeschke, J.M., 2014. Decomposing propagule pressure: The effects of propagule size and propagule frequency on invasion success. *Oikos* 123, 441–450. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2013.01025.x>

Capítulo 1

Revisão sistematizada sobre o uso de modelos matemáticos para
estudos de invasões biológicas

Resumo

Modelos matemáticos e computacionais são importantes para o desenvolvimento e consolidação da teoria, além da predição de processos ecológicos. As invasões biológicas são processos cada vez mais estudados devido a sua importância para a conservação e suas implicações para a ecologia. Eventos de invasões biológicas variam muito em suas características. Através, de modelos podemos entender como essas características variam, quais os efeitos dessas variações no processo e quais as principais hipóteses testadas. Esta revisão tem o objetivo fazer uma análise cientométrica do uso de modelos para invasão biológica, questionando 5 aspectos: foco das pesquisas, fases do processo de invasão, hipóteses consideradas, tipos de interação e grupos taxonômicos mais usados como interesse. Usamos a base de dados ISI Web of Science para a busca, além de uma base de dados publicada de estudos sobre invasões biológicas. Os resultados mostraram que os estudos têm focado principalmente no impacto, dispersão e manejo de espécies não-nativas. Estes focos de pesquisa estão relacionados às fases finais do processo de invasão. Poucos artigos focaram nas hipóteses do processo da invasão e na previsão de eventos de invasão. Grande parte dos artigos com modelos de invasão mostram alguma interação entre a espécie não-nativa e as espécies nativas. A hipótese mais registrada nos modelos foi a pressão de propágulos. Esta é uma das principais hipóteses do processo de invasão devido ao seu efeito no sucesso do estabelecimento. O manejo das espécies não-nativas é mais eficiente nas fases iniciais de invasão, por isso os artigos que fazem uso de modelos matemáticos devem explorar mais as probabilidades de introdução, e hipóteses que geram o sucesso. Assim, serão maiores as possibilidades de prever eventos de invasões e consolidar o conhecimento teórico do processo de invasão biológica principalmente as etapas iniciais.

Palavras-chave: Invasão biológica; Modelos matemáticos; Modelos computacionais; Espécie não-nativa; Hipótese de invasão; Sucesso de invasão.

Introdução

Modelos matemáticos são importantes para representar e explicar o funcionamento de algum fenômeno na natureza e formar a teoria a respeito de alguma área da ciência (Scheiner & Willig 2008). Um processo muito estudado devido sua importância para conservação (Frehse et al. 2016), além das implicações para o conhecimento de ecologia é a invasão biológica (Lowry et al. 2013). Modelos matemáticos ou simulações computacionais podem ser desenvolvidos para diversas questões dentro deste tema, por exemplo, avaliar o impacto de uma espécie invasora na cadeia trófica (Tesfaye & Wolff 2018). Também podemos verificar o que determina a capacidade de dispersão da espécie não-nativa gerando sua distribuição (BenDor et al. 2006). Um objetivo importante para teoria das invasões biológicas é entender os mecanismos que definem as hipóteses para invasões e quais os efeitos das características do processo de invasão (Wittmann et al. 2014), ou quais os possíveis resultados de técnicas de manejo aplicadas às populações não-nativas. O desenvolvimento de modelos matemáticos que integrem os conhecimentos de invasões biológicas e ecologia nos permite consolidar a teoria a respeito deste tema.

Revisões sobre invasões biológicas mostram diferenças na frequência de estudos entre regiões e grupos taxonômicos, o que pode gerar lacunas no conhecimento deste tema (Pyšek et al. 2008). Modelos teóricos para o processo de invasão que consideram características gerais, i. e. aplicadas à quaisquer espécies ou ambientes, são importantes para o desenvolvimento da teoria, porém grupos taxonômicos diferentes podem ter características que demandam modelos próprios. Estes modelos podem ser mais acurados, explicando diferenças a cerca dos resultados possíveis do processo de invasão, como sucesso ou impacto. Diferenças taxonômicas podem levar um determinado grupo a ter mais eventos com sucesso de invasão do que outros (Jeschke 2008). Características da história de vida de cada espécie que podem influenciar na probabilidade de estabelecimento (Järemo & Bengtsson 2011), ou o tipo de vetor de introdução que deve ser modelado para cada grupo. Por exemplo, para organismos marinhos a probabilidade de introdução está ligada ao seu transporte por águas de lastro (Seebens et al. 2016).

Diversas hipóteses foram criadas atribuindo o sucesso as características das espécies não-nativas, espécies nativas, ambiente e as interações entre estes (Gilioli et al. 2013). Estas hipóteses são frequentemente testadas em estudos experimentais ou de coletas em campo, por exemplo, experimentos que interagem a pressão de propágulo e a resistência biótica mostrando que o número de indivíduos que chegam em um ambiente é importante para superar interações negativas (Gilioli et al. 2013). Outras pesquisas utilizam dados de eventos reais de invasões para testar entre as hipóteses de naturalização ou adaptação, qual explica melhor o sucesso de invasão (Skóra et al. 2015). Porém, podemos usar modelos matemáticos para tentar descrever o funcionamento das

hipóteses durante o processo e quais os resultados da variação das características do processo de invasão (Drake & Lodge 2006; Jones et al. 2013).

Outro aspecto importante da invasão biológica que pode ser considerado em modelos teóricos é a diversidade de interações possíveis entre a espécie não-nativa e as espécies nativas, ou entre espécies não-nativas. Exemplos são a competição (Krassoi et al. 2008; Ammunét et al. 2014), a predação (Doherty et al. 2015) e a herbivoria (Meza-Lopez & Siemann 2015). Estas interações podem afetar as populações das espécies nativas causando o declínio das populações podendo levar a extinção local (Ocampo-Ariza et al. 2018; Kappler et al. 2019). Como consequência pode ocorrer uma série de transformações em outros níveis de organização biológica como comunidades e ecossistemas (Anderson et al. 2006; Martin et al. 2010).

Revisões sistemáticas são importantes para avaliar o conhecimento e principais questões levantadas em alguma área de conhecimento permitindo que sejam comparadas e principalmente revelar lacunas desta área (Moher et al. 2009; Lowry et al. 2013). Devido a importância de modelos matemáticos ou computacionais para o desenvolvimento de pesquisas sobre invasões biológicas, o objetivo deste estudo é fazer uma análise cientométrica do uso de modelos matemáticos ou de simulações computacionais em questões que envolvam o tema. Para isso buscamos responder as seguintes questões: (1) Qual o foco principal do desenvolvimento do modelo? (2) Quais fases do processo de invasão são mais usadas? (3) Quais as hipóteses mais consideradas nos modelos? (4) Quais tipos de interação das espécies não-nativas? (5) Quais grupos taxonômicos são mais usados como referência?

Métodos

Fizemos uma revisão sistemática usando a base de dados ISI Web of Science para artigos com modelos aplicados a invasão biológica. Usamos o conjunto de palavras-chaves “*inva* OR introduced OR alien OR exotic OR non-native OR non-indigenous AND species AND ‘mathematical model*’ OR ‘computational model*’ OR ‘ecological model*’*” na opção ‘Todos os campos’. A busca foi feita em Setembro de 2019 e o artigo mais antigo registrado foi de 1989, portanto os estudos estavam dentro deste período. Após a busca por palavras-chaves usamos o filtro por categoria do Web of Science no qual consideramos as categorias: “*ecology, mathematical computational biology, biology, environmental sciences, mathematics applied, evolutionary biology, biodiversity conservation, multidisciplinary sciences, mathematics interdisciplinary application, computer science interdisciplinary applications, marine freshwater biology, physics mathematical, plant sciences, zoology, computer science theory methods, environmental studies, mathematics, oceanography, fisheries, behavioral sciences, forestry, ornithology, statistics*”

probability". Para incluirmos o artigo nesta revisão, consideramos aqueles que utilizavam em seus métodos: modelos matemáticos, simulações computacionais que incluíssem a dinâmica de alguma espécie não-nativa ou que abordassem a invasões biológicas de forma teórica. Inicialmente avaliamos os artigos pelo título e resumo. Artigos fora do tema invasões biológicas ou se não mencionassem modelos ou simulações computacionais foram retirados. Não consideramos modelos lineares generalizados, pelo caráter estatístico, porém consideramos artigos que definissem funções de probabilidade para variáveis do processo de invasão (e. g. como feito por Duncan et al., 2019).

Além dos artigos da busca acima, adicionamos os artigos da revisão sobre invasões biológicas de Lowry et al. (2013). Usamos a planilhada do apêndice 4 do material suplementar, no qual filtramos os artigos classificados como "*Modelling*". Artigos já registrados na busca foram desconsiderados nesta base. Estes artigos também passaram pelo processo de seleção para se encaixar critérios estabelecidos anteriormente. Nesta revisão não foram incluídos artigos com modelos de regressão (lineares ou lineares generalizados) ou artigos com modelos de nicho por se tratarem de modelos estatísticos.

Em cada artigo foram observados as seguintes características: foco do artigo, estágio da invasão do processo de invasão do modelo, hipóteses para a invasão, interação entre espécies e grupos taxonômicos. O foco do artigo é o principal interesse ou objetivo do artigo a respeito do tema invasões biológicas. Os artigos foram classificados como: dispersão - no qual trata da dispersão da espécie não-nativa na região onde a invasão ocorre; manejo - sobre efeitos do manejo na população não-nativa; probabilidade de introdução - quando o modelo considera as formas de dispersão mediadas pelo ser humano; hipóteses de invasão - sobre hipóteses que refletem os mecanismos que permitem uma espécie se estabelecer no ambiente não-nativo; impacto na população - quando trata do efeito em uma determinada espécie; impacto na comunidade - quando o efeito é mais de uma espécie; impacto no ecossistema - alterações de padrão do ecossistema; dinâmica da não-nativa - quando trata da dinâmica populacional da espécie não-nativa no seu ambiente não nativo; dinâmica da comunidade - trabalha com a dinâmica da comunidade na qual uma espécie não-nativa está inserida, porém sem considerar quais foram os possíveis efeitos da introdução. Cada artigo poderia ter mais de uma observação em cada uma destas características, conforme as classificações que adotamos, por isso o número de registros pode sobrepor o número de artigos.

Para os estágios da invasão classificamos os artigos de acordo com as características do modelo, tendo como base os estágios descritos por Blackburn et al. (2011), sendo definidas como: transporte, introdução, estabelecimento, dispersão ou impacto. Para transporte definimos modelos que envolvam probabilidades de introduzir uma nova espécie por diferentes vias ou vetores de introdução, se o modelo matemático envolve e pressão de propágulo colocamos como introdução.

Para estabelecimento são aqueles que envolvem a capacidade da espécie se manter ou não no novo ambiente, por exemplo modelos de competição que sugerem uma dinâmica desde a chegada até a extinção de um das espécies, nativa ou não-nativa. Para impacto definimos os artigos que abordam somente o efeito da invasão sem citar uma etapa do processo de invasão biológica. Para contabilizar as hipóteses consideradas nos artigos tomamos como referência as hipóteses descritas por Catford et al. (2009). Alguns artigos destacavam de maneira clara as hipóteses dos processos de invasões biológicas consideradas no modelo, por exemplo, *biotic resistance* ou *propagule pressure*. Em outros artigos foi possível definir as hipóteses sobre as causas de sucesso de invasão que eram mais próximas as definidas por Catford et al. (2009). Decidimos aqui manter os termos em inglês para não gerar conflitos com outras possíveis formas de tradução e deixar claro como as hipóteses são escritas nos artigos. Erros nos usos de termos podem ocorrer no desenvolvimento de uma pesquisa o que gera confusões a respeito do conceito deste termo ou hipótese (Lockwood et al. 2009).

As interações ecológicas foram classificadas inicialmente em dois tipos, entre espécie não-nativa e espécie não-nativa ou espécie não-nativa e espécies nativas. Alguns modelos com interação entre não-nativas foram desenvolvidas no contexto de controle biológico. Neste caso somente consideramos a interação da espécie não-nativa que é alvo do manejo com as espécies nativas e classificamos o artigo como manejo. Para as interações com as espécies nativas classificamos a espécie não-nativa de acordo com o papel na interação, como predador, presa, competidor, parasita, herbívoro, produtor e alteração abiótica. Esta última é quando a espécie invasora gera alguma alteração no ambiente sem interação direta com as espécies nativas. Para os grupos taxonômicos dos artigos, classificamos como: plantas, mamíferos, aves, peixes, répteis, anfíbios, insetos, invertebrados (exceto insetos) e outros, no qual foram considerados outros grupos taxonômicos (fungos, protozoários, alga, entre outros). Classificamos como teóricos artigos que não eram sobre algum grupo taxonômico específico. A análise foi descritiva e usamos como índice o número de registros de cada classificação por categoria.

Resultados

Dos 1151 artigos encontrados na base de dados ISI Web of Science, 181 estavam de acordo com os critérios de seleção (Figura 1). Após retirar artigos repetidos e selecionarmos os artigos que se encaixavam em nosso critério, restaram 32 artigos da base de artigos disponibilizada por Lowry et al. (2013). Assim, o total de artigos analisados foi de 213 artigos. O foco mais registrado entre os artigos foi dispersão (n=65), seguindo em ordem de frequência por manejo (n=42), hipóteses de invasão (n=39), impacto na população (n=35), impacto na comunidade (n=22), dinâmica da espécie

não-nativa (n=20), dinâmica da comunidade (n=13), impacto no ecossistema (n=12), probabilidade de introdução (n=11) e dinâmica da espécie nativa (n=1; Figura 2).

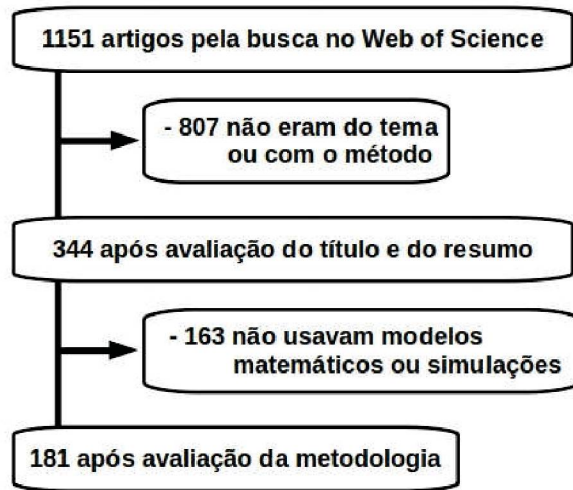


Figura 1: Passos da seleção dos artigos à serem usados para o estudo. Estes se referem aos artigos da revisão sistemática. Sem considerar os registrados por Lowry et al. (2013).



Figura 2: Número de registro que cada classificação de foco de interesse apareceu nos artigos. Artigos podiam ter mais de um foco como sucesso de invasão e impacto.

Grande parte dos modelos incluía diversas etapas do processo de invasão sendo a mais registrada a dispersão (n=110), seguido por impacto (n=71), estabelecimento (n=65), introdução (n=19) e transporte (n=9; Figura 3). Nem todos os artigos deixavam claros hipóteses a cerca do processo de invasão, a mais identificada foi *propagule pressure* (n=9) e depois *disturbance* (n=7). Em seguida temos *biotic resistance*, *enemy of my enemy*, *enemy release* (n=5), *increased resource availability* (n=4), *opportunity windows* (n=2), *empty niche*, *naturalization*, *biotic indirect effects*, *behaviour* e *novel weapons* (n=1; Figura 4).

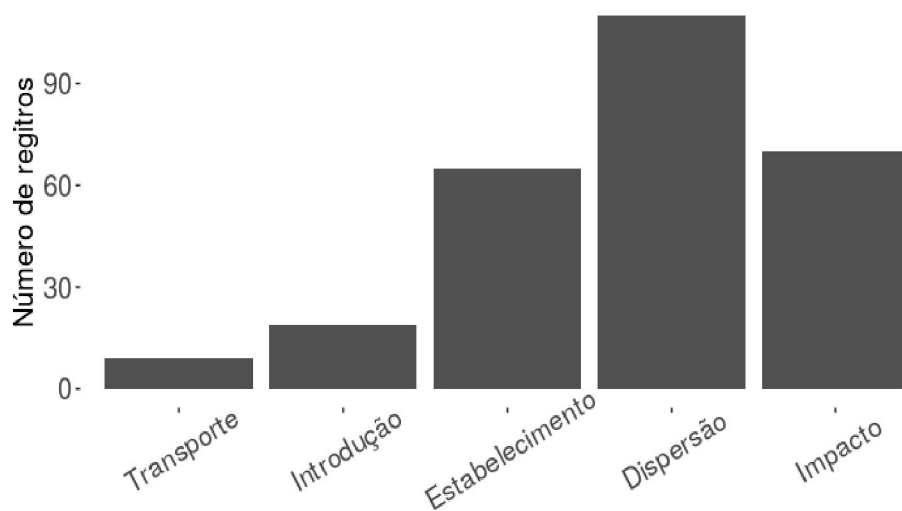


Figura 3: Número de registros de cada fase do processo de invasão classificados nos artigos. As fases seguem da sequência do processo de invasão.

Os grupos taxonômicos o mais registrado foi o das plantas (n=56), seguido por invertebrados (n=53), insetos (n=23), mamíferos (n=20), peixes (n=18), aves (n=3) e anfíbios (n=1). Outros 13 artigos envolviam outros grupos taxonômicos, por exemplo algas, zooplâncton e fungos (Figura 5). Em 10 artigos, os modelos envolviam a interação entre espécies não-nativas. Sete destes artigos são da interação entre gato, predador de topo, com mamíferos não-nativas, coelho ou ratos, que servem de presa. Um dos artigos o modelo era sobre a interação mutualística entre as espécies não-nativas na qual uma é uma planta e a outra um inseto polinizador. As interações registradas foram, competição (n=50), predador (n=32), parasita (n=14), alteração abiótica (n=12), presa (n=8), herbívoros (n=7) e produtor (n=5; Figura 6). Diversos desses estudos apesar de serem focados em um grupo, não apontavam para alguma espécie, mas características do sistema que eram particulares daquele grupo. Ocorreram também 57 artigos teóricos que podiam ser abordando algum tópico de invasões biológicas.

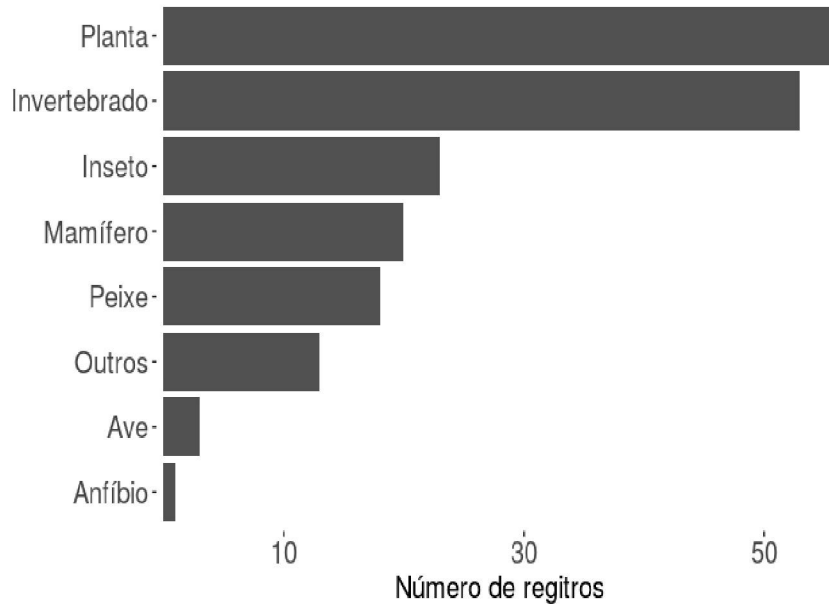


Figura 4: Número registro dos grupos taxonômicos usados de referência para os modelos.

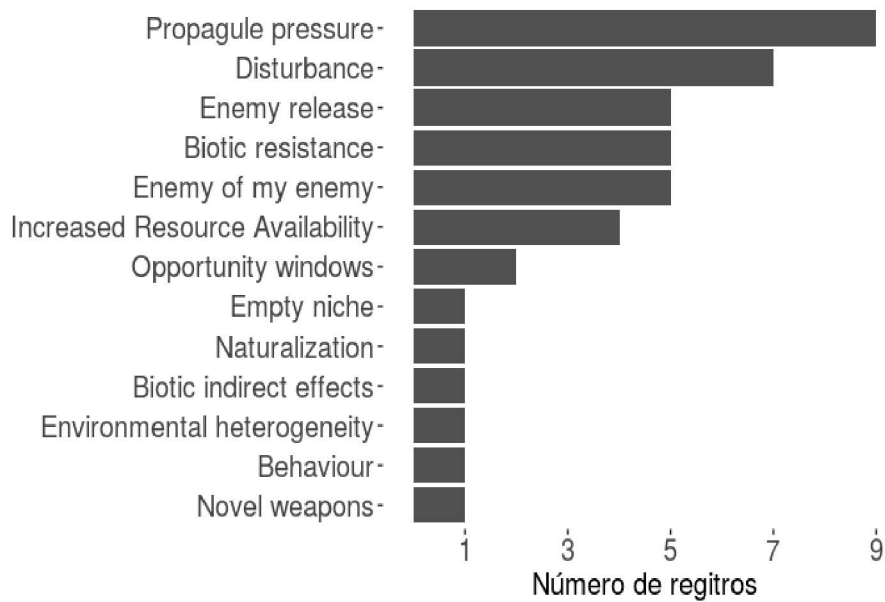


Figura 5: Número de registros das hipótese para o sucesso de invasão considerando as hipóteses explícitas nos artigos e aquelas que conseguimos classificar pelo tipo de interação.



Figura 6: Número de registros das interações entre espécies não-nativas com as espécies nativas nos modelos.

Discussão

Os estudos das invasões biológicas formam um tema muito amplo que podem abordar diversas questões, tanto biológicas, quanto sociais e econômicas (Simberloff et al. 2013). Os principais focos dos artigos com uso de modelos foram o impacto, considerando os diversos níveis, a dispersão e o manejo. Estes últimos têm relação com o impacto das não-nativas. Estudos focados na dispersão mostram a preocupação com as espécies que já apresentam impactos na região onde a espécie não-nativa está introduzida, por exemplo, Masoodi et al. (2013) desenvolveram um modelo preditivo para a dispersão da planta *Alternanthera philoxeroides* em um lago na Índia devido a perda de diversidade de plantas em regiões alagadas onde esta espécie foi introduzida. Modelos focados no manejo, podem ser usados para prever os efeitos de diferentes métodos de manejo em populações de felinos e outros mamíferos invasores que causam declínio nas populações de aves em ilhas (Courchamp & Sugihara 1999; Courchamp et al. 1999). Nosso resultado difere da tendência encontrada para artigos sobre invasões biológicas, quando considerados os diversos tipos de estudo, no qual hipóteses para invasão são os mais testados (Lowry et al. 2013)

O foco dos estudos com modelos para invasões biológicas em manejo, impacto e dispersão está relacionado com as fases do processo de invasão. Apesar do impacto ser possível em qualquer momento a partir da introdução, os modelos que focam neste aspecto da invasão têm com referências espécies já estabelecidas. Em nosso resultado, as fases mais abordadas nos modelos

foram as finais do processo de invasão. O desenvolvimento da ciência de invasões biológicas se deu pelos estudos dos impactos das não-nativas (Simberloff et al. 2013). Dessa maneira é somente a partir do estabelecimento da não-nativa e da detecção deste impacto que é chamado a atenção para o processo de invasão que está ocorrendo.

Apesar de difícil de prever os eventos de invasões biológicas, a aplicação de técnicas o manejo nas etapas iniciais a um evento de introdução é mais eficiente e pode prevenir efeitos irreversíveis (Simberloff et al. 2013). Por exemplo, trabalhos sobre manejo nas fases de dispersão da espécie não-nativa, mostram que nestes casos há uma preocupação em prevenir que o impacto se espalhe para todo o ambiente, sendo que no ponto de introdução os efeitos já devem ter ocorrido (Kanary et al. 2014). Assim, é importante o desenvolvimento de pesquisas que foquem nas etapas iniciais do processo de invasão.

Modelos podem ter uma abordagem teórica ou serem preditivos para algum processo de invasão. Mesmo seguindo a primeira abordagem, a acurácia do modelo quanto a algum sistema depende de sua caracterização adequada. Estudar estas características podem auxiliar na predição de novos processos de invasão (Heger & Trepl 2003). Para cada grupo taxonômico as formas de introdução, estabelecimento e dispersão dependem de suas características e do ambiente onde estão inseridos. Um exemplo, são os peixes, no qual atividades como aquicultura representam grande ameaça devido ao potencial de introdução de novas espécies (Bezerra et al. 2019). A probabilidade de introdução de peixes em ecossistemas de água doce pode ser estimada através de modelo sócio-ecológico que é parametrizado por dados de atividade humana (Drake & Mandrak 2014). Para espécies marinhas a água de lastro é um dos principais vetores, por isso a probabilidade de introdução é definida pelo número de embarcações que chegam em determinado ambiente (Seebens et al. 2013). Para aves outras atividades como comércio de animais em cativeiro e solturas intencionais são as formas mais comuns de introdução (Cassey et al. 2004).

O grupo taxonômico com mais frequência nos artigos é o das plantas. Isto segue o padrão encontrado em outras revisões de invasões biológicas (Pyšek et al. 2008; Frehse et al. 2016). Entre os vertebrados, o grupo mais estudado foi dos mamíferos, mesmo não sendo o grupo com mais registros de invasão (Seebens et al. 2017). Porém, deste grupo, dez artigos tinham o mesmo processo de invasão como referência. O foco destes artigos era o impacto de gatos e coelhos ou gatos e ratos em aves e quais possíveis formas de manejo. Para peixes porém, os estudos se diversificam em relação as espécies. A espécie *Neogobius melanostomus*, tem três estudos sobre alterações no ecossistema, dispersão e probabilidade de introdução. Diversos estudos sobre o processo de invasão biológico são teóricos, não considerando qualquer grupo taxonômico. Isto é

importante para o desenvolvimento de regras gerais para o processo de invasão biológica que podem ser extrapolados para quaisquer sistemas.

Tirando os artigos de controle biológico, poucos artigos deram ênfase às interações entre espécies não-nativas e somente um destes havia interação positiva. A preocupação com este tipo de interação deve aumentar com o tempo. O número de registros de novas invasões tem aumentado cada vez mais (Seebens et al. 2017), com isso existe a possibilidade de interações positivas entre espécies não-nativas que aumentarem as chances de estabelecimento conforme as invasões acontecem. Além disso, estas interações podem aumentar o nível de efeito de ambas as invasoras na comunidade e ecossistema onde foram introduzidas (Simberloff & Holle 1999). Esta possibilidade gerou a hipótese de fusão invasora que têm sido cada vez mais corroborada por pesquisas de invasões (Braga et al. 2018).

Muitos estudos sobre biologia de invasões não focam nas interações entre espécie não nativa e comunidade nativa (Frehse et al. 2016), mas em pesquisas com modelos matemáticos isto é bem recorrente. Na teoria ecológica, entre os modelos matemáticos mais conhecidos estão os modelos de competição e os modelos de presa-predador desenvolvidos a partir de equações diferenciais (Scudo & Ziegler 1978). Estes modelos são aplicados no contexto de invasões biológicas. Interações como competição são difíceis de medir na natureza, por isso os modelos servem como ferramenta para prever os resultados destas interações. Modelos de coexistência entre competidoras podem mostrar os resultados de diferenças nas capacidades de competição entre nativa e não-nativa (Ammunét et al. 2014).

Poucos artigos citaram de forma explícita hipóteses a serem compreendidas para explicar o processo de invasão. Isso mostra também o menor uso de modelos para questões teóricas. A hipótese da pressão de propágulo foi a mais registrada nos artigos. Esta hipótese está ligada as etapas iniciais da invasão, pois o número de indivíduos que chegam no novo ambiente depende de quantos sobreviveram aos filtros ambientais antes da introdução. É uma hipótese muito importante, pois independente das características da espécie não-nativa e sua interação com o ambiente invadido a probabilidade de sucesso na invasão aumenta com o aumento do número de indivíduos da população não nativa chegando (Von Holle & Simberloff 2005). Isto pode camuflar os resultados de pesquisas que comparam características das espécies não-nativas para inferir quais geram maior probabilidade de sucesso de invasão (Colautti et al. 2006). Além disso, existe uma interação direta do humano com o número de indivíduos que são retirados do ambiente nativo e levados para fora dos limites de distribuição (Catford et al. 2009). Modelos que incluem a pressão de propágulo devem sempre se atentar a forma na qual esta é definida, pois a pressão de propágulo não está ligada somente a um evento de introdução, mas podem ser diversas introduções em um

determinado intervalo de tempo e isso tem efeito sobre o processo de invasão (Wittmann et al. 2014).

A hipótese de resistência biótica considera que interações negativas para população da espécie não-nativa como competição podem impedir o avanço do processo de invasão (D'Antonio et al. 2001). Porém, apesar desta interação ser a mais considerada nos artigos, poucos refletem sobre o efeito no processo de invasão. Isto mostra novamente a preocupação com o efeito da espécie não-nativa na população da espécie nativa.

Alguns artigos colocam as mudanças climáticas como hipóteses para a invasão. Neste trabalho consideramos aquelas contidas em (Catford et al. 2009), porém é sugerido que as mudanças climáticas têm efeitos sobre o processo de invasão e pode ser colocada como hipótese para o sucesso devido a alteração no ecossistema beneficiando as espécies não-nativas (Hellmann et al. 2008). Artigos baseados em modelos de nicho, mostram possíveis eventos de introdução pelo surgimento de áreas nas quais espécies conhecida como invasoras podem se dispersar (Barbosa et al. 2013). Porém, modelos de nicho não definem em si um mecanismo do processo de invasão, mas afetam as respostas das espécies a estes mecanismos.

O uso de modelos na ecologia em geral sofre um déficit de pesquisas quando comparados com outras áreas da ciência (Rossberg et al. 2019). Isto pode estar afetando também o progresso no uso de modelos para entender invasões biológicas. Conhecimentos básicos de ecologia, como competição ou interação predador-presa, podem ser usados para entender os processos de invasões biológicas (Couchamp et al. 2015), porém existem características próprias que diferenciam de outras áreas da ecologia, por exemplo distância entre origem e ponto de invasão (Simberloff & Vitale 2014). Por isso, a necessidade de estudos com suas próprias dinâmicas e métodos criativos para entender os mecanismos dos processos de invasões biológicas.

Revisões anteriores sobre invasões biológicas mostraram que regiões menos desenvolvidas economicamente, porém com grande diversidade têm sido e menos estudada (Frehse et al. 2016), que alguns grupos taxonômicos de populações invasoras foram mais estudados que outros (Pyšek et al. 2008), que diversas hipóteses foram desenvolvidas para explicar o processo de invasão biológica, porém muitas se sobrepõem na forma como funcionam gerando redundâncias (Catford et al. 2009). Nesta revisão percebemos que estudos de invasões biológicas que fazem uso de modelos matemáticos e/ou computacionais têm como objetivo mais frequente verificar os impactos das espécies não-nativas e que diferenças nos estudos de diversos grupos taxonômicos. Além disso, poucos destes modelos ressaltam hipóteses usadas para explicar o processo. Nós consideramos serem necessários mais estudos sobre as etapas iniciais do processo de invasão. Os modelos devem ressaltar de maneira clara as possíveis hipóteses para invasões, pois podem ajudar a entender

melhor estas redundâncias e funcionamento. Estas hipóteses definem características do processo de invasão que tornam mais ou menos provável o sucesso do estabelecimento e dispersão. Além disso, estudos devem procurar entender diferenças entre espécies e quais características possibilitam o sucesso de invasão.

Referências

- Abrams PA (1996) Limits to the similarity of competitors under hierarchical lottery competition. *Am Nat* 148:211–219. <https://doi.org/10.1086/285920>
- Agostinho AA, Gomes LC, Julio Jr. HF (2003) Relações entre macrófitas aquáticas e fauna de peixes. *Ecol. e Manejo Macrófitas Aquáticas* 1:261–279
- Agostinho CS (2003) Reproductive aspects of piranhas *Serrasalmus spilopleura* and *Serrasalmus marginatus* into the upper Paraná River, Brazil. *Braz J Biol* 63:1–6. <https://doi.org/10.1590/S1519-69842003000100002>
- Agostinho CS, Júlio Jr. HF (2002) Observation of an invasion of the piranha *Serrasalmus marginatus* Valenciennes, 1847 (Osteichthyes, Serrasalminae) into the Upper Paraná River, Brazil. *Acta Sci Biol Sci* 24:391–395
- Alofs KM, Jackson DA (2014) Meta-analysis suggests biotic resistance in freshwater environments is driven by consumption rather than competition. *Ecology* 95:3259–3270. <https://doi.org/10.1890/14-0060.1>
- Amarasekare P, Nisbet RM (2001) Spatial heterogeneity, source-sink dynamics, and the local coexistence of competing species. *Am Nat* 158:572–584. <https://doi.org/10.1086/323586>
- Ammunét T, Klemola T, Parvinen K (2014) Consequences of asymmetric competition between resident and invasive defoliators: A novel empirically based modelling approach. *Theor Popul Biol* 92:107–117. <https://doi.org/10.1016/j.tpb.2013.12.006>
- Anderson CB, Griffith CR, Rosemond AD, et al (2006) The effects of invasive North American beavers on riparian plant communities in Cape Horn, Chile: Do exotic beavers engineer differently in sub-Antarctic ecosystems? *Biol Conserv* 128:467–474. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.10.011>
- Arim M, Abades SR, Neill PE, et al (2006) Spread dynamics of invasive species. *Proc Natl Acad Sci U S A* 103:374–378. <https://doi.org/10.1073/pnas.0504272102>
- Baltz DM, Moyle PB (1993) Invasion Resistance to Introduced Species by a Native Assemblage of California Stream Fishes. *Ecol Appl* 3:246–255. <https://doi.org/10.2307/1941827>
- Barbosa FG, Pillar VD, Palmer AR, Melo AS (2013) Predicting the current distribution and potential spread of the exotic grass *Eragrostis plana* Nees in South America and identifying a bioclimatic niche shift during invasion. *Austral Ecol* 38:260–267. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2012.02399.x>
- Barbosa NPU, Ferreira JA, Nascimento CAR, et al (2018) Prediction of future risk of invasion by *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) (Mollusca, Bivalvia, Mytilidae) in Brazil with cellular automata. *Ecol Indic* 92:30–39. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2018.01.005>
- BenDor TK, Metcalf SS, Fontenot LE, et al (2006) Modeling the spread of the Emerald Ash Borer. *Ecol Modell* 197:221–236. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2006.03.003>

- Bezerra LAV, Freitas MO, Daga VS, et al (2019) A network meta-analysis of threats to South American fish biodiversity. *Fish Fish* 20:620–639. <https://doi.org/10.1111/faf.12365>
- Blackburn TM, Pyšek P, Bacher S, et al (2011) A proposed unified framework for biological invasions. *Trends Ecol Evol* 26:333–339. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.03.023>
- Bolker B, Pacala SW (1997) Using moment equations to understand stochastically driven spatial pattern formation in ecological systems. *Theor Popul Biol* 52:179–197. <https://doi.org/10.1006/tpbi.1997.1331>
- Bolker BM, Pacala SW (1999) Spatial moment equations for plant competition: Understanding spatial strategies and the advantages of short dispersal. *Am Nat* 153:575–602. <https://doi.org/10.1086/303199>
- Braga RR, Gómez-Aparicio L, Heger T, et al (2018) Structuring evidence for invasional meltdown: broad support but with biases and gaps. *Biol. Invasions* 20:923–936
- Cannas SA, Marco DE, Páez SA (2003) Modelling biological invasions: Species traits, species interactions, and habitat heterogeneity. *Math Biosci* 183:93–110. [https://doi.org/10.1016/S0025-5564\(02\)00213-4](https://doi.org/10.1016/S0025-5564(02)00213-4)
- Cassey P, Blackburn TM, Russell GJ, et al (2004) Influences on the transport and establishment of exotic bird species: An analysis of the parrots (Psittaciformes) of the world. *Glob Chang Biol* 10:417–426. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2003.00748.x>
- Catford JA, Jansson R, Nilsson C (2009) Reducing redundancy in invasion ecology by integrating hypotheses into a single theoretical framework. *Divers Distrib* 15:22–40. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2008.00521.x>
- Chesson P (2000) Mechanisms of Maintenance of Species Diversity. *Annu Rev Ecol Syst* 31:343–366. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.31.1.343>
- Chesson PL, Warner RR (1981) Environmental Variability Promotes Coexistence in Lottery Competitive Systems. *Am Nat* 117:923–943. <https://doi.org/10.1086/283778>
- Colautti RI, Grigorovich IA, MacIsaac HJ (2006) Propagule pressure: A null model for biological invasions. *Biol Invasions* 8:1023–1037. <https://doi.org/10.1007/s10530-005-3735-y>
- Courchamp F, Dunne JA, Le Maho Y, et al (2015) Fundamental ecology is fundamental. *Trends Ecol Evol* 30:9–16. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2014.11.005>
- Courchamp F, Langlais M, Sugihara G (1999) Control of rabbits to protect island birds from cat predation. *Biol Conserv* 89:219–225. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(98\)00131-1](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(98)00131-1)
- Courchamp F, Sugihara G (1999) Modeling the Biological Control of an Alien Predator to Protect Island Species from Extinction. *Ecol Appl* 9:112. <https://doi.org/10.2307/2641172>
- D’Antonio C, Levine J, Thomsen M, et al (2001) Ecosystem resistance to invasion and the role of propagule supply: a California perspective. *J Mediterr Ecol* 2:233–245. <https://doi.org/10.1.1.470.8746>

- Doherty TS, Dickman CR, Nimmo DG, Ritchie EG (2015) Multiple threats, or multiplying the threats? Interactions between invasive predators and other ecological disturbances. *Biol Conserv* 190:60–68. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2015.05.013>
- Drake DAR, Mandrak NE (2014) Bycatch, bait, anglers, and roads: Quantifying vector activity and propagule introduction risk across lake ecosystems. *Ecol Appl* 24:877–894. <https://doi.org/10.1890/13-0541.1>
- Drake JM, Lodge DM (2006) Allee effects, propagule pressure and the probability of establishment: Risk analysis for biological invasions. *Biol Invasions* 8:365–375. <https://doi.org/10.1007/s10530-004-8122-6>
- Drenovsky RE, Grewell BJ, D’Antonio CM, et al (2012) A functional trait perspective on plant invasion. *Ann Bot* 110:141–153. <https://doi.org/10.1093/aob/mcs100>
- Duncan RP (2016) How propagule size and environmental suitability jointly determine establishment success: a test using dung beetle introductions. *Biol Invasions* 18:985–996. <https://doi.org/10.1007/s10530-016-1083-8>
- Duncan RP, Blackburn TM, Rossinelli S, Bacher S (2014) Quantifying invasion risk: The relationship between establishment probability and founding population size. *Methods Ecol Evol* 5:1255–1263. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12288>
- Duncan RP, Cassey P, Pigot AL, Blackburn TM (2019) A general model for alien species richness. *Biol Invasions* 0123456789: <https://doi.org/10.1007/s10530-019-02003-y>
- Duncan RP, Diez JM, Sullivan JJ, et al (2009) Safe sites, seed supply, and the recruitment function in plant populations. *Ecology* 90:2129–2138. <https://doi.org/10.1890/08-1436.1>
- Frehse F de A, Braga RR, Nocera GA, Vitule JRS (2016) Non-native species and invasion biology in a megadiverse country: scientometric analysis and ecological interactions in Brazil. *Biol Invasions* 18:3713–3725. <https://doi.org/10.1007/s10530-016-1260-9>
- Gilioli G, Pasquali S, Tramontini S, Riolo F (2013) Modelling local and long-distance dispersal of invasive chestnut gall wasp in Europe. *Ecol Modell* 263:281–290. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2013.05.011>
- Grimm V (1994) Mathematical models and understanding in ecology. *Ecol Modell* 75–76:641–651. [https://doi.org/10.1016/0304-3800\(94\)90056-6](https://doi.org/10.1016/0304-3800(94)90056-6)
- Hastings A (1980) Disturbance, coexistence, history, and competition for space. *Theor Popul Biol* 18:363–373. [https://doi.org/10.1016/0040-5809\(80\)90059-3](https://doi.org/10.1016/0040-5809(80)90059-3)
- Heger T, Trepl L (2003) Predicting biological invasions. *Biol Invasions* 5:313–321. <https://doi.org/10.1023/b:binv.0000005568.44154.12>
- Hellmann JJ, Byers JE, Bierwagen BG, Dukes JS (2008) Five potential consequences of climate change for invasive species. *Conserv Biol* 22:534–543. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2008.00951.x>

- Hollebone AL, Hay ME (2007) Propagule pressure of an invasive crab overwhelms native biotic resistance. *Mar Ecol Prog Ser* 342:191–196. <https://doi.org/10.3354/meps342191>
- Holt RD, Grover J, Tilman D (1994) Simple Rules for Interspecific Dominance in Systems with Exploitative and Apparent Competition. *Am Nat* 144:741–771. <https://doi.org/10.1086/285705>
- Huang H mei, Zhang L quan, Guan Y juan, Wang D hui (2008) A cellular automata model for population expansion of *Spartina alterniflora* at Jiuduansha Shoals, Shanghai, China. *Estuar Coast Shelf Sci* 77:47–55. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2007.09.003>
- Hui C, Richardson DM (2019) How to Invade an Ecological Network. *Trends Ecol Evol* 34:121–131. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2018.11.003>
- Järemo J, Bengtsson G (2011) On the importance of life history and age structure in biological invasions. *Ecol Modell* 222:485–492. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2010.11.012>
- Jeschke JM (2008) Across islands and continents, mammals are more successful invaders than birds. *Divers Distrib* 14:913–916. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2008.00488.x>
- Jones EI, Nuismer SL, Gomulkiewicz R (2013) Revisiting Darwin’s conundrum reveals a twist on the relationship between phylogenetic distance and invasibility. *Proc Natl Acad Sci U S A* 110:20627–20632. <https://doi.org/10.1073/pnas.1310247110>
- Júlio Júnior HF, Tós CD, Agostinho ÂA, Pavanelli CS (2009) A massive invasion of fish species after eliminating a natural barrier in the upper rio Paraná basin. *Neotrop Ichthyol* 7:709–718. <https://doi.org/10.1590/S1679-62252009000400021>
- Kanary L, Musgrave J, Tyson RC, et al (2014) Modelling the dynamics of invasion and control of competing green crab genotypes. *Theor Ecol* 7:391–406. <https://doi.org/10.1007/s12080-014-0226-8>
- Kappler RH, Knight KS, Root KV (2019) Evaluating the population viability of green ash trees (*Fraxinus pennsylvanica*) before and after the emerald ash borer beetle (*Agilus planipennis*) invasion. *Ecol Modell* 400:53–59. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2019.03.017>
- Kari J (2005) Theory of cellular automata: A survey. *Theor Comput Sci* 334:3–33. <https://doi.org/10.1016/j.tcs.2004.11.021>
- Kimbrow DL, Cheng BS, Grosholz ED (2013) Biotic resistance in marine environments. *Ecol Lett* 16:821–833. <https://doi.org/10.1111/ele.12106>
- Krassoi FR, Brown KR, Bishop MJ, et al (2008) Condition-specific competition allows coexistence of competitively superior exotic oysters with native oysters. *J Anim Ecol* 77:5–15. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2007.01316.x>
- Lockwood JL, Cassey P, Blackburn T (2005) The role of propagule pressure in explaining species invasions. *Trends Ecol Evol* 20:223–228. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.02.004>

- Lockwood JL, Cassey P, Blackburn TM (2009) The more you introduce the more you get: The role of colonization pressure and propagule pressure in invasion ecology. *Divers Distrib* 15:904–910. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2009.00594.x>
- Łomnicki A (1988) The Place of Modelling in Ecology. *Oikos* 52:139. <https://doi.org/10.2307/3565240>
- Lowry E, Rollinson EJ, Laybourn AJ, et al (2013) Biological invasions: A field synopsis, systematic review, and database of the literature. *Ecol Evol* 3:182–196. <https://doi.org/10.1002/ece3.431>
- Luz-Agostinho K, Agostinho A, Gomes L, et al (2009) Effects of flooding regime on the feeding activity and body condition of piscivorous fish in the Upper Paraná River floodplain. *Brazilian J Biol* 69:481–490. <https://doi.org/10.1590/s1519-69842009000300004>
- MacArthur R, Levins R (1967) The Limiting Similarity, Convergence, and Divergence of Coexisting Species. *Am Nat* 101:377–385. <https://doi.org/10.1086/282505>
- Marco D, Páez S, Cannas S (2002) Species invasiveness in biological invasion: a modeling approach. *Biol Invasions* 4:193–205
- Martin JL, Stockton SA, Allombert S, Gaston AJ (2010) Top-down and bottom-up consequences of unchecked ungulate browsing on plant and animal diversity in temperate forests: Lessons from a deer introduction. *Biol Invasions* 12:353–371. <https://doi.org/10.1007/s10530-009-9628-8>
- Masoodi A, Sengupta A, Khan FA, Sharma GP (2013) Predicting the spread of alligator weed (*Alternanthera philoxeroides*) in Wular lake, India: A mathematical approach. *Ecol Modell* 263:119–125. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2013.04.021>
- McAuliffe JR (1984) Competition for Space, Disturbance, and the Structure of a Benthic Stream Community. *Ecology* 65:894–908. <https://doi.org/10.2307/1938063>
- Melbourne BA, Cornell H V., Davies KF, et al (2007) Invasion in a heterogeneous world: Resistance, coexistence or hostile takeover? *Ecol Lett* 10:77–94. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00987.x>
- Meza-Lopez MM, Siemann E (2015) Experimental test of the Invasional Meltdown Hypothesis: An exotic herbivore facilitates an exotic plant, but the plant does not reciprocally facilitate the herbivore. *Freshw Biol* 60:1475–1482. <https://doi.org/10.1111/fwb.12582>
- Miller AL, Diez JM, Sullivan JJ, et al (2014) Quantifying invasion resistance: the use of recruitment functions to control for propagule pressure. *Ecology* 95:920–929. <https://doi.org/10.1890/13-0655.1>
- Moher D, Liberati A, Tetzlaff J, et al (2009) Preferred Reporting Items for Systematic Reviews and Meta-Analyses: The PRISMA Statement (Reprinted from *Annals of Internal Medicine*). *Phys Ther* 89:873–880. <https://doi.org/10.1371/journal.pmed.1000097>
- Munday PL (2004) Competitive coexistence of coral-dwelling fishes: The lottery hypothesis revisited. *Ecology* 85:623–628. <https://doi.org/10.1890/03-3100>

- Noonburg EG, Abrams PA (2005) Transient dynamics limit the effectiveness of keystone predation in bringing about coexistence. *Am Nat* 165:322–335. <https://doi.org/10.1086/428068>
- Ocampo-Ariza C, Bufford JL, Hulme PE, et al (2018) Strong fitness differences impede coexistence between an alien water fern (*Azolla pinnata* R. Br.) and its native congener (*Azolla rubra* R. Br.) in New Zealand. *Biol Invasions* 1–9. <https://doi.org/10.1007/s10530-018-1740-1>
- Olden JD, Poff NL (2003) Toward a Mechanistic Understanding and Prediction of Biotic Homogenization. *Am Nat* 162:442–460. <https://doi.org/10.1086/378212>
- Owen MR, Lewis MA (2001) How predation can slow, stop or reverse a prey invasion. *Bull Math Biol* 63:655–684. <https://doi.org/10.1006/bulm.2001.0239>
- Padial AA, Carvalho P, Thomaz SM, et al (2009) The role of an extreme flood disturbance on macrophyte assemblages in a Neotropical floodplain. *Aquat Sci* 71:389–398. <https://doi.org/10.1007/s00027-009-0109-z>
- Pereira LS, Agostinho AA, Gomes LC (2015) Eating the competitor: a mechanism of invasion. *Hydrobiologia* 746:223–231. <https://doi.org/10.1007/s10750-014-2031-1>
- Pereira LS, Tencatt LFC, Dias RM, et al (2017) Effects of long and short flooding years on the feeding ecology of piscivorous fish in floodplain river systems. *Hydrobiologia* 795:65–80. <https://doi.org/10.1007/s10750-017-3115-5>
- Pintor LM, Brown JS, Vincent TL (2011) Evolutionary Game Theory as a Framework for Studying Biological Invasions. *Am Nat* 177:410–423. <https://doi.org/10.1086/658149>
- Pyšek P, Richardson DM, Pergl J, et al (2008) Geographical and taxonomic biases in invasion ecology. *Trends Ecol Evol* 23:237–244. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.02.002>
- Rodrigues AC, de Santana HS, Baumgartner MT, Gomes LC (2018) Coexistence between native and nonnative species: the invasion process and adjustments in distribution through time for congeneric piranhas in a Neotropical floodplain. *Hydrobiologia* 817:279–291. <https://doi.org/10.1007/s10750-018-3541-z>
- Rossberg AG, Barabás G, Possingham HP, et al (2019) Let’s Train More Theoretical Ecologists – Here Is Why. *Trends Ecol Evol* 34:759–762. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2019.06.004>
- Ruaro R, Tramonte RP, Buosi PRB, et al (2019) Trends in Studies of Nonnative Populations: Invasions in the Upper Paraná River Floodplain. *Wetlands*. <https://doi.org/10.1007/s13157-019-01161-y>
- Sale PF (1978) Coexistence of coral reef fishes ? a lottery for living space. *Environ Biol Fishes* 3:85–102. <https://doi.org/10.1007/BF00006310>
- Sanches FHC, Miyai CA, Costa TM, et al (2012) Aggressiveness Overcomes Body-Size Effects in Fights Staged between Invasive and Native Fish Species with Overlapping Niches. *PLoS One* 7:e29746. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0029746>

- Scheiner SM, Willig MR (2008) A general theory of ecology. *Theor Ecol* 1:21–28.
<https://doi.org/10.1007/s12080-007-0002-0>
- Scudo FM, Ziegler JR (1978) *The Golden Age of Theoretical Ecology: 1923–1940*. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg
- Seebens H, Blackburn TM, Dyer EE, et al (2017) No saturation in the accumulation of alien species worldwide. *Nat Publ Gr* 8:. <https://doi.org/10.1038/ncomms14435>
- Seebens H, Briski E, Ghabooli S, et al (2019) Non-native species spread in a complex network: The interaction of global transport and local population dynamics determines invasion success. *Proc R Soc B Biol Sci* 286:. <https://doi.org/10.1098/rspb.2019.0036>
- Seebens H, Gastner MT, Blasius B (2013) The risk of marine bioinvasion caused by global shipping. *Ecol Lett* 16:782–790. <https://doi.org/10.1111/ele.12111>
- Seebens H, Schwartz N, Schupp PJ, Blasius B (2016) Predicting the spread of marine species introduced by global shipping. *Proc Natl Acad Sci U S A* 113:5646–5651.
<https://doi.org/10.1073/pnas.1524427113>
- Simberloff D (2009) The Role of Propagule Pressure in Biological Invasions. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 40:81–102. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120304>
- Simberloff D, Holle B Von (1999) Positive interactions of nonindigenous species: invasional meltdown? *Biol Invasions* 1:21–32. <https://doi.org/10.1023/a:1010086329619>
- Simberloff D, Martin JL, Genovesi P, et al (2013) Impacts of biological invasions: What’s what and the way forward. *Trends Ecol Evol* 28:58–66. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.07.013>
- Simberloff D, Vitule JRS (2014) A call for an end to calls for the end of invasion biology. *Oikos* 123:408–413. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2013.01228.x>
- Skóra F, Abilhoa V, Padiál AA, Vitule JRS (2015) Darwin’s hypotheses to explain colonization trends: Evidence from a quasi-natural experiment and a new conceptual model. *Divers Distrib* 21:583–594. <https://doi.org/10.1111/ddi.12308>
- Su G, Villéger S, Brosse S (2020) Morphological sorting of introduced freshwater fish species within and between donor realms. *Glob Ecol Biogeogr* geb.13054.
<https://doi.org/10.1111/geb.13054>
- Tesfaye G, Wolff M (2018) Modeling trophic interactions and the impact of an introduced exotic carp species in the Rift Valley Lake Koka, Ethiopia. *Ecol Modell* 378:26–36.
<https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2018.04.003>
- Thomaz SM, Cunha ER da (2010) The role of macrophytes in habitat structuring in aquatic ecosystems: methods of measurement, causes and consequences on animal assemblages’ composition and biodiversity. *Acta Limnol Bras* 22:218–236.
<https://doi.org/10.4322/actalb.02202011>

- Thomsen MA, D'Antonio CM, Suttle KB, Sousa WP (2006) Ecological resistance, seed density and their interactions determine patterns of invasion in a California coastal grassland. *Ecol Lett* 9:160–170. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00857.x>
- Vazzoler AEAM (1996) *Biologia da Reprodução de Peixes Teleosteos: Teoria e Prática*
- Villanueva MCS, Isumbisho M, Kaningini B, et al (2008) Modeling trophic interactions in Lake Kivu: What roles do exotics play? *Ecol Modell* 212:422–438. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2007.10.047>
- Vitule JRS, Skóra F, Abilhoa V (2012) Homogenization of freshwater fish faunas after the elimination of a natural barrier by a dam in Neotropics. *Divers Distrib* 18:111–120. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2011.00821.x>
- Von Holle B, Simberloff D (2005) Ecological resistance to biological invasion overwhelmed by propagule pressure. *Ecology* 86:3212–3218. <https://doi.org/10.1890/05-0427>
- Wittmann MJ, Metzler D, Gabriel W, Jeschke JM (2014) Decomposing propagule pressure: The effects of propagule size and propagule frequency on invasion success. *Oikos* 123:441–450. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2013.01025.x>

Capítulo 2

Modelo computacional para sucesso de invasão e coexistência de
Serrasalmus marginatus na bacia do Alto Paraná

Resumo

O número de espécies invasoras tem aumentado cada vez mais, tornando necessário entender como estes processos funcionam e as hipóteses associadas que explicam o sucesso da invasão. Através de modelos matemáticos e computacionais podemos entender o funcionamento destas hipóteses. No Alto Paraná a espécie de piranha *Serrasalmus marginatus* foi introduzida e passou a coexistir com a espécie nativa *Serrasalmus maculatus*. A competição entre estas espécies fica evidente pela diminuição da população da espécie nativa com o aumento da população da espécie não-nativa. Neste ambiente a população da espécie não-nativa tem maior atividade reprodutiva em áreas onde a nativa não tem, porém sofre maiores taxas de predação do que a nativa. Este processo de invasão nos permite testar hipóteses para o sucesso da invasão e coexistência entre espécies competidoras. Para isso desenvolvemos um modelo espacialmente explícito usando o método de autômatos celulares, no qual estas espécies competem pelo espaço. Foram criados três espaços no modelo, representando os rios da bacia, no qual uma dinâmica, de migração, ocupação do espaço, reprodução e mortalidade foi aplicado para as populações destas espécies. Três parâmetros nos permitiram testar como a pressão de propágulos, predação, competição e adequação do ambiente atuam no sucesso de invasão e coexistência. Interagindo estes parâmetros, vimos que conforme diminuimos o nível de competição e predação, temos uma diminuição na pressão de propágulos necessária para o estabelecimento. Além disso, ambientes com maior capacidade suporte também levam a diminuição da pressão de propágulos necessária. Por se a espécie não-nativa tem vantagem competitiva maior muito grande, esta pode levar a espécie nativa à extinção. A predação pode manter a coexistência, se a pressão de propágulos for suficiente para passar a barreira imposta pela competição e predação.

Palavra-chaves: Sucesso de invasão, pressão de propágulos, resistência biótica, coexistência, peixes.

Introdução

Globalmente, o número de espécies não-nativas continua aumentando (Seebens et al. 2017), o que torna importante entender como estas espécies têm sucesso no processo de invasão. Modelos teóricos desse processo auxiliam no desenvolvimento do seu conhecimento e futuras tomadas de decisão (Rossberg et al. 2019). Modelos espacialmente explícitos são usados em ecologia para entender as dinâmicas das populações e a coexistência de espécies (Bolker & Pacala 1997, 1999). Para processos de invasões biológicas podem ser usados, por exemplo, para descrever dispersão de uma não-nativa dentro do espaço (Marco et al. 2002; Huang et al. 2008) ou o potencial para chegar em novas áreas (Barbosa et al. 2018). Assim, modelos matemáticos e computacionais ajudam no entendimento dos mecanismos por trás dos possíveis resultados para um processo de invasão.

Diversas hipóteses descrevem mecanismos que permitem ou impedem que uma espécie não-nativa se estabeleça no novo ambiente (Catford et al. 2009). A hipótese da resistência biótica define que características bióticas dificultam a invasão devido a interações negativas, como predação ou competição (Baltz & Moyle 1993). Por outro lado esta resistência pode ser superada caso um grande número de indivíduos não-nativos chegam a um ambiente, como descrito pela hipótese de pressão de propágulos (Von Holle & Simberloff 2005). A hipótese da pressão de propágulos prediz que quanto maior o tamanho da população não-nativa chegando no ambiente, maiores as chances de sucesso na invasão (Lockwood et al. 2005). Este aumento da probabilidade de sucesso de invasão independe das características do ambiente ou da espécie introduzida. Isto dificulta entender quais características do ambiente e/ou da espécie introduzida estão ligadas ao sucesso das invasões (Colautti et al. 2006).

Ainda assim, as características do ambiente e da espécie invasora são importantes para o sucesso no estabelecimento, como mostrado em modelos probabilísticos, nos quais fatores abióticos mais adequados para a espécie não-nativa tornam mais provável o estabelecimento mesmo com menores pressões de propágulos (Heger & Trepl 2003; Duncan et al. 2014; Duncan 2016). Enquanto isso modelos matemáticos focando nas características bióticas da comunidade nativa consideram que as características, ou estratégias, das espécies desta comunidade (Pintor et al. 2011), e os padrões das redes de interação (Hui & Richardson 2019) também têm importância no sucesso da invasão. Dessa maneira, estes dois conjuntos de características do ambiente, bióticas e abióticas, interagem de modo a definir a capacidade de invasão de uma espécie não-nativa.

A sobreposição no uso dos recursos pode impedir a coexistência entre as espécies nativas e não-nativas, portanto a interação de competição entre estas espécies podem limitar o sucesso de invasão, o que podemos definir como menor susceptibilidade do ecossistema a ser invadido por um organismo (MacArthur & Levins 1967; Hollebone & Hay 2007; Alofs & Jackson 2014). Diante

dessa competição, o sucesso da invasão será possível quando a pressão de propágulos superar o número mínimo de indivíduos necessário para competir (Heger & Trepl 2003). O nível de competição pode depender de uma variação estocástica do ambiente, no qual uma baixa densidade de competidoras aumenta a probabilidade de estabelecimento (Wittmann et al. 2014). Por outro lado, a heterogeneidade do ambiente pode aumentar a susceptibilidade da comunidade ou ecossistema ser invadido por um determinado organismo não-nativo conforme a não-nativa tem maior capacidade de usar os recursos disponíveis (Melbourne et al. 2007). Se o espaço for um recurso limitante para a reprodução, áreas onde a não-nativa não encontrar espécie competidora podem ser consideradas recursos disponíveis que facilitam a invasão. A ocorrência de ambientes disponíveis para a espécie não nativa aumenta a probabilidade de estabelecimento (Miller et al. 2014).

Na bacia do Alto Paraná, um processo de invasão biológica massiva ocorreu pela construção de uma barragem e enchimento da região a jusante de uma queda de água que impedia a subida das espécies que ali habitavam (Júlio Júnior et al. 2009; Ruaro et al. 2019). Diversas espécies da jusante do rio tiveram sucesso no estabelecimento na nova região, gerando homogeneização biótica e a coexistência entre espécies similares taxonomicamente e filogeneticamente relacionadas (Vitule et al. 2012). Muitas tinham características funcionais próximas às da comunidade nativa, mostrando que para algumas espécies a similaridade com a comunidade nativa não impede o sucesso (Skóra et al. 2015). Entre estas, a espécie de piranha *Serrasalmus marginatus* Valenciennes, 1847, passou a coexistir com a cogenérica, *S. maculatus* Kner, 1858 (Agostinho & Júlio Jr. 2002). A dinâmica das populações dessas espécies mostra o declínio da população nativa e uma proporção maior da população da espécie não-nativa (Rodrigues et al. 2018). A diferença no tamanho das populações pode ter sido influenciada pela espécie não-nativa ter atividade reprodutiva em regiões da bacia onde a nativa não reproduz (Agostinho 2003). Por serem muito próximas filogeneticamente estas espécies potencialmente competem, o que pode dificultar o estabelecimento. Além disso, a espécie não-nativa sofre altos índices de predação tanto por nativas quanto por outras espécies não-nativas (Pereira et al. 2017). Se a competição e a predação são fatores que limitam a possibilidade de sucesso na invasão, a espécie não-nativa tem que superar os limites impostos para conseguir se estabelecer e posteriormente expandir sua distribuição. Mesmo assim, esta espécie conseguiu invadir e se dispersar por grande parte da bacia tendo vantagem numérica em tamanho populacional (Rodrigues et al. 2018). Por fim, esta vantagem poderia exercer pressão competitiva maior sobre a espécie nativa, mas a predação pode ser responsável por manter a coexistência. Modelos teóricos do processo de invasão, assim como em outras áreas da ecologia, podem auxiliar a entender os principais mecanismos que geram os resultados do processo (Rossberg et al. 2019).

Neste processo de invasão a espécie não-nativa tem que superar a pressão competitiva e de predação que geram a resistência biótica. Por outro lado, a espécie não-nativa pode se reproduzir em áreas onde a espécie nativa não consegue, o que gera menor nível de competição. Apesar da sobreposição nas características da espécie não-nativa com a espécie nativa estas passaram a coexistir, o que pode ser explicado por um controle populacional da não-nativa pela pressão de predação. Em diversos trabalhos que desenvolvem modelos para o sucesso de invasão, a interação de competição ocorre de maneira implícita, ou seja, apenas como uma característica que pode gerar menor probabilidade no estabelecimento (Duncan et al. 2019). Neste trabalho desenvolvemos um modelo espacialmente explícito no qual o espaço é o recurso limitante para a competição, tornando assim explícito o mecanismo de competição interespecífica. Além disso, colocamos um aumento da mortalidade, que representa maior predação, e um aumento da capacidade suporte do ambiente, por um parâmetro que permite para maior uso do espaço. O objetivo principal é mostrar como estas interações biológicas atuam no processo de invasão, avaliando assim: (i) se o aumento da região na qual a espécie não-nativa se reproduz, diminui a pressão de propágulos necessária para o estabelecimento e (ii) se o aumento da taxa de mortalidade da espécie não-nativa permite a coexistência entre as duas espécies se a ocupação do espaço pela espécie não-nativa é maior. Avaliamos estes aspectos de interagindo as características do modelo com diferentes capacidades reprodutivas e probabilidade de ocupação para os indivíduos de ambas as espécies.

Métodos

Sistema do modelo

A bacia do Alto Paraná é formada por um rio principal, o rio Paraná, e seus afluentes, entre eles estão o Baía e o Ivinhema. Os três rios (Paraná, Ivinhema e Baía) são conectados permitindo o fluxo de populações. O rio Paraná é o maior rio da bacia e por onde o processo de invasão começou. A partir deste as espécies invasoras migraram para os outros rios. Nos três rios ocorrem ambientes lóticos e ambientes lênticos onde ocorrem macrófitas que são usadas pelas piranhas durante a reprodução (Agostinho 2003). Nessas macrófitas as piranhas depositam seus ovos e mantêm cuidado parental (Vazzoler 1996). Estudos sobre a dinâmica das populações de piranhas têm sido feitos desde o enchimento do reservatório e início do processo de invasão (Rodrigues et al. 2018). As atividades reprodutivas da espécie nativa se restringem aos ambientes lênticos, enquanto a espécie não-nativa é capaz de reproduzir nos ambientes lóticos dos rios. A ausência das nativas nestes ambientes gera regiões do espaço onde a invasora está livre de competição e assim um ambiente com maior invasibilidade. Porém, as piranhas invasoras estão sujeitas a maiores taxas de predação tanto por nativas quanto por outras não-nativas (Pereira et al. 2015).

Modelo espacialmente explícito

Usamos um método espacialmente explícito baseado em autômato celular para simular o espaço onde as dinâmicas acontecem. Neste método um espaço de duas dimensões é criado contendo células que mudam de estado em tempos discretos, de acordo com as regras definidas para a dinâmica (Kari 2005). Neste modelo não definimos interações entre células vizinhas. A dinâmica acontece considerando o uso sazonal do espaço e o tempo discreto do método. As células representam regiões que podem ou não estarem ocupadas. Caso uma célula esteja ocupada, o ocupante defenderá seu território não permitindo que outro peixe o ocupe. Matematicamente, cada espaço pode ser descrito como uma matriz e as células como posições desta matriz com o número de colunas e linhas representando as dimensões deste espaço, enquanto o estado de cada célula é um determinado valor booleano (0, 1 ou 2) que esta assume. Quando a célula é ocupada: 1 por um indivíduo da espécie nativa, 2 da não-nativa ou 0 quando nenhum indivíduo está na célula. Com isso temos uma dinâmica na qual os indivíduos de cada população procuram por um espaço para ocupar e reproduzir gerando competição por este espaço. A dinâmica foi construída na linguagem Fortran, nos quais 17551 simulações foram feitas, cada uma com uma combinação diferente de parâmetros.

Para criar um modelo de autômato celular baseado na bacia do Alto Paraná, criamos três espaços, cada um representando um dos rios nas quais as espécies foram amostradas. Um dos espaços é maior, representando o rio Paraná (21 x 201 posições) e os outros dois são menores (6 x 101 posições) representando os rios afluentes: Ivinhema e Baía. Cada um dos espaços tem uma população tentando ocupar as células. A conectividade entre estes rios se dá por meio do parâmetro de migração das espécies entre os espaços que será descrita adiante. A dinâmica acontece em ambos concomitantemente ocorrendo migrações de parte das populações a cada tempo t . Cada unidade deste tempo é um intervalo no qual todos os indivíduos de ambas as espécies tentam ocupar alguma célula do espaço e reproduzir, mas devido à limitação espacial apenas uma fração da população tem sucesso. Quando uma determinada célula é ocupada em um tempo t , somente é desocupada e disponível para um novo indivíduo no próximo tempo ($t+1$). A dinâmica do modelo irá se iniciar somente com a espécie nativa, após algum tempo a espécie não-nativa será incluída e fará parte da dinâmica como explicado nos próximos tópicos.

Dinâmica e ocupação do espaço

A dinâmica que foi usada para cada espécie em cada simulação segue a seguinte sequência de etapas para cada tempo (t): (i) parte dos indivíduos da população de cada espaço migram para os outros espaços, (ii) em cada espaço são geradas posições para os indivíduos da população, indivíduo por indivíduo, conforme regras de ocupação que serão descritas a seguir, (iii) aqueles que

conseguiram ocupar alguma posição se reproduzem a uma taxa r e (iv) parte da população total é perdida pela mortalidade m (Figura 1).

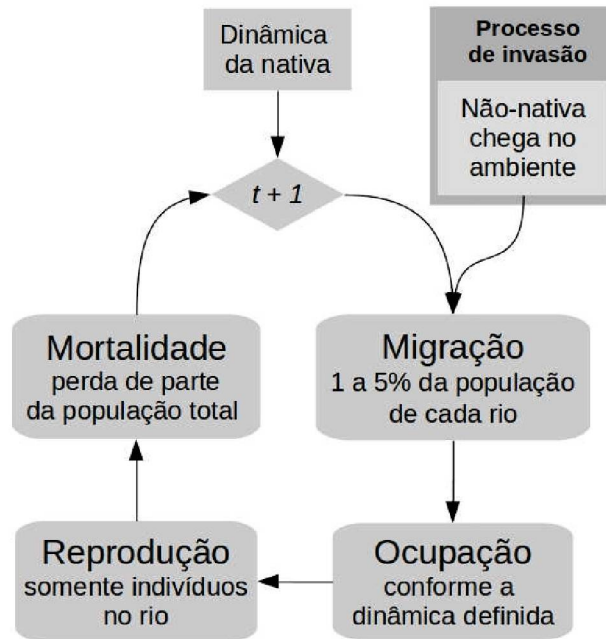


Figura 1: Dinâmica de cada simulação no qual os indivíduos. A dinâmica começa somente com a espécie nativa e a não-nativa invade o ambiente em $t = 200$.

A migração foi a primeira etapa em cada tempo da dinâmica. Antes das posições serem geradas, criamos um processo de migração entre os 3 espaços, na qual uma parte da população, que definimos entre 1 a 5%, sai do Paraná e vai para o Ivinhema, depois uma parte dos que ficaram migra para o Baía. Após isto, o sentido se inverte e uma parte, novamente entre 1 a 5% da população do Ivinhema retorna ao Paraná, outra parte vai para o Baía. Depois o mesmo acontece para a população do Baía, indo primeiro para o Paraná e depois para o Ivinhema. Assim, mantêm-se uma dinâmica, na qual o espaço com mais indivíduos é fonte para o espaço com menor população. Após a migração cada espaço passa a ter um número de indivíduos de que tentará ocupar uma posição para reproduzir. Aqueles que ocuparam uma posição no espaço conseguirão reproduzir.

A reprodução e a mortalidade interagem definindo a velocidade na qual as populações crescem até a capacidade suporte. Para a reprodução definimos uma taxa reprodutiva (r) que se refere à taxa de incremento de novos indivíduos gerados por indivíduo que pôde se reproduzir dentro de um intervalo t , ou seja, multiplicamos r pelo número de indivíduos que ocuparam o espaço conforme abaixo:

$$N_t = N_{est} \cdot r + N_{est} + N_{não-est} \quad (I)$$

onde N_{est} , é o número de indivíduos que conseguiram se estabelecer em alguma célula, quando multiplicado por r , gera o número de novos indivíduos após a reprodução, $N_{não-est}$ é o número de indivíduos que não conseguiu se estabelecer e N_{total} é o tamanho total da população após a reprodução.

Definimos em 0,6 e 1 o número de novos indivíduos gerados por indivíduo que reproduz para ambas as espécies. Esses valores são arbitrários, pois o número indivíduos no próximo t depende da relação entre reprodução e mortalidade. A mortalidade consistiu na retirada de parte da população total, ou seja, indivíduos que conseguiram reproduzir, que não conseguiram reproduzir e os novos indivíduos conforme, segue:

$$N_{t+1} = N_t - N_t \cdot m \quad (II)$$

onde N_{t+1} é o número de indivíduos após a mortalidade e que poderão ocupar alguma célula em $t+1$ e $N_t \cdot m$ é o número de indivíduos que morreram.

Devido à dependência das macrófitas para reprodução a ocupação foi desenvolvida considerando as margens do espaço como locais onde as piranhas podem ocupar e reproduzir. Assim, a ocupação do espaço no nosso modelo representa as áreas mais prováveis de reprodução. As posições foram sorteadas a partir do uso de geradores de números aleatórios que restringiam a ocupação nas laterais do espaço. Esta restrição representam as áreas dos rios nos quais as piranhas podem reproduzir. Na bacia representada os ambientes lênticos podem ocorrer nas margens e em ilhas no centro dos rios, onde também ocorrem as macrófitas nos quais as piranhas se reproduzem (Rodrigues et al. 2018). Porém, para uma simplificação do modelo, definimos a restrição de reprodução nas laterais de cada um dos três espaços criados para representar os rios. Quando um indivíduo é colocado em uma determinada célula, esta representa um local onde ocorrem macrófitas e a espécie se reproduz. A restrição definida para a espécie não-nativa será igual ou menor do que para a espécie nativa, pois representará a vantagem de se reproduzir em áreas onde a espécie nativa não se reproduz (Agostinho 2003).

Cada posição é criada sorteando uma coordenada para o eixo do comprimento (x) e outra para o eixo da largura (y) do espaço na qual o indivíduo está. Para a coordenada x usamos um gerador de números com distribuição Uniforme (0, 1) que multiplicado pelo comprimento gera uma posição ao longo do comprimento do espaço. Já para y usamos um gerador de números que respeita uma determinada função de distribuição. A função foi gerada considerando o domínio de y do centro do espaço até a margem (Apêndice). Com isso, o valor de λ definirá o quanto as posições geradas tenderão a ocorrer nas margens. Este parâmetro foi usado aqui para definir a região mais provável

dos indivíduos ocuparem. Antes de gerarmos a coordenada sorteamos o lado do espaço para o qual a posição seria gerada.

Capacidade de ocupação

A interação entre as características do ambiente e das espécies geram maiores ou menores condições de estabelecimento. Conforme as posições são geradas, eventualmente alguns indivíduos são sorteados para ocupar uma posição já ocupada por outro. Quando isso acontece o indivíduo não é inserido. Após serem geradas posições para todos os indivíduos, aqueles que não conseguiram um local, podem tentar de novo dependendo do número definido de tentativas possíveis para aquela dinâmica. Assim, uma nova posição é gerada para incluir o indivíduo no espaço. O número máximo de tentativas definimos como parâmetro b , que quanto maior, maior a probabilidade de cada indivíduo ocupar um espaço vazio (Figura 2). Com isso, geramos maior densidade dentro do espaço que reflete na capacidade suporte do ambiente. Definimos esse parâmetro como nulo no sistema, ou seja, adotamos o mesmo valor para ambas as espécies, pois nosso interesse é nas diferenças de regiões para reprodução. Além disso, mesmo adotado o mesmo valor para ambas as espécies podemos ter alterações na dinâmica a partir da variação. Assim, a probabilidade de um determinado espaço ser ocupado continua em função do tamanho da população e dos outros parâmetros de ocupação.

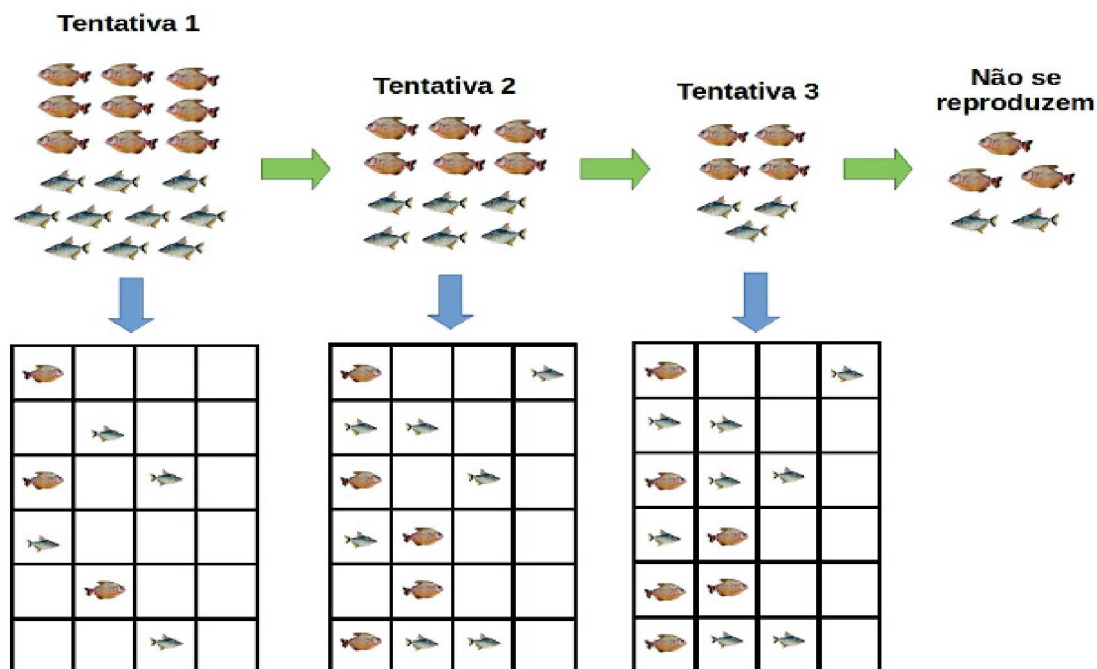


Figura 2: Ocupação do espécie pelas espécies não-nativa e nativa. Ilustração mostra o aumento do espaço ocupado para conforme aumentamos o número de tentativas. Neste caso $b = 3$, e os indivíduos que ficaram de fora não reproduzem.

Invasão e simulações

Apesar do modelo se basear no processo de invasão da bacia do Alto Paraná, não parametrizamos para ter resultados com valores próximos aos encontrados em pesquisas a respeito da dinâmica populacional das espécies de *Serrasalmus*, mas foi desenvolvido tendo a dinâmica do processo de invasão como referência. Cada simulação se iniciou apenas com a população da espécie nativa, no espaço referente ao rio Paraná que poderia assim migrar para os outros espaços ocupando-os. A ocupação da nativa no rio Paraná foi estabelecida com $\lambda_{nativa} = 0,4$ e nos outros rios $\lambda_{nativa} = 0,29$. Em $t = 200$, o espaço do Rio Paraná é invadido pela população da espécie não-nativa com tamanho inicial ($N_{n\tilde{a}o-nativa,1}$, número de indivíduos da espécie não-nativa em $t = 1$). O tamanho inicial da população que chega ao ambiente define a pressão de propágulos (Lockwood et al. 2005). Em nosso modelo definimos apenas um evento de introdução conforme ocorrido com o enchimento da barragem e considerando que esta espécie se estabeleceu rapidamente (Agostinho & Júlio Jr. 2002).

A competição inter-específica do modelo foi gerada através de uma regra para a sequência na qual as posições são geradas para cada espécie em um determinado t . Para cada espaço em um determinado t , a sequência no qual as posições são geradas para os indivíduos de cada espécie

depende da relação do tamanho das populações (Figura 3). Após a migração, as populações são comparadas, se a população nativa for maior que a população não-nativa, é dividido o número de indivíduos da nativa pelo número de indivíduos da não-nativa e para cada posição gerada para uma não-nativa geramos um número de posições proporcional ao tamanho da população das nativas. Ou

seja, se $N_{nativa} \geq N_{n\grave{a}o-nativa}$, então $d = \frac{N_{nativa}}{N_{n\grave{a}o-nativa}}$ caso contrário, $d = \frac{N_{n\grave{a}o-nativa}}{N_{nativa}}$

onde d é o número de indivíduos da maior população que tentará ocupar alguma célula para cada indivíduo da menor. Como o valor de d tende a não ser inteiro, arredondamos para o inteiro menor. Por exemplo, se a nativa tem 2000 indivíduos para tentar ocupar o espaço e a não-nativa 200, serão colocadas 10 nativas para cada não-nativa, até todos os indivíduos terem tentado ocupa o espaço. Se a $d=1,9$ a cada indivíduo da nativa colocamos um da não-nativa.

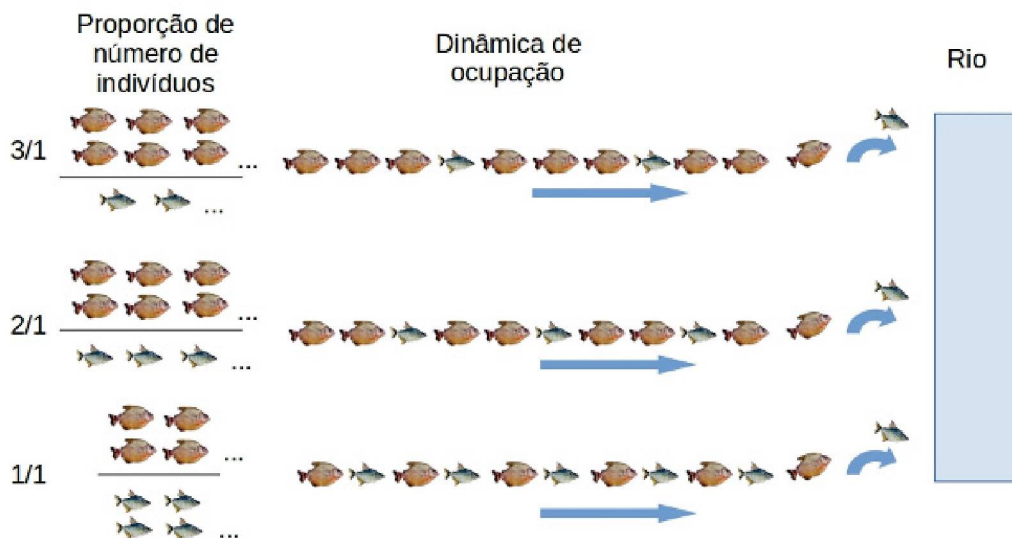


Figura 3: Regra de competição interespecífica. O número de indivíduos colocados no espaço da maior população para cada indivíduo da menor, depende da relação entre estas populações.

Após definidas as regras do modelo, fizemos diversas simulações com os valores dos parâmetros pré-definidos. Para gerar a região do espaço na qual a espécie não-nativa consegue se reproduzir na ausência de competição, foram definidos valores para ocupação da não-nativa ($\lambda_{n\grave{a}o-nativa}$) maiores do que para nativa no espaço referente ao rio Paraná. Fizemos somente para este espaço, pois permitiu melhor interpretação. Para testarmos como a pressão de propágulos cai conforme aumentamos o espaço no qual a não-nativa pode reproduzir sem competição com a nativa fizemos diversas simulações com diferentes combinações nos valores dos parâmetros de

$\lambda_{\text{n\~{a}o-nativa}}$ com valores de $N_{\text{n\~{a}o-nativa,1}}$. Portanto esperamos que aumentando o $\lambda_{\text{n\~{a}o-nativa}}$ o $N_{\text{n\~{a}o-nativa,1}}$ necessário para o estabelecimento seja menor. Além disso, valores muito grandes de $\lambda_{\text{n\~{a}o-nativa}}$ podem gerar populações muito maiores de não-nativas que exerceram uma pressão competitiva grande, impedindo a coexistência.

Para verificarmos o efeito de maiores níveis de predação sobre o estabelecimento e coexistência, fizemos o mesmo conjunto de simulações com a espécie não-nativa em níveis de mortalidade maior que a nativa. Variamos os valores dos parâmetros b e r nas simulações, sendo o mesmo para ambas as espécies, para vermos o efeito nulo destes parâmetros. Nas combinações de valores dos parâmetros $\lambda_{\text{n\~{a}o-nativa}}$ nas simulações onde a espécie não-nativa não se estabeleceu testamos valores ainda maiores de pressão de propágulos. Para verificar qual o resultado de cada simulação, calculamos a proporção de indivíduos de ambas as espécies que estavam no espaço em $t=2000$ que pertenciam a espécie não-nativa. Em 0 teremos que a espécie não estabeleceu, em 1 houve a extinção da nativa e valores intermediários significam que até este t as espécies coexistiram.

Resultados

Nossas simulações geraram três resultados possíveis: fracasso no estabelecimento, sucesso no estabelecimento e coexistência, ou extinção da nativa. Na Figura 4 temos os resultados das interações dos parâmetros considerando a $r = 0.6$, no qual é possível ver o conjunto de parâmetros nos quais ocorre cada um dos resultados.

Em nossas simulações o sucesso do estabelecimento foi determinada pelo aumento de $N_{\text{n\~{a}o-nativa,1}}$, de $\lambda_{\text{n\~{a}o-nativa}}$ e de b . Mantendo $\lambda_{\text{n\~{a}o-nativa}}$ fixo, o $N_{\text{n\~{a}o-nativa,1}}$ mínimo para o estabelecimento variou aleatoriamente com o aumento de b . Isso mostra uma interação entre $\lambda_{\text{n\~{a}o-nativa}}$ e b na probabilidade de sucesso no estabelecimento. Com o aumento da mortalidade o valor de $N_{\text{n\~{a}o-nativa,1}}$ necessário para o estabelecimento passa a ser maior. Em diversas combinações de $\lambda_{\text{n\~{a}o-nativa}}$, b e m não ocorreu o estabelecimento para os níveis de pressão de propágulos das simulações, assim testamos em valores maiores para alguns conjuntos de parâmetros. Por exemplo, em simulações com parâmetros $\lambda_{\text{n\~{a}o-nativa}} = 0.571$, $m = 0.25$ e $b = 4$, não ocorreu estabelecimento da não-nativa em $N_{\text{n\~{a}o-nativa,1}} = 650$, porém ao aumentarmos para $N_{\text{n\~{a}o-nativa,1}} = 1000$, foi possível (Figura 5).

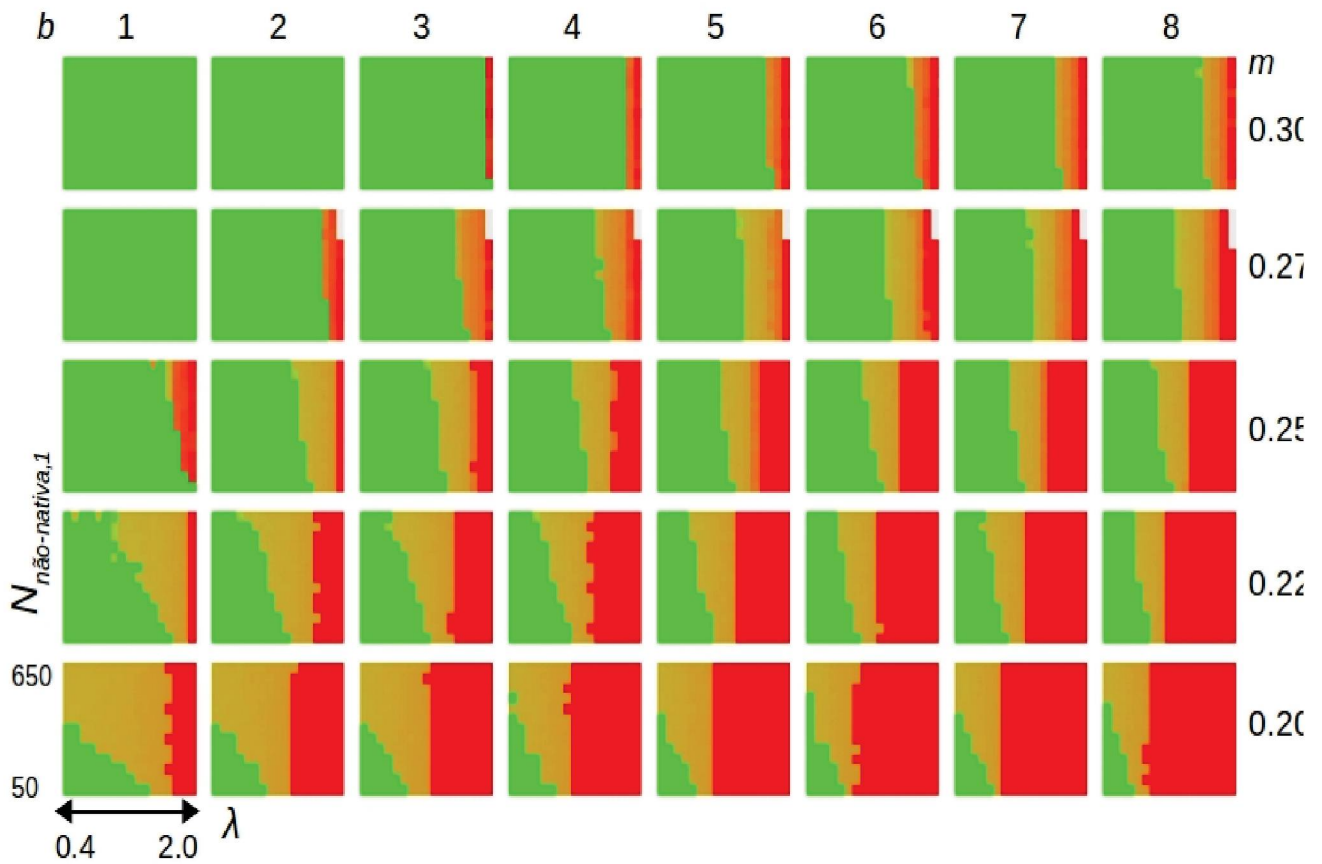


Figura 4: Resultado de todo o conjunto de simulações para $r = 0.6$. Cada gráfico representa um subconjunto das simulações com a variação de $\lambda_{\text{não-nativa}}$ e de $N_{\text{não-nativa},1}$, com um m e b fixos. As cores representam a relação $N_{\text{não-nativa}}/N_{\text{total}}$ no último t de cada simulação, após a reprodução. N_{total} é o número total de indivíduos de ambas as populações, ou seja, $N_{\text{total}} = N_{\text{não-nativa}} + N_{\text{nativa}}$. Conforme a legenda em verde temos simulações no qual $N_{\text{não-nativa}} = 0$, ou seja a espécie não nativa não estabeleceu, e em vermelho $N_{\text{total}} = N_{\text{não-nativa}}$, ou seja, houve extinção da nativa. A coexistência acontece em valores intermediários.

Outros conjuntos de parâmetros no qual a espécie não-nativa não estabeleceu no maior valor de $N_{\text{não-nativa},1}$ também tiveram estabelecimento em valores maiores do que os definidos no primeiro conjunto de simulações. As simulações com $r = 1.0$ tiveram comportamento similar ao anterior, porém os valores de $N_{\text{não-nativa},1}$ mostrando que este maior capacidade reprodutiva gera maiores chances de estabelecimento (Figura 6).

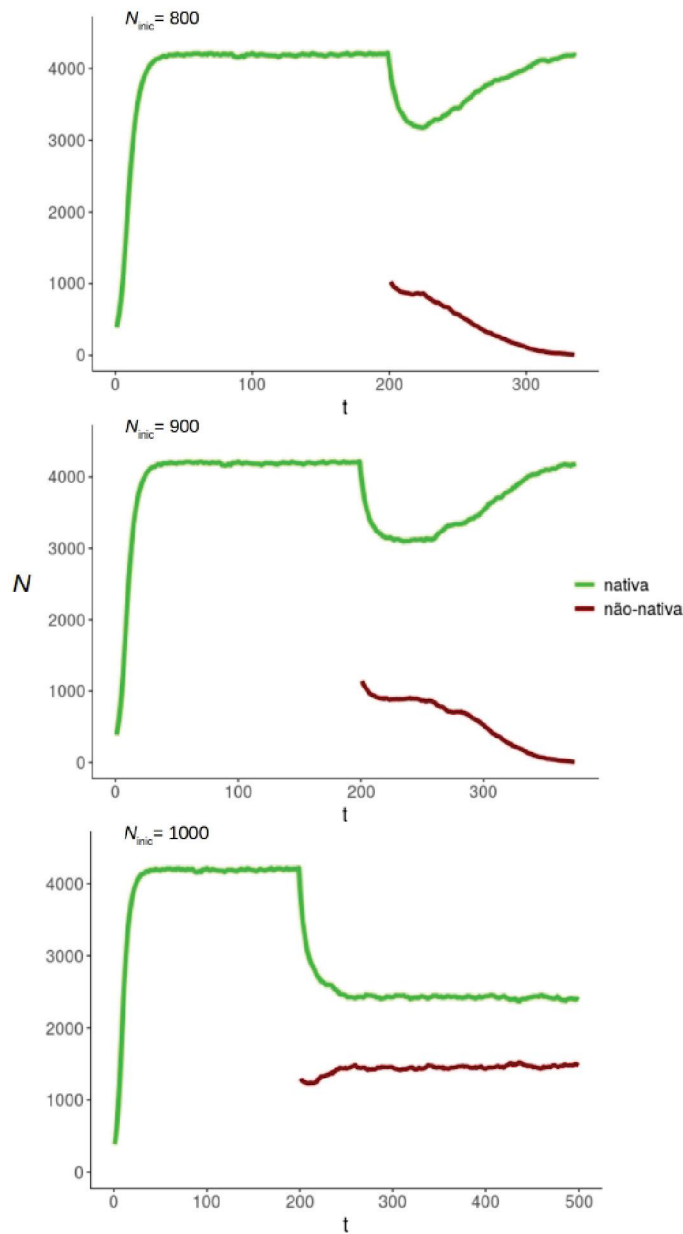


Figura 5: Simulações com parâmetros $\lambda_{\text{n\~{a}o-nativa}} = 0.571$, $m = 0.25$, $b = 4$, $r = 0.6$ e $N_{\text{n\~{a}o-nativa},1}$ em 800, 900 e 1000. Eixo x representa o número de indivíduos total de cada espécie após a reprodução, ou seja, a soma do número de indivíduos nos três espaços.

Em todos os gráficos é possível ver que a partir de um determinado valor de $\lambda_{\text{n\~{a}o-nativa}}$ as simulações terminam com a extinção da espécie nativa. Valores de $N_{\text{n\~{a}o-nativa},1}$ não tiveram efeito sobre a extinção da nativa. Quanto maior for b menor é o valor de $\lambda_{\text{n\~{a}o-nativa}}$ que gera a extinção da nativa. Aumentando r para ambas as espécies também ocorrem mais simulações com extinção. O

aumento da mortalidade fez com que $\lambda_{\text{não-nativa}}$ que levava a espécie nativa a extinção fosse maior, permitindo a coexistência em determinadas combinações de parâmetros que antes não ocorriam.

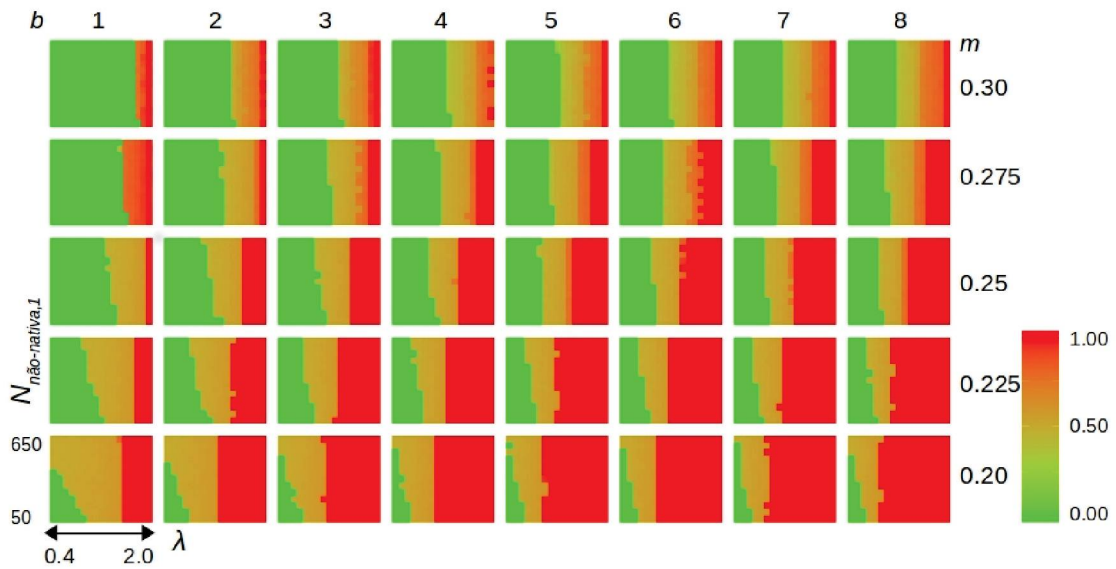


Figura 6: Resultado do conjunto de simulações para $r = 1.0$. Segue o mesmo padrão da figura 4

Considerando somente simulações com $r = 0.6$, em 2235 ocorreu coexistência. Porém, na maior parteda simulações, a proporção de indivíduos da espécie não-nativa em relação ao total de indivíduos ficou entre 0.412 e 0.659. Simulações fora desta faixa estão sujeitas a resultados diferentes devido ao processo de aleatorização e o limite de gerações do sistema (Figura 7). Por exemplo, se em um determinado t a espécie não-nativa consegue o dobro de posições e assim de indivíduos reproduzindo, em $t+1$ o aumento será maior. Com tempos maiores de simulação eventos como esse podem levar a não-nativa a extinção.

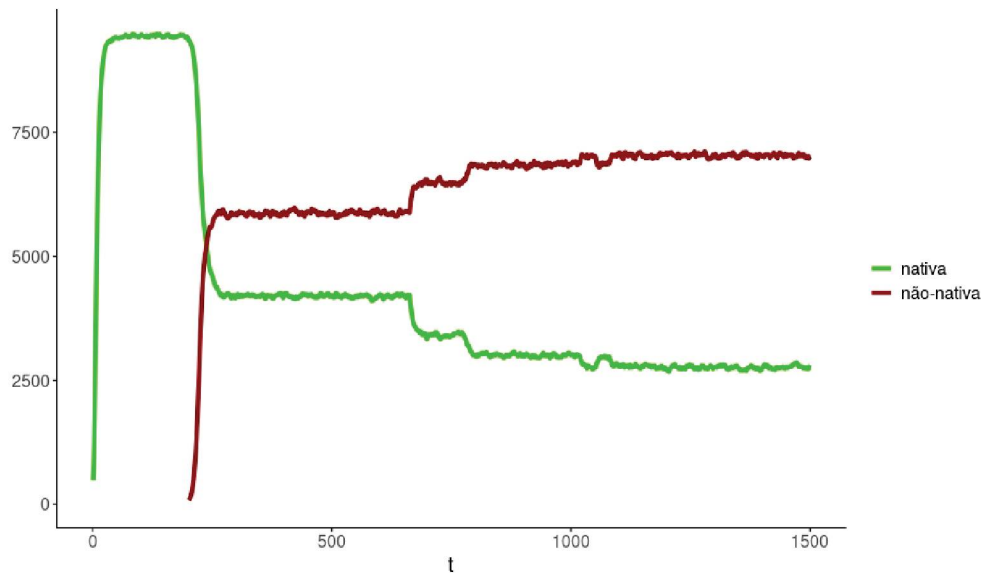


Figura 7: Simulação com parâmetros $r = 1.0$, $\lambda_{\text{não-nativa}} = 1.0$, $m = 0.3$, $N_{\text{não-nativa},1} = 50$ e $t = 8$. A população da não-nativa aumenta dependendo do número de indivíduos que reproduzem de cada população.

Discussão

O sucesso de invasão pode ser visto como um processo probabilístico, no qual as características do ambiente geram a probabilidade de cada indivíduo da população não-nativa se estabelecer e, por isso, quanto maior a pressão de propágulos, maior a população não-nativa estabelecida (D'Antonio et al. 2001). A probabilidade da população de uma espécie se manter em um ambiente, depende da probabilidade de cada indivíduo da população inicial estabelecer e reproduzir, resultando em um tamanho de população viável (Duncan et al. 2014). Na competição por espaço, temos a dependência por espaços livres para os indivíduos ocuparem (Hastings 1980). Em plantas, por exemplo, temos a probabilidade de uma semente ser dispersada para um ponto que tenha as características para germinação e esteja livre de competidoras (Duncan et al. 2009), a partir deste ponto podem dispersar novas sementes mantendo o mecanismo para estabelecimento. Em organismos móveis essa interação depende dessa dinâmica de ocupação e posterior desocupação e as probabilidades variam conforme a distribuição do espaço adequado (Chesson & Warner 1981).

Em nossas simulações mostramos a interação em parâmetros que definem a pressão de propágulos, competição, predação e a característica do ambiente no resultado da invasão. O aumento do espaço no qual a espécie nativa reproduz em relação ao que a nativa consegue gera menor nível de competição entre as espécies. Assim, vemos que menores níveis de competição permitem menores níveis de pressão de propágulos necessários para o estabelecimento. A predação também teve influência no estabelecimento, pois em maiores níveis a pressão de propágulos necessária passa a ser maior. Resistência biótica de um sistema pode ser definido por ambas

predação e competição (D'Antonio et al. 2001; Kimbro et al. 2013). Em ambientes aquáticos, pesquisas sugerem que a predação gera maior resistência a invasão do que a competição (Alofs & Jackson 2014).

A forma como cada tipo de interação com as espécies nativas atua no processo de invasão é diferente. Na competição por exploração, como ocorre em nosso sistema, a alocação de um recurso pela espécie nativa não implica a perda de população não-nativa, somente restringe as chances crescimento (Holt et al. 1994). Os indivíduos da população não-nativa permanecem com a possibilidade de conseguir outro recurso e o limite de crescimento está ligado à quantidade de recurso e nível de competição sujeito. A predação tem efeito de perda populacional, no qual cada indivíduo predado implica menor população para a temporada seguinte. Esta interação é importante para controlar a população da não-nativa podendo até impedir o sucesso da invasão (Owen & Lewis 2001).

Nas simulações a coexistência ocorreu em níveis intermediários de diferenças na ocupação do espaço. Modelos para coexistência de espécies de peixes de recifes baseados na sorteio de posições do espaço apresentam resultados similares aos nossos (Sale 1978; Chesson & Warner 1981). Neste modelo indivíduos de cada espécie ocupam o espaço e o deixam vago após morrerem, assim um novo pode ocupar. Diferenças nas capacidades reprodutivas e mortalidade impedem a coexistência (Chesson & Warner 1981). Em nosso modelo, uma margem de diferença na capacidade da espécie não-nativa reproduzir permite a coexistência. Pelo método de competição que criamos, diferenças competitivas ocorrem conforme os tamanhos das populações, porém uma espécie deve ser pelo menos o dobro da outra para a diferença no nível de competição ocorrer. Outros métodos podem ser desenvolvidos para criar um refinamento neste padrão de competição, porém devemos pensar em quanto uma população deve ser maior que a outra para que o efeito populacional seja significativo quanto a probabilidade do recurso ser alocado por uma espécie ou por outra.

O aumento do número de tentativas aumenta as chances de cada indivíduo ocupar um espaço e reproduzir, com isso gera um aumento da capacidade suporte do ambiente no modelo. As características do ambiente podem torná-lo mais ou menos adequado para invasão (Duncan 2016), por exemplo maior quantidade de recursos alimentares ou recursos que permitem a reprodução, assim sugerimos este aumento na ocupação pelas tentativas como resultado de adequação do ambiente. Porém, devido à similaridade entre as espécies definimos como parâmetro nulo, ou seja, mesmo valor para ambas. Mesmo assim, ao considerarmos o aumento do espaço no qual a não-nativa não compete com a nativa, mais tentativas tornam maior a probabilidade de indivíduos da população não-nativa ocuparem este espaço.

Por fim, temos uma interação entre pressão de propágulos, competição, predação e adequação do ambiente. Simplificando, o modelo em uma relação linear com os parâmetros como variáveis preditoras para o sucesso da invasão, temos um modelo no qual pressão de propágulo e adequação do ambiente tem interação positiva a probabilidade de sucesso na invasão (Figura 8).



Figura 8: Simplificação de um modelo hipotético para o sucesso de invasão considerando os parâmetros do nosso modelo como variáveis preditoras do sucesso com interação linear.

Considerando as simulações que houve sucesso de invasão, a extinção da espécie nativa passava a ocorrer a partir um determinado nível de diferença no espaço no qual as espécies podiam reproduzir. Com o aumento da predação a diferença do espaço tem que ser maior para levar a extinção, o que mostra que este parâmetro pode auxiliar a coexistência. Em modelos de competição a coexistência pode ocorrer por um termo que iguala o *fitness* das espécies ou um que estabiliza as diferenças competitivas mais fortes (Chesson 2000). A predação pode levar a maiores índices de mortalidade sendo responsável por equilibrar diferenças e manter a coexistência (Noonburg & Abrams 2005). Em nosso modelo a coexistência é possível quando a diferença no espaço para reprodução, não implica um aumento da população não-nativa que gera uma vantagem numérica que extinga a espécie nativa, ou quando a predação tira esta vantagem numérica.

Apesar de colocarmos a predação como parte da resistência biótica do ambiente, no Alto Paraná, parte das espécies predadoras da piranha não-nativa eram também espécies invasoras (Pereira et al. 2015). Dessa maneira uma hipótese para o estabelecimento desta piranha é que sua chegada e dispersão de população pode ter sido em níveis de predação menores que permitissem seu estabelecimento. Porém, testar de maneira empírica depende do conhecimento prévio do processo de invasão que ocorreu ou experimentos com as populações.

As estimativas populacionais das piranhas mostram diferenças grandes nos tamanhos das populações, com a não-nativa maior do que a espécie nativa (Rodrigues et al. 2018). Em nosso modelo poucas simulações tiveram grandes diferenças no tamanho das populações. Algumas hipóteses podem explicar a coexistência entre espécies competidoras mesmo com grande diferença

nos tamanhos das populações. A heterogeneidade espacial permite a coexistência entre espécies com diferentes capacidades de competição pelo acesso da competidora inferior a ambientes que a superior não pode (Amarasekare & Nisbet 2001) ou quando as variações de características do ambiente resultam em habilidades competitivas diferentes em diferentes partes do espaço (Abrams 1996). Em nosso modelo podemos gerar a coexistência se considerarmos parte do espaço onde somente a nativa pode reproduzir, porém a espécie não-nativa pode ocorrer em todos os ambientes.

A ocupação das espécies de piranha da Bacia do Alto Paraná, está associada as macrófitas devido a reprodução. Por isso a dinâmica destas macrófitas podem afetar a abundância das piranhas (Thomaz & Cunha 2010). Os regimes de cheia da bacia alteram com certa frequência a distribuição e características dos bancos de macrófitas (Padial et al. 2009). O que causa efeitos nas dinâmicas de ocupação dos rios pelas piranhas. As atividades de espécies piscívoras também variam o regime de cheias (Luz-Agostinho et al. 2009). Modelos espacialmente explícitos mostram que determinados níveis de distúrbio possibilitam a coexistência entre espécies competidoras (Hastings 1980; McAuliffe 1984). A frequência dos distúrbios podem impedir que as populações destas espécies assumam uma tendência definida pelas interações da comunidade. Assim, uma possível exclusão da espécie nativa ou da espécie não-nativa pode não acontecer, principalmente se as tendências de declínio e/ou crescimento das populações forem sutis (Munday 2004).

Neste trabalho focamos na diferença de capacidade das espécies reproduzirem no espaço dos rios. Esta diferença é notada nos índices de atividade reprodutiva das populações das espécies de piranhas (Agostinho 2003). Assim, o efeito da população da espécie *S. marginatus* na espécie *S. maculatus* ocorre devido o maior tamanho da população da espécie não-nativa. Neste caso temos um efeito devido a competição por exploração do recurso (Holt et al. 1994). Porém, outras interações podem estar afetando a competição. A espécie não-nativa tem comportamento agressivo e pode atacar possíveis predadores do ninho garantindo maior sucesso na reprodução (Agostinho 2003; Agostinho et al. 2003; Rodrigues et al. 2018). Outros estudos mostram que o comportamento agressivo é importante característica para a população da espécie invasora sobrepôr a população da espécie nativa (Sanches et al. 2012).

Outros métodos de modelagem com maior complexidade, como modelos baseados em indivíduos, permitem testar outras questões, por exemplo efeito da capacidade de dispersão dos indivíduos. Porém, nosso modelo mostrou como ocorre a interação entre hipóteses como pressão de propágulo e resistência biótica. Outras características deste processo de invasão poderão gerar mais detalhes a dinâmica das populações, por exemplo interações como predação podem estar mais associadas a um determinado tamanho dos peixes, tornando a população jovem mais afetada. Além disso, seria possível discretizar as temporadas reprodutivas definindo a reprodução a cada

indivíduo. Outra possibilidade é a inclusão dos distúrbios no sistema, para verificar os efeitos na dinâmica que possam tornar possível a coexistência. Porém, para isso deve se ter claro o efeito dessa dinâmica nas macrófitas e em outras interações.

Conclusões

Nosso modelo mostrou a interação entre pressão de propágulos, competição, predação e adequação do ambiente e como estas podem definir o sucesso da invasão. Além disso, foi visto que diferenças muito grandes nas capacidades de ambas as espécies reproduzirem no ambiente podem gerar diferenças numéricas quanto ao tamanho das populações que levariam a maior poder de competição para a espécie não-nativa. Ao pensarmos na coexistência das piranhas do Alto Paraná, no qual existem grandes diferenças numéricas entre as espécies competidoras vemos a possibilidade de hipóteses para coexistência como predação. Outras sugestões como a heterogeneidade do ambiente e níveis de distúrbio podem estar afetando a dinâmica permitindo a coexistência.

Referências

- Abrams PA (1996) Limits to the similarity of competitors under hierarchical lottery competition. *Am Nat* 148:211–219. <https://doi.org/10.1086/285920>
- Agostinho AA, Gomes LC, Julio Jr. HF (2003) Relações entre macrófitas aquáticas e fauna de peixes. *Ecol. e Manejo Macrófitas Aquáticas* 1:261–279
- Agostinho CS (2003) Reproductive aspects of piranhas *Serrasalmus spilopleura* and *Serrasalmus marginatus* into the upper Paraná River, Brazil. *Braz J Biol* 63:1–6. <https://doi.org/10.1590/S1519-69842003000100002>
- Agostinho CS, Júlio Jr. HF (2002) Observation of an invasion of the piranha *Serrasalmus marginatus* Valenciennes, 1847 (Osteichthyes, Serrasalminidae) into the Upper Paraná River, Brazil. *Acta Sci Biol Sci* 24:391–395
- Alofs KM, Jackson DA (2014) Meta-analysis suggests biotic resistance in freshwater environments is driven by consumption rather than competition. *Ecology* 95:3259–3270. <https://doi.org/10.1890/14-0060.1>
- Amarasekare P, Nisbet RM (2001) Spatial heterogeneity, source-sink dynamics, and the local coexistence of competing species. *Am Nat* 158:572–584. <https://doi.org/10.1086/323586>
- Ammunét T, Klemola T, Parvinen K (2014) Consequences of asymmetric competition between resident and invasive defoliators: A novel empirically based modelling approach. *Theor Popul Biol* 92:107–117. <https://doi.org/10.1016/j.tpb.2013.12.006>
- Anderson CB, Griffith CR, Rosemond AD, et al (2006) The effects of invasive North American beavers on riparian plant communities in Cape Horn, Chile: Do exotic beavers engineer differently in sub-Antarctic ecosystems? *Biol Conserv* 128:467–474. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.10.011>
- Arim M, Abades SR, Neill PE, et al (2006) Spread dynamics of invasive species. *Proc Natl Acad Sci U S A* 103:374–378. <https://doi.org/10.1073/pnas.0504272102>
- Baltz DM, Moyle PB (1993) Invasion Resistance to Introduced Species by a Native Assemblage of California Stream Fishes. *Ecol Appl* 3:246–255. <https://doi.org/10.2307/1941827>
- Barbosa FG, Pillar VD, Palmer AR, Melo AS (2013) Predicting the current distribution and potential spread of the exotic grass *Eragrostis plana* Nees in South America and identifying a bioclimatic niche shift during invasion. *Austral Ecol* 38:260–267. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2012.02399.x>
- Barbosa NPU, Ferreira JA, Nascimento CAR, et al (2018) Prediction of future risk of invasion by *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) (Mollusca, Bivalvia, Mytilidae) in Brazil with cellular automata. *Ecol Indic* 92:30–39. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2018.01.005>
- BenDor TK, Metcalf SS, Fontenot LE, et al (2006) Modeling the spread of the Emerald Ash Borer. *Ecol Modell* 197:221–236. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2006.03.003>

- Bezerra LAV, Freitas MO, Daga VS, et al (2019) A network meta-analysis of threats to South American fish biodiversity. *Fish Fish* 20:620–639. <https://doi.org/10.1111/faf.12365>
- Blackburn TM, Pyšek P, Bacher S, et al (2011) A proposed unified framework for biological invasions. *Trends Ecol Evol* 26:333–339. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.03.023>
- Bolker B, Pacala SW (1997) Using moment equations to understand stochastically driven spatial pattern formation in ecological systems. *Theor Popul Biol* 52:179–197. <https://doi.org/10.1006/tpbi.1997.1331>
- Bolker BM, Pacala SW (1999) Spatial moment equations for plant competition: Understanding spatial strategies and the advantages of short dispersal. *Am Nat* 153:575–602. <https://doi.org/10.1086/303199>
- Braga RR, Gómez-Aparicio L, Heger T, et al (2018) Structuring evidence for invasional meltdown: broad support but with biases and gaps. *Biol. Invasions* 20:923–936
- Cannas SA, Marco DE, Páez SA (2003) Modelling biological invasions: Species traits, species interactions, and habitat heterogeneity. *Math Biosci* 183:93–110. [https://doi.org/10.1016/S0025-5564\(02\)00213-4](https://doi.org/10.1016/S0025-5564(02)00213-4)
- Cassey P, Blackburn TM, Russell GJ, et al (2004) Influences on the transport and establishment of exotic bird species: An analysis of the parrots (Psittaciformes) of the world. *Glob Chang Biol* 10:417–426. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2003.00748.x>
- Catford JA, Jansson R, Nilsson C (2009) Reducing redundancy in invasion ecology by integrating hypotheses into a single theoretical framework. *Divers Distrib* 15:22–40. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2008.00521.x>
- Chesson P (2000) Mechanisms of Maintenance of Species Diversity. *Annu Rev Ecol Syst* 31:343–366. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.31.1.343>
- Chesson PL, Warner RR (1981) Environmental Variability Promotes Coexistence in Lottery Competitive Systems. *Am Nat* 117:923–943. <https://doi.org/10.1086/283778>
- Colautti RI, Grigorovich IA, MacIsaac HJ (2006) Propagule pressure: A null model for biological invasions. *Biol Invasions* 8:1023–1037. <https://doi.org/10.1007/s10530-005-3735-y>
- Courchamp F, Dunne JA, Le Maho Y, et al (2015) Fundamental ecology is fundamental. *Trends Ecol Evol* 30:9–16. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2014.11.005>
- Courchamp F, Langlais M, Sugihara G (1999) Control of rabbits to protect island birds from cat predation. *Biol Conserv* 89:219–225. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(98\)00131-1](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(98)00131-1)
- Courchamp F, Sugihara G (1999) Modeling the Biological Control of an Alien Predator to Protect Island Species from Extinction. *Ecol Appl* 9:112. <https://doi.org/10.2307/2641172>
- D’Antonio C, Levine J, Thomsen M, et al (2001) Ecosystem resistance to invasion and the role of propagule supply: a California perspective. *J Mediterr Ecol* 2:233–245. <https://doi.org/10.1.1.470.8746>

- Doherty TS, Dickman CR, Nimmo DG, Ritchie EG (2015) Multiple threats, or multiplying the threats? Interactions between invasive predators and other ecological disturbances. *Biol Conserv* 190:60–68. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2015.05.013>
- Drake DAR, Mandrak NE (2014) Bycatch, bait, anglers, and roads: Quantifying vector activity and propagule introduction risk across lake ecosystems. *Ecol Appl* 24:877–894. <https://doi.org/10.1890/13-0541.1>
- Drake JM, Lodge DM (2006) Allee effects, propagule pressure and the probability of establishment: Risk analysis for biological invasions. *Biol Invasions* 8:365–375. <https://doi.org/10.1007/s10530-004-8122-6>
- Drenovsky RE, Grewell BJ, D’Antonio CM, et al (2012) A functional trait perspective on plant invasion. *Ann Bot* 110:141–153. <https://doi.org/10.1093/aob/mcs100>
- Duncan RP (2016) How propagule size and environmental suitability jointly determine establishment success: a test using dung beetle introductions. *Biol Invasions* 18:985–996. <https://doi.org/10.1007/s10530-016-1083-8>
- Duncan RP, Blackburn TM, Rossinelli S, Bacher S (2014) Quantifying invasion risk: The relationship between establishment probability and founding population size. *Methods Ecol Evol* 5:1255–1263. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12288>
- Duncan RP, Cassey P, Pigot AL, Blackburn TM (2019) A general model for alien species richness. *Biol Invasions* 0123456789: <https://doi.org/10.1007/s10530-019-02003-y>
- Duncan RP, Diez JM, Sullivan JJ, et al (2009) Safe sites, seed supply, and the recruitment function in plant populations. *Ecology* 90:2129–2138. <https://doi.org/10.1890/08-1436.1>
- Frehse F de A, Braga RR, Nocera GA, Vitule JRS (2016) Non-native species and invasion biology in a megadiverse country: scientometric analysis and ecological interactions in Brazil. *Biol Invasions* 18:3713–3725. <https://doi.org/10.1007/s10530-016-1260-9>
- Gilioli G, Pasquali S, Tramontini S, Riolo F (2013) Modelling local and long-distance dispersal of invasive chestnut gall wasp in Europe. *Ecol Modell* 263:281–290. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2013.05.011>
- Grimm V (1994) Mathematical models and understanding in ecology. *Ecol Modell* 75–76:641–651. [https://doi.org/10.1016/0304-3800\(94\)90056-6](https://doi.org/10.1016/0304-3800(94)90056-6)
- Hastings A (1980) Disturbance, coexistence, history, and competition for space. *Theor Popul Biol* 18:363–373. [https://doi.org/10.1016/0040-5809\(80\)90059-3](https://doi.org/10.1016/0040-5809(80)90059-3)
- Heger T, Trepl L (2003) Predicting biological invasions. *Biol Invasions* 5:313–321. <https://doi.org/10.1023/b:binv.0000005568.44154.12>
- Hellmann JJ, Byers JE, Bierwagen BG, Dukes JS (2008) Five potential consequences of climate change for invasive species. *Conserv Biol* 22:534–543. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2008.00951.x>

- Hollebone AL, Hay ME (2007) Propagule pressure of an invasive crab overwhelms native biotic resistance. *Mar Ecol Prog Ser* 342:191–196. <https://doi.org/10.3354/meps342191>
- Holt RD, Grover J, Tilman D (1994) Simple Rules for Interspecific Dominance in Systems with Exploitative and Apparent Competition. *Am Nat* 144:741–771. <https://doi.org/10.1086/285705>
- Huang H mei, Zhang L quan, Guan Y juan, Wang D hui (2008) A cellular automata model for population expansion of *Spartina alterniflora* at Jiuduansha Shoals, Shanghai, China. *Estuar Coast Shelf Sci* 77:47–55. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2007.09.003>
- Hui C, Richardson DM (2019) How to Invade an Ecological Network. *Trends Ecol Evol* 34:121–131. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2018.11.003>
- Järemo J, Bengtsson G (2011) On the importance of life history and age structure in biological invasions. *Ecol Modell* 222:485–492. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2010.11.012>
- Jeschke JM (2008) Across islands and continents, mammals are more successful invaders than birds. *Divers Distrib* 14:913–916. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2008.00488.x>
- Jones EI, Nuismer SL, Gomulkiewicz R (2013) Revisiting Darwin’s conundrum reveals a twist on the relationship between phylogenetic distance and invasibility. *Proc Natl Acad Sci U S A* 110:20627–20632. <https://doi.org/10.1073/pnas.1310247110>
- Júlio Júnior HF, Tós CD, Agostinho ÂA, Pavanelli CS (2009) A massive invasion of fish species after eliminating a natural barrier in the upper rio Paraná basin. *Neotrop Ichthyol* 7:709–718. <https://doi.org/10.1590/S1679-62252009000400021>
- Kanary L, Musgrave J, Tyson RC, et al (2014) Modelling the dynamics of invasion and control of competing green crab genotypes. *Theor Ecol* 7:391–406. <https://doi.org/10.1007/s12080-014-0226-8>
- Kappler RH, Knight KS, Root KV (2019) Evaluating the population viability of green ash trees (*Fraxinus pennsylvanica*) before and after the emerald ash borer beetle (*Agilus planipennis*) invasion. *Ecol Modell* 400:53–59. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2019.03.017>
- Kari J (2005) Theory of cellular automata: A survey. *Theor Comput Sci* 334:3–33. <https://doi.org/10.1016/j.tcs.2004.11.021>
- Kimbrow DL, Cheng BS, Grosholz ED (2013) Biotic resistance in marine environments. *Ecol Lett* 16:821–833. <https://doi.org/10.1111/ele.12106>
- Krassoi FR, Brown KR, Bishop MJ, et al (2008) Condition-specific competition allows coexistence of competitively superior exotic oysters with native oysters. *J Anim Ecol* 77:5–15. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2007.01316.x>
- Lockwood JL, Cassey P, Blackburn T (2005) The role of propagule pressure in explaining species invasions. *Trends Ecol Evol* 20:223–228. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.02.004>

- Lockwood JL, Cassey P, Blackburn TM (2009) The more you introduce the more you get: The role of colonization pressure and propagule pressure in invasion ecology. *Divers Distrib* 15:904–910. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2009.00594.x>
- Łomnicki A (1988) The Place of Modelling in Ecology. *Oikos* 52:139. <https://doi.org/10.2307/3565240>
- Lowry E, Rollinson EJ, Laybourn AJ, et al (2013) Biological invasions: A field synopsis, systematic review, and database of the literature. *Ecol Evol* 3:182–196. <https://doi.org/10.1002/ece3.431>
- Luz-Agostinho K, Agostinho A, Gomes L, et al (2009) Effects of flooding regime on the feeding activity and body condition of piscivorous fish in the Upper Paraná River floodplain. *Brazilian J Biol* 69:481–490. <https://doi.org/10.1590/s1519-69842009000300004>
- MacArthur R, Levins R (1967) The Limiting Similarity, Convergence, and Divergence of Coexisting Species. *Am Nat* 101:377–385. <https://doi.org/10.1086/282505>
- Marco D, Páez S, Cannas S (2002) Species invasiveness in biological invasion: a modeling approach. *Biol Invasions* 4:193–205
- Martin JL, Stockton SA, Allombert S, Gaston AJ (2010) Top-down and bottom-up consequences of unchecked ungulate browsing on plant and animal diversity in temperate forests: Lessons from a deer introduction. *Biol Invasions* 12:353–371. <https://doi.org/10.1007/s10530-009-9628-8>
- Masoodi A, Sengupta A, Khan FA, Sharma GP (2013) Predicting the spread of alligator weed (*Alternanthera philoxeroides*) in Wular lake, India: A mathematical approach. *Ecol Modell* 263:119–125. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2013.04.021>
- McAuliffe JR (1984) Competition for Space, Disturbance, and the Structure of a Benthic Stream Community. *Ecology* 65:894–908. <https://doi.org/10.2307/1938063>
- Melbourne BA, Cornell H V., Davies KF, et al (2007) Invasion in a heterogeneous world: Resistance, coexistence or hostile takeover? *Ecol Lett* 10:77–94. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00987.x>
- Meza-Lopez MM, Siemann E (2015) Experimental test of the Invasional Meltdown Hypothesis: An exotic herbivore facilitates an exotic plant, but the plant does not reciprocally facilitate the herbivore. *Freshw Biol* 60:1475–1482. <https://doi.org/10.1111/fwb.12582>
- Miller AL, Diez JM, Sullivan JJ, et al (2014) Quantifying invasion resistance: the use of recruitment functions to control for propagule pressure. *Ecology* 95:920–929. <https://doi.org/10.1890/13-0655.1>
- Moher D, Liberati A, Tetzlaff J, et al (2009) Preferred Reporting Items for Systematic Reviews and Meta-Analyses: The PRISMA Statement (Reprinted from *Annals of Internal Medicine*). *Phys Ther* 89:873–880. <https://doi.org/10.1371/journal.pmed.1000097>
- Munday PL (2004) Competitive coexistence of coral-dwelling fishes: The lottery hypothesis revisited. *Ecology* 85:623–628. <https://doi.org/10.1890/03-3100>

- Noonburg EG, Abrams PA (2005) Transient dynamics limit the effectiveness of keystone predation in bringing about coexistence. *Am Nat* 165:322–335. <https://doi.org/10.1086/428068>
- Ocampo-Ariza C, Bufford JL, Hulme PE, et al (2018) Strong fitness differences impede coexistence between an alien water fern (*Azolla pinnata* R. Br.) and its native congener (*Azolla rubra* R. Br.) in New Zealand. *Biol Invasions* 1–9. <https://doi.org/10.1007/s10530-018-1740-1>
- Olden JD, Poff NL (2003) Toward a Mechanistic Understanding and Prediction of Biotic Homogenization. *Am Nat* 162:442–460. <https://doi.org/10.1086/378212>
- Owen MR, Lewis MA (2001) How predation can slow, stop or reverse a prey invasion. *Bull Math Biol* 63:655–684. <https://doi.org/10.1006/bulm.2001.0239>
- Padial AA, Carvalho P, Thomaz SM, et al (2009) The role of an extreme flood disturbance on macrophyte assemblages in a Neotropical floodplain. *Aquat Sci* 71:389–398. <https://doi.org/10.1007/s00027-009-0109-z>
- Pereira LS, Agostinho AA, Gomes LC (2015) Eating the competitor: a mechanism of invasion. *Hydrobiologia* 746:223–231. <https://doi.org/10.1007/s10750-014-2031-1>
- Pereira LS, Tencatt LFC, Dias RM, et al (2017) Effects of long and short flooding years on the feeding ecology of piscivorous fish in floodplain river systems. *Hydrobiologia* 795:65–80. <https://doi.org/10.1007/s10750-017-3115-5>
- Pintor LM, Brown JS, Vincent TL (2011) Evolutionary Game Theory as a Framework for Studying Biological Invasions. *Am Nat* 177:410–423. <https://doi.org/10.1086/658149>
- Pyšek P, Richardson DM, Pergl J, et al (2008) Geographical and taxonomic biases in invasion ecology. *Trends Ecol Evol* 23:237–244. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.02.002>
- Rodrigues AC, de Santana HS, Baumgartner MT, Gomes LC (2018) Coexistence between native and nonnative species: the invasion process and adjustments in distribution through time for congeneric piranhas in a Neotropical floodplain. *Hydrobiologia* 817:279–291. <https://doi.org/10.1007/s10750-018-3541-z>
- Rossberg AG, Barabás G, Possingham HP, et al (2019) Let’s Train More Theoretical Ecologists – Here Is Why. *Trends Ecol Evol* 34:759–762. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2019.06.004>
- Ruaro R, Tramonte RP, Buosi PRB, et al (2019) Trends in Studies of Nonnative Populations: Invasions in the Upper Paraná River Floodplain. *Wetlands*. <https://doi.org/10.1007/s13157-019-01161-y>
- Sale PF (1978) Coexistence of coral reef fishes ? a lottery for living space. *Environ Biol Fishes* 3:85–102. <https://doi.org/10.1007/BF00006310>
- Sanches FHC, Miyai CA, Costa TM, et al (2012) Aggressiveness Overcomes Body-Size Effects in Fights Staged between Invasive and Native Fish Species with Overlapping Niches. *PLoS One* 7:e29746. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0029746>

- Scheiner SM, Willig MR (2008) A general theory of ecology. *Theor Ecol* 1:21–28.
<https://doi.org/10.1007/s12080-007-0002-0>
- Scudo FM, Ziegler JR (1978) *The Golden Age of Theoretical Ecology: 1923–1940*. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg
- Seebens H, Blackburn TM, Dyer EE, et al (2017) No saturation in the accumulation of alien species worldwide. *Nat Publ Gr* 8:. <https://doi.org/10.1038/ncomms14435>
- Seebens H, Briski E, Ghabooli S, et al (2019) Non-native species spread in a complex network: The interaction of global transport and local population dynamics determines invasion success. *Proc R Soc B Biol Sci* 286:. <https://doi.org/10.1098/rspb.2019.0036>
- Seebens H, Gastner MT, Blasius B (2013) The risk of marine bioinvasion caused by global shipping. *Ecol Lett* 16:782–790. <https://doi.org/10.1111/ele.12111>
- Seebens H, Schwartz N, Schupp PJ, Blasius B (2016) Predicting the spread of marine species introduced by global shipping. *Proc Natl Acad Sci U S A* 113:5646–5651.
<https://doi.org/10.1073/pnas.1524427113>
- Simberloff D (2009) The Role of Propagule Pressure in Biological Invasions. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 40:81–102. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120304>
- Simberloff D, Holle B Von (1999) Positive interactions of nonindigenous species: invasional meltdown? *Biol Invasions* 1:21–32. <https://doi.org/10.1023/a:1010086329619>
- Simberloff D, Martin JL, Genovesi P, et al (2013) Impacts of biological invasions: What’s what and the way forward. *Trends Ecol Evol* 28:58–66. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.07.013>
- Simberloff D, Vitule JRS (2014) A call for an end to calls for the end of invasion biology. *Oikos* 123:408–413. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2013.01228.x>
- Skóra F, Abilhoa V, Padiál AA, Vitule JRS (2015) Darwin’s hypotheses to explain colonization trends: Evidence from a quasi-natural experiment and a new conceptual model. *Divers Distrib* 21:583–594. <https://doi.org/10.1111/ddi.12308>
- Su G, Villéger S, Brosse S (2020) Morphological sorting of introduced freshwater fish species within and between donor realms. *Glob Ecol Biogeogr* geb.13054.
<https://doi.org/10.1111/geb.13054>
- Tesfaye G, Wolff M (2018) Modeling trophic interactions and the impact of an introduced exotic carp species in the Rift Valley Lake Koka, Ethiopia. *Ecol Modell* 378:26–36.
<https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2018.04.003>
- Thomaz SM, Cunha ER da (2010) The role of macrophytes in habitat structuring in aquatic ecosystems: methods of measurement, causes and consequences on animal assemblages’ composition and biodiversity. *Acta Limnol Bras* 22:218–236.
<https://doi.org/10.4322/actalb.02202011>

- Thomsen MA, D'Antonio CM, Suttle KB, Sousa WP (2006) Ecological resistance, seed density and their interactions determine patterns of invasion in a California coastal grassland. *Ecol Lett* 9:160–170. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00857.x>
- Vazzoler AEAM (1996) *Biologia da Reprodução de Peixes Teleosteos: Teoria e Prática*
- Villanueva MCS, Isumbisho M, Kaningini B, et al (2008) Modeling trophic interactions in Lake Kivu: What roles do exotics play? *Ecol Modell* 212:422–438. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2007.10.047>
- Vitule JRS, Skóra F, Abilhoa V (2012) Homogenization of freshwater fish faunas after the elimination of a natural barrier by a dam in Neotropics. *Divers Distrib* 18:111–120. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2011.00821.x>
- Von Holle B, Simberloff D (2005) Ecological resistance to biological invasion overwhelmed by propagule pressure. *Ecology* 86:3212–3218. <https://doi.org/10.1890/05-0427>
- Wittmann MJ, Metzler D, Gabriel W, Jeschke JM (2014) Decomposing propagule pressure: The effects of propagule size and propagule frequency on invasion success. *Oikos* 123:441–450. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2013.01025.x>

Apêndice

Transformada Inversa

Usamos o método de transformada inversa, para criarmos um gerador de números pseudo-aleatórios para as coordenadas da Largura do espaço. Para isso invertemos a função de densidade exponencial de modo que a partir de um número gerado por um gerador de distribuição uniforme (U), pudéssemos obter valores para a coordenada da largura com restrição em função de λ . Primeiro dividimos o espaço em dois lados, de $-L/2$ a zero (centro deste eixo do espaço) e de 0 a $L/2$. Depois, sorteamos qual lado do espaço a coordenada iria, usando o gerador de distribuição uniforme entre 0 e 1. Se menor que 0.5 a coordenada é gerada para um lado, senão para o outro.

O processo de inversão se deu da seguinte maneira: para cada um dos lados integramos usamos uma função de densidade, no qual a sua integração dentro dos limites do espaço permitissem que a inversa formasse posições neste limite. Para o lado de $-L/2$ a zero a função segue abaixo,

(de $-L/2$ a zero

$$P_1(y) = s \cdot e^{-\gamma y} = \int_{-L/2}^0 s \cdot e^{-\gamma y} = 1 \quad (\text{III})$$

$$s = \gamma \left(e^{\frac{\gamma L}{2}} - 1 \right)^{-1} \quad (\text{IV})$$

onde s é o elemento de integração e $\gamma=1/\lambda$, este segundo passo permite que a relação de λ e o espaço a ser ocupado seja diretamente proporcional.

$$CDF(x) = \int_{-L/2}^y P_1(s) ds = s \int_{-L/2}^y e^{-\gamma y} = \frac{-s}{\gamma} \left[e^{-\gamma y} - e^{\frac{\gamma L}{2}} \right] \quad (\text{V})$$

$CDF(x)$ é o gerador de números uniformes entre 0 e 1 (o mesmo usado para o eixo x).

Assim, substituindo IV em V temos,

$$CDF(x) = \frac{\left(e^{\frac{\gamma L}{2}} - e^{-\gamma y} \right)}{\left(e^{\frac{\gamma L}{2}} - 1 \right)} \quad (\text{VI})$$

isolando o y ,

$$y = -\frac{1}{\gamma} \cdot \ln \left(e^{\frac{\gamma L}{2}} - \left(e^{\frac{\gamma L}{2}} - 1 \right) \cdot CDF(x) \right) \quad (\text{VII})$$

Para o lado de 0 a $L/2$ a função segue abaixo,

$$P_2(y) = s \cdot e^{yy} = \int_0^{\frac{L}{2}} s \cdot e^{yy} = 1 \quad (\text{VIII})$$

segundo os mesmo passos temos,

$$y = \frac{1}{y} \cdot \ln \left(1 + \left(e^{\frac{yL}{2}} - 1 \right) \cdot CDF(x) \right) \quad (\text{IX})$$

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Neste trabalho fizemos uma revisão sistemática buscando compreender os aspectos do processo de invasões biológicas mais abordados nos artigos que usam modelos matemáticos ou computacionais. Diversos aspectos podem ser abordados, porém o maior volume de artigos teve como foco no impacto das espécies não-nativas. Apesar da importância de entender estes impactos, estudos futuros devem se preocupar com as fases finais do processo de invasão. Entender as hipóteses e características do processo que aumentam a probabilidade de invasão é importante para prever futuras invasões, além de possibilitar manejo nas fases iniciais do processo diminuindo impactos maiores. Sem estes estudos lacunas no conhecimento dos estágios iniciais do processo de invasão podem demorar a serem preenchidas.

Nosso modelo para o processo de invasão do Alto Paraná simulou características do processo que permitiam sucesso, fracasso ou extinção da espécie nativa competidora. Isto é importante para mostrar a relação entre hipóteses para invasões biológicas. A hipótese de pressão de propágulos foi testada em diversos estudos empíricos, mostrando que pode superar a resistência biótica. Nossa simulação seguiu o mesmo padrão mostrando que a partir de um determinado nível de pressão de propágulo a espécie não-nativa é capaz de se estabelecer e continuar o processo de invasão. Além disso, o padrão do nosso modelos mostra que capacidades próximas de competição permitem que ocorra a coexistência entre espécies e em níveis maiores, interações negativas com a espécie que compete melhor pode manter a coexistência. Futuros estudos deste e de outros sistemas serão importantes para entender outras características do sistema que possam manter a coexistência entre as espécies.

REFERÊNCIAS

- Abrams PA (1996) Limits to the similarity of competitors under hierarchical lottery competition. *Am Nat* 148:211–219. <https://doi.org/10.1086/285920>
- Agostinho AA, Gomes LC, Julio Jr. HF (2003) Relações entre macrófitas aquáticas e fauna de peixes. *Ecol. e Manejo Macrófitas Aquáticas* 1:261–279
- Agostinho CS (2003) Reproductive aspects of piranhas *Serrasalmus spilopleura* and *Serrasalmus marginatus* into the upper Paraná River, Brazil. *Braz J Biol* 63:1–6. <https://doi.org/10.1590/S1519-69842003000100002>
- Agostinho CS, Júlio Jr. HF (2002) Observation of an invasion of the piranha *Serrasalmus marginatus* Valenciennes, 1847 (Osteichthyes, Serrasalmidae) into the Upper Paraná River, Brazil. *Acta Sci Biol Sci* 24:391–395
- Alofs KM, Jackson DA (2014) Meta-analysis suggests biotic resistance in freshwater environments is driven by consumption rather than competition. *Ecology* 95:3259–3270. <https://doi.org/10.1890/14-0060.1>
- Amarasekare P, Nisbet RM (2001) Spatial heterogeneity, source-sink dynamics, and the local coexistence of competing species. *Am Nat* 158:572–584. <https://doi.org/10.1086/323586>
- Ammunét T, Klemola T, Parvinen K (2014) Consequences of asymmetric competition between resident and invasive defoliators: A novel empirically based modelling approach. *Theor Popul Biol* 92:107–117. <https://doi.org/10.1016/j.tpb.2013.12.006>
- Anderson CB, Griffith CR, Rosemond AD, et al (2006) The effects of invasive North American beavers on riparian plant communities in Cape Horn, Chile: Do exotic beavers engineer differently in sub-Antarctic ecosystems? *Biol Conserv* 128:467–474. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.10.011>
- Arim M, Abades SR, Neill PE, et al (2006) Spread dynamics of invasive species. *Proc Natl Acad Sci U S A* 103:374–378. <https://doi.org/10.1073/pnas.0504272102>
- Baltz DM, Moyle PB (1993) Invasion Resistance to Introduced Species by a Native Assemblage of California Stream Fishes. *Ecol Appl* 3:246–255. <https://doi.org/10.2307/1941827>
- Barbosa FG, Pillar VD, Palmer AR, Melo AS (2013) Predicting the current distribution and potential spread of the exotic grass *Eragrostis plana* Nees in South America and identifying a bioclimatic niche shift during invasion. *Austral Ecol* 38:260–267. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2012.02399.x>
- Barbosa NPU, Ferreira JA, Nascimento CAR, et al (2018) Prediction of future risk of invasion by *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) (Mollusca, Bivalvia, Mytilidae)

- in Brazil with cellular automata. *Ecol Indic* 92:30–39.
<https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2018.01.005>
- BenDor TK, Metcalf SS, Fontenot LE, et al (2006) Modeling the spread of the Emerald Ash Borer. *Ecol Modell* 197:221–236.
<https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2006.03.003>
- Bezerra LAV, Freitas MO, Daga VS, et al (2019) A network meta-analysis of threats to South American fish biodiversity. *Fish Fish* 20:620–639.
<https://doi.org/10.1111/faf.12365>
- Blackburn TM, Pyšek P, Bacher S, et al (2011) A proposed unified framework for biological invasions. *Trends Ecol Evol* 26:333–339.
<https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.03.023>
- Bolker B, Pacala SW (1997) Using moment equations to understand stochastically driven spatial pattern formation in ecological systems. *Theor Popul Biol* 52:179–197. <https://doi.org/10.1006/tpbi.1997.1331>
- Bolker BM, Pacala SW (1999) Spatial moment equations for plant competition: Understanding spatial strategies and the advantages of short dispersal. *Am Nat* 153:575–602. <https://doi.org/10.1086/303199>
- Braga RR, Gómez-Aparicio L, Heger T, et al (2018) Structuring evidence for invasional meltdown: broad support but with biases and gaps. *Biol. Invasions* 20:923–936
- Cannas SA, Marco DE, Páez SA (2003) Modelling biological invasions: Species traits, species interactions, and habitat heterogeneity. *Math Biosci* 183:93–110.
[https://doi.org/10.1016/S0025-5564\(02\)00213-4](https://doi.org/10.1016/S0025-5564(02)00213-4)
- Cassey P, Blackburn TM, Russell GJ, et al (2004) Influences on the transport and establishment of exotic bird species: An analysis of the parrots (Psittaciformes) of the world. *Glob Chang Biol* 10:417–426. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2003.00748.x>
- Catford JA, Jansson R, Nilsson C (2009) Reducing redundancy in invasion ecology by integrating hypotheses into a single theoretical framework. *Divers Distrib* 15:22–40. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2008.00521.x>
- Chesson P (2000) Mechanisms of Maintenance of Species Diversity. *Annu Rev Ecol Syst* 31:343–366. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.31.1.343>
- Chesson PL, Warner RR (1981) Environmental Variability Promotes Coexistence in Lottery Competitive Systems. *Am Nat* 117:923–943.
<https://doi.org/10.1086/283778>

- Colautti RI, Grigorovich IA, MacIsaac HJ (2006) Propagule pressure: A null model for biological invasions. *Biol Invasions* 8:1023–1037. <https://doi.org/10.1007/s10530-005-3735-y>
- Courchamp F, Dunne JA, Le Maho Y, et al (2015) Fundamental ecology is fundamental. *Trends Ecol Evol* 30:9–16. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2014.11.005>
- Courchamp F, Langlais M, Sugihara G (1999) Control of rabbits to protect island birds from cat predation. *Biol Conserv* 89:219–225. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(98\)00131-1](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(98)00131-1)
- Courchamp F, Sugihara G (1999) Modeling the Biological Control of an Alien Predator to Protect Island Species from Extinction. *Ecol Appl* 9:112. <https://doi.org/10.2307/2641172>
- D'Antonio C, Levine J, Thomsen M, et al (2001) Ecosystem resistance to invasion and the role of propagule supply: a California perspective. *J Mediterr Ecol* 2:233–245. <https://doi.org/10.1.1.470.8746>
- Doherty TS, Dickman CR, Nimmo DG, Ritchie EG (2015) Multiple threats, or multiplying the threats? Interactions between invasive predators and other ecological disturbances. *Biol Conserv* 190:60–68. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2015.05.013>
- Drake DAR, Mandrak NE (2014) Bycatch, bait, anglers, and roads: Quantifying vector activity and propagule introduction risk across lake ecosystems. *Ecol Appl* 24:877–894. <https://doi.org/10.1890/13-0541.1>
- Drake JM, Lodge DM (2006) Allee effects, propagule pressure and the probability of establishment: Risk analysis for biological invasions. *Biol Invasions* 8:365–375. <https://doi.org/10.1007/s10530-004-8122-6>
- Drenovsky RE, Grewell BJ, D'Antonio CM, et al (2012) A functional trait perspective on plant invasion. *Ann Bot* 110:141–153. <https://doi.org/10.1093/aob/mcs100>
- Duncan RP (2016) How propagule size and environmental suitability jointly determine establishment success: a test using dung beetle introductions. *Biol Invasions* 18:985–996. <https://doi.org/10.1007/s10530-016-1083-8>
- Duncan RP, Blackburn TM, Rossinelli S, Bacher S (2014) Quantifying invasion risk: The relationship between establishment probability and founding population size. *Methods Ecol Evol* 5:1255–1263. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12288>
- Duncan RP, Cassey P, Pigot AL, Blackburn TM (2019) A general model for alien species richness. *Biol Invasions* 0123456789: <https://doi.org/10.1007/s10530-019-02003-y>

- Duncan RP, Diez JM, Sullivan JJ, et al (2009) Safe sites, seed supply, and the recruitment function in plant populations. *Ecology* 90:2129–2138.
<https://doi.org/10.1890/08-1436.1>
- Frehse F de A, Braga RR, Nocera GA, Vitule JRS (2016) Non-native species and invasion biology in a megadiverse country: scientometric analysis and ecological interactions in Brazil. *Biol Invasions* 18:3713–3725.
<https://doi.org/10.1007/s10530-016-1260-9>
- Gilioli G, Pasquali S, Tramontini S, Riolo F (2013) Modelling local and long-distance dispersal of invasive chestnut gall wasp in Europe. *Ecol Modell* 263:281–290.
<https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2013.05.011>
- Grimm V (1994) Mathematical models and understanding in ecology. *Ecol Modell* 75–76:641–651. [https://doi.org/10.1016/0304-3800\(94\)90056-6](https://doi.org/10.1016/0304-3800(94)90056-6)
- Hastings A (1980) Disturbance, coexistence, history, and competition for space. *Theor Popul Biol* 18:363–373. [https://doi.org/10.1016/0040-5809\(80\)90059-3](https://doi.org/10.1016/0040-5809(80)90059-3)
- Heger T, Trepl L (2003) Predicting biological invasions. *Biol Invasions* 5:313–321.
<https://doi.org/10.1023/b:binv.0000005568.44154.12>
- Hellmann JJ, Byers JE, Bierwagen BG, Dukes JS (2008) Five potential consequences of climate change for invasive species. *Conserv Biol* 22:534–543.
<https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2008.00951.x>
- Hollebone AL, Hay ME (2007) Propagule pressure of an invasive crab overwhelms native biotic resistance. *Mar Ecol Prog Ser* 342:191–196.
<https://doi.org/10.3354/meps342191>
- Holt RD, Grover J, Tilman D (1994) Simple Rules for Interspecific Dominance in Systems with Exploitative and Apparent Competition. *Am Nat* 144:741–771.
<https://doi.org/10.1086/285705>
- Huang H mei, Zhang L quan, Guan Y juan, Wang D hui (2008) A cellular automata model for population expansion of *Spartina alterniflora* at Jiuduansha Shoals, Shanghai, China. *Estuar Coast Shelf Sci* 77:47–55.
<https://doi.org/10.1016/j.ecss.2007.09.003>
- Hui C, Richardson DM (2019) How to Invade an Ecological Network. *Trends Ecol Evol* 34:121–131. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2018.11.003>
- Järemo J, Bengtsson G (2011) On the importance of life history and age structure in biological invasions. *Ecol Modell* 222:485–492.
<https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2010.11.012>

- Jeschke JM (2008) Across islands and continents, mammals are more successful invaders than birds. *Divers Distrib* 14:913–916. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2008.00488.x>
- Jones EI, Nuismer SL, Gomulkiewicz R (2013) Revisiting Darwin’s conundrum reveals a twist on the relationship between phylogenetic distance and invasibility. *Proc Natl Acad Sci U S A* 110:20627–20632. <https://doi.org/10.1073/pnas.1310247110>
- Júlio Júnior HF, Tós CD, Agostinho ÂA, Pavanelli CS (2009) A massive invasion of fish species after eliminating a natural barrier in the upper rio Paraná basin. *Neotrop Ichthyol* 7:709–718. <https://doi.org/10.1590/S1679-62252009000400021>
- Kanary L, Musgrave J, Tyson RC, et al (2014) Modelling the dynamics of invasion and control of competing green crab genotypes. *Theor Ecol* 7:391–406. <https://doi.org/10.1007/s12080-014-0226-8>
- Kappler RH, Knight KS, Root KV (2019) Evaluating the population viability of green ash trees (*Fraxinus pennsylvanica*) before and after the emerald ash borer beetle (*Agrilus planipennis*) invasion. *Ecol Modell* 400:53–59. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2019.03.017>
- Kari J (2005) Theory of cellular automata: A survey. *Theor Comput Sci* 334:3–33. <https://doi.org/10.1016/j.tcs.2004.11.021>
- Kimbro DL, Cheng BS, Grosholz ED (2013) Biotic resistance in marine environments. *Ecol Lett* 16:821–833. <https://doi.org/10.1111/ele.12106>
- Krassoi FR, Brown KR, Bishop MJ, et al (2008) Condition-specific competition allows coexistence of competitively superior exotic oysters with native oysters. *J Anim Ecol* 77:5–15. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2007.01316.x>
- Lockwood JL, Cassey P, Blackburn T (2005) The role of propagule pressure in explaining species invasions. *Trends Ecol Evol* 20:223–228. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.02.004>
- Lockwood JL, Cassey P, Blackburn TM (2009) The more you introduce the more you get: The role of colonization pressure and propagule pressure in invasion ecology. *Divers Distrib* 15:904–910. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2009.00594.x>
- Łomnicki A (1988) The Place of Modelling in Ecology. *Oikos* 52:139. <https://doi.org/10.2307/3565240>
- Lowry E, Rollinson EJ, Laybourn AJ, et al (2013) Biological invasions: A field synopsis, systematic review, and database of the literature. *Ecol Evol* 3:182–196. <https://doi.org/10.1002/ece3.431>

- Luz-Agostinho K, Agostinho A, Gomes L, et al (2009) Effects of flooding regime on the feeding activity and body condition of piscivorous fish in the Upper Paraná River floodplain. *Brazilian J Biol* 69:481–490. <https://doi.org/10.1590/s1519-69842009000300004>
- MacArthur R, Levins R (1967) The Limiting Similarity, Convergence, and Divergence of Coexisting Species. *Am Nat* 101:377–385. <https://doi.org/10.1086/282505>
- Marco D, Páez S, Cannas S (2002) Species invasiveness in biological invasion: a modeling approach. *Biol Invasions* 4:193–205
- Martin JL, Stockton SA, Allombert S, Gaston AJ (2010) Top-down and bottom-up consequences of unchecked ungulate browsing on plant and animal diversity in temperate forests: Lessons from a deer introduction. *Biol Invasions* 12:353–371. <https://doi.org/10.1007/s10530-009-9628-8>
- Masoodi A, Sengupta A, Khan FA, Sharma GP (2013) Predicting the spread of alligator weed (*Alternanthera philoxeroides*) in Wular lake, India: A mathematical approach. *Ecol Modell* 263:119–125. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2013.04.021>
- McAuliffe JR (1984) Competition for Space, Disturbance, and the Structure of a Benthic Stream Community. *Ecology* 65:894–908. <https://doi.org/10.2307/1938063>
- Melbourne BA, Cornell H V., Davies KF, et al (2007) Invasion in a heterogeneous world: Resistance, coexistence or hostile takeover? *Ecol Lett* 10:77–94. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00987.x>
- Meza-Lopez MM, Siemann E (2015) Experimental test of the Invasional Meltdown Hypothesis: An exotic herbivore facilitates an exotic plant, but the plant does not reciprocally facilitate the herbivore. *Freshw Biol* 60:1475–1482. <https://doi.org/10.1111/fwb.12582>
- Miller AL, Diez JM, Sullivan JJ, et al (2014) Quantifying invasion resistance: the use of recruitment functions to control for propagule pressure. *Ecology* 95:920–929. <https://doi.org/10.1890/13-0655.1>
- Moher D, Liberati A, Tetzlaff J, et al (2009) Preferred Reporting Items for Systematic Reviews and Meta-Analyses: The PRISMA Statement (Reprinted from *Annals of Internal Medicine*). *Phys Ther* 89:873–880. <https://doi.org/10.1371/journal.pmed.1000097>
- Munday PL (2004) Competitive coexistence of coral-dwelling fishes: The lottery hypothesis revisited. *Ecology* 85:623–628. <https://doi.org/10.1890/03-3100>

- Noonburg EG, Abrams PA (2005) Transient dynamics limit the effectiveness of keystone predation in bringing about coexistence. *Am Nat* 165:322–335. <https://doi.org/10.1086/428068>
- Ocampo-Ariza C, Bufford JL, Hulme PE, et al (2018) Strong fitness differences impede coexistence between an alien water fern (*Azolla pinnata* R. Br.) and its native congener (*Azolla rubra* R. Br.) in New Zealand. *Biol Invasions* 1–9. <https://doi.org/10.1007/s10530-018-1740-1>
- Olden JD, Poff NL (2003) Toward a Mechanistic Understanding and Prediction of Biotic Homogenization. *Am Nat* 162:442–460. <https://doi.org/10.1086/378212>
- Owen MR, Lewis MA (2001) How predation can slow, stop or reverse a prey invasion. *Bull Math Biol* 63:655–684. <https://doi.org/10.1006/bulm.2001.0239>
- Padial AA, Carvalho P, Thomaz SM, et al (2009) The role of an extreme flood disturbance on macrophyte assemblages in a Neotropical floodplain. *Aquat Sci* 71:389–398. <https://doi.org/10.1007/s00027-009-0109-z>
- Pereira LS, Agostinho AA, Gomes LC (2015) Eating the competitor: a mechanism of invasion. *Hydrobiologia* 746:223–231. <https://doi.org/10.1007/s10750-014-2031-1>
- Pereira LS, Tencatt LFC, Dias RM, et al (2017) Effects of long and short flooding years on the feeding ecology of piscivorous fish in floodplain river systems. *Hydrobiologia* 795:65–80. <https://doi.org/10.1007/s10750-017-3115-5>
- Pintor LM, Brown JS, Vincent TL (2011) Evolutionary Game Theory as a Framework for Studying Biological Invasions. *Am Nat* 177:410–423. <https://doi.org/10.1086/658149>
- Pyšek P, Richardson DM, Pergl J, et al (2008) Geographical and taxonomic biases in invasion ecology. *Trends Ecol Evol* 23:237–244. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.02.002>
- Rodrigues AC, de Santana HS, Baumgartner MT, Gomes LC (2018) Coexistence between native and nonnative species: the invasion process and adjustments in distribution through time for congeneric piranhas in a Neotropical floodplain. *Hydrobiologia* 817:279–291. <https://doi.org/10.1007/s10750-018-3541-z>
- Rossberg AG, Barabás G, Possingham HP, et al (2019) Let's Train More Theoretical Ecologists – Here Is Why. *Trends Ecol Evol* 34:759–762. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2019.06.004>
- Ruaro R, Tramonte RP, Buosi PRB, et al (2019) Trends in Studies of Nonnative Populations: Invasions in the Upper Paraná River Floodplain. *Wetlands*. <https://doi.org/10.1007/s13157-019-01161-y>

- Sale PF (1978) Coexistence of coral reef fishes ? a lottery for living space. *Environ Biol Fishes* 3:85–102. <https://doi.org/10.1007/BF00006310>
- Sanches FHC, Miyai CA, Costa TM, et al (2012) Aggressiveness Overcomes Body-Size Effects in Fights Staged between Invasive and Native Fish Species with Overlapping Niches. *PLoS One* 7:e29746. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0029746>
- Scheiner SM, Willig MR (2008) A general theory of ecology. *Theor Ecol* 1:21–28. <https://doi.org/10.1007/s12080-007-0002-0>
- Scudo FM, Ziegler JR (1978) *The Golden Age of Theoretical Ecology: 1923–1940*. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg
- Seebens H, Blackburn TM, Dyer EE, et al (2017) No saturation in the accumulation of alien species worldwide. *Nat Publ Gr* 8:. <https://doi.org/10.1038/ncomms14435>
- Seebens H, Briski E, Ghabooli S, et al (2019) Non-native species spread in a complex network: The interaction of global transport and local population dynamics determines invasion success. *Proc R Soc B Biol Sci* 286:. <https://doi.org/10.1098/rspb.2019.0036>
- Seebens H, Gastner MT, Blasius B (2013) The risk of marine bioinvasion caused by global shipping. *Ecol Lett* 16:782–790. <https://doi.org/10.1111/ele.12111>
- Seebens H, Schwartz N, Schupp PJ, Blasius B (2016) Predicting the spread of marine species introduced by global shipping. *Proc Natl Acad Sci U S A* 113:5646–5651. <https://doi.org/10.1073/pnas.1524427113>
- Simberloff D (2009) The Role of Propagule Pressure in Biological Invasions. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 40:81–102. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120304>
- Simberloff D, Holle B Von (1999) Positive interactions of nonindigenous species: invasional meltdown? *Biol Invasions* 1:21–32. <https://doi.org/10.1023/a:1010086329619>
- Simberloff D, Martin JL, Genovesi P, et al (2013) Impacts of biological invasions: What’s what and the way forward. *Trends Ecol Evol* 28:58–66. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.07.013>
- Simberloff D, Vitule JRS (2014) A call for an end to calls for the end of invasion biology. *Oikos* 123:408–413. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2013.01228.x>
- Skóra F, Abilhoa V, Padial AA, Vitule JRS (2015) Darwin’s hypotheses to explain colonization trends: Evidence from a quasi-natural experiment and a new conceptual model. *Divers Distrib* 21:583–594. <https://doi.org/10.1111/ddi.12308>

- Su G, Villéger S, Brosse S (2020) Morphological sorting of introduced freshwater fish species within and between donor realms. *Glob Ecol Biogeogr* geb.13054. <https://doi.org/10.1111/geb.13054>
- Tesfaye G, Wolff M (2018) Modeling trophic interactions and the impact of an introduced exotic carp species in the Rift Valley Lake Koka, Ethiopia. *Ecol Modell* 378:26–36. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2018.04.003>
- Thomaz SM, Cunha ER da (2010) The role of macrophytes in habitat structuring in aquatic ecosystems: methods of measurement, causes and consequences on animal assemblages' composition and biodiversity. *Acta Limnol Bras* 22:218–236. <https://doi.org/10.4322/actalb.02202011>
- Thomsen MA, D'Antonio CM, Suttle KB, Sousa WP (2006) Ecological resistance, seed density and their interactions determine patterns of invasion in a California coastal grassland. *Ecol Lett* 9:160–170. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00857.x>
- Vazzoler AEAM (1996) *Biologia da Reprodução de Peixes Teleosteos: Teoria e Prática*
- Villanueva MCS, Isumbisho M, Kaningini B, et al (2008) Modeling trophic interactions in Lake Kivu: What roles do exotics play? *Ecol Modell* 212:422–438. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2007.10.047>
- Vitule JRS, Skóra F, Abilhoa V (2012) Homogenization of freshwater fish faunas after the elimination of a natural barrier by a dam in Neotropics. *Divers Distrib* 18:111–120. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2011.00821.x>
- Von Holle B, Simberloff D (2005) Ecological resistance to biological invasion overwhelmed by propagule pressure. *Ecology* 86:3212–3218. <https://doi.org/10.1890/05-0427>
- Wittmann MJ, Metzler D, Gabriel W, Jeschke JM (2014) Decomposing propagule pressure: The effects of propagule size and propagule frequency on invasion success. *Oikos* 123:441–450. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2013.01025.x>