



Ministério da  
**Ciência, Tecnologia  
e Inovação**



sid.inpe.br/mtc-m19/2011/08.29.15.46-TDI

**CONTRIBUIÇÃO DA MODELAGEM ESPACIAL PARA  
O ESTUDO DE PALMEIRAS: A *Euterpe edulis* Mart. NA  
MATA ATLÂNTICA E A FAMÍLIA ARECACEAE NO  
BRASIL**

Luciana Satiko Arasato

Dissertação de Mestrado do Curso  
de Pós-Graduação em Sensoria-  
mento Remoto, orientada pelos  
Drs. Camilo Daleles Rennó, e  
Silvana Amaral Kampel, aprovada  
em 26 de agosto de 2011

URL do documento original:

<<http://urlib.net/8JMKD3MGP7W/39KM826>>

INPE  
São José dos Campos  
2011

## **PUBLICADO POR:**

Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais - INPE

Gabinete do Diretor (GB)

Serviço de Informação e Documentação (SID)

Caixa Postal 515 - CEP 12.245-970

São José dos Campos - SP - Brasil

Tel.:(012) 3208-6923/6921

Fax: (012) 3208-6919

E-mail: pubtc@sid.inpe.br

## **CONSELHO DE EDITORAÇÃO E PRESERVAÇÃO DA PRODUÇÃO INTELLECTUAL DO INPE (RE/DIR-204):**

### **Presidente:**

Dr. Gerald Jean Francis Banon - Coordenação Observação da Terra (OBT)

### **Membros:**

Dr<sup>a</sup> Inez Staciarini Batista - Coordenação Ciências Espaciais e Atmosféricas (CEA)

Dr<sup>a</sup> Maria do Carmo de Andrade Nono - Conselho de Pós-Graduação

Dr<sup>a</sup> Regina Célia dos Santos Alvalá - Centro de Ciência do Sistema Terrestre (CST)

Marciana Leite Ribeiro - Serviço de Informação e Documentação (SID)

Dr. Ralf Gielow - Centro de Previsão de Tempo e Estudos Climáticos (CPT)

Dr. Wilson Yamaguti - Coordenação Engenharia e Tecnologia Espacial (ETE)

Dr. Horácio Hideki Yanasse - Centro de Tecnologias Especiais (CTE)

### **BIBLIOTECA DIGITAL:**

Dr. Gerald Jean Francis Banon - Coordenação de Observação da Terra (OBT)

Marciana Leite Ribeiro - Serviço de Informação e Documentação (SID)

Deicy Farabello - Centro de Previsão de Tempo e Estudos Climáticos (CPT)

### **REVISÃO E NORMALIZAÇÃO DOCUMENTÁRIA:**

Marciana Leite Ribeiro - Serviço de Informação e Documentação (SID)

Yolanda Ribeiro da Silva Souza - Serviço de Informação e Documentação (SID)

### **EDITORAÇÃO ELETRÔNICA:**

Vivéca Sant´Ana Lemos - Serviço de Informação e Documentação (SID)



Ministério da  
**Ciência, Tecnologia  
e Inovação**



sid.inpe.br/mtc-m19/2011/08.29.15.46-TDI

**CONTRIBUIÇÃO DA MODELAGEM ESPACIAL PARA  
O ESTUDO DE PALMEIRAS: A *Euterpe edulis* Mart. NA  
MATA ATLÂNTICA E A FAMÍLIA ARECACEAE NO  
BRASIL**

Luciana Satiko Arasato

Dissertação de Mestrado do Curso  
de Pós-Graduação em Sensoria-  
mento Remoto, orientada pelos  
Drs. Camilo Daleles Rennó, e  
Silvana Amaral Kampel, aprovada  
em 26 de agosto de 2011

URL do documento original:

<<http://urlib.net/8JMKD3MGP7W/39KM826>>

INPE  
São José dos Campos  
2011

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)

---

Ar14c Arasato, Luciana Satiko.  
Contribuição da modelagem espacial para o estudo de palmeiras: a *Euterpe edulis* Mart. na mata Atlântica e a família Arecaceae no Brasil / Luciana Satiko Arasato. – São José dos Campos : INPE, 2011.  
xxvi+151 p. ; (sid.inpe.br/mtc-m19/2011/08.29.15.46-TDI)

Dissertação (Mestrado em Sensoriamento Remoto) – Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais, São José dos Campos, 2011.

Orientadores : Drs. Camilo Daleles Rennó, e Silvana Amaral Kampel.

1. Distribuição espacial. 2. *Euterpe edulis*. 3. Arecaceae. 4. Autocorrelação espacial. 5. Regressão linear e MDE. I.Título.

CDU 528.711.7

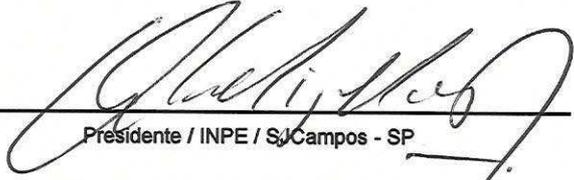
---

Copyright © 2011 do MCT/INPE. Nenhuma parte desta publicação pode ser reproduzida, armazenada em um sistema de recuperação, ou transmitida sob qualquer forma ou por qualquer meio, eletrônico, mecânico, fotográfico, reprográfico, de microfilmagem ou outros, sem a permissão escrita do INPE, com exceção de qualquer material fornecido especificamente com o propósito de ser entrado e executado num sistema computacional, para o uso exclusivo do leitor da obra.

Copyright © 2011 by MCT/INPE. No part of this publication may be reproduced, stored in a retrieval system, or transmitted in any form or by any means, electronic, mechanical, photocopying, recording, microfilming, or otherwise, without written permission from INPE, with the exception of any material supplied specifically for the purpose of being entered and executed on a computer system, for exclusive use of the reader of the work.

Aprovado (a) pela Banca Examinadora  
em cumprimento ao requisito exigido para  
obtenção do Título de Mestre em  
Sensoriamento Remoto

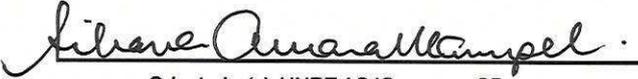
Dr. Antonio Miguel Vieira Monteiro

  
Presidente / INPE / SJCampos - SP

Dr. Camilo Daleles Rennó

  
Orientador(a) / INPE / SJCampos - SP

Dra. Silvana Amaral Kampel

  
Orientador(a) / INPE / SJCampos - SP

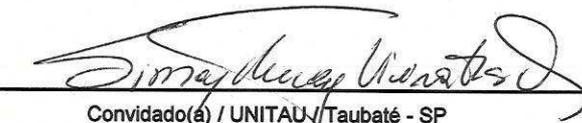
Dr. Yosio Edemir Shimabukuro

  
Membro da Banca / INPE / São José dos Campos - SP

Dr. Dalton de Morisson Valeriano

  
Membro da Banca / INPE / SJCampos - SP

Dra. Simey Thury Vieira Fisch

  
Convidado(á) / UNITAU / Taubaté - SP

Este trabalho foi aprovado por:

- maioria simples
- unanimidade

Aluno (a): Luciana Satiko Arasato

São José dos Campos, 26 de agosto de 2011



*“Embora ninguém possa voltar atrás e fazer um novo começo, qualquer um pode  
começar agora e fazer um novo fim.”*

(Chico Xavier)



À minha mãe.



## AGRADECIMENTOS

Agradeço aos meus orientadores Dra. Silvana Amaral e Dr. Camilo Daleles Rennó, pela grande confiança, ajuda, companhia e amizade, que foram fundamentais para desenvolvimento e finalização do trabalho.

Agradeço à Dra. Simey Thury Vieira Fisch (UNITAU) por disponibilizar o seu banco de dados de palmeiras do PESH, pois sem ele este trabalho não seria possível. Agradeço também toda a sua disponibilidade em ajudar a resolver todos os meus pedidos (que foram muitos) de diferentes naturezas: dados, listas, burocracias, companhia de campo, projeto, ligações, etc.

Muito obrigada, também, Dra. Cristina Bestetti Costa, pela ajuda com o capítulo de modelos potenciais de distribuição de palmeiras, além dos papos nos nossos “cafezinhos” de manhã e a força para execução de todo trabalho.

Agradeço ao Dr. Thiago Sanna F. Silva pela ajuda inicial (muitíssimo importante!) com os *scripts* do software R, e pela amizade.

Muito obrigada às secretárias Valéria e Vera, além dos estagiários da secretaria da PG-SER, por toda ajuda com todas as burocracias, papéis, telefonemas, resoluções de “problemas” ocorridos durante a execução do trabalho na pós-graduação.

Agradeço também às secretarias da DPI, Luciana, Helen e estagiários, pela ajuda em diversos momentos para melhor execução do meu trabalho.

Não posso deixar de agradecer a TODOS os meus amigos de turma da PG-SER 2009, pois com certeza TODOS foram importantes para enriquecer, alegrar e melhorar minha vida durante o curso ‘tenso’. Tenho que agradecer em especial o Gabriel e a Darcy pelas diversas horas de estudos e conversas, que foram necessárias e importantes para minha permanência e finalização do curso. Muito obrigada também aos amigos de LTID, Verônica, Moisés, Marcus, Enrique, Jansen, Thiago, Pedro, Darcy e Cibele pelos papos, ajudas, discussões e a ótima convivência desde que invadi a sala! Também tem os visitantes do LTID, Fran, César, Mari, Nati, Rogério, Stelle, Giovanni, etc... que sempre foram nos tirar dos momentos ‘tensos’ do dia!

Não posso deixar de agradecer ao André e à Camila, com quem “dividi teto”, pela ótima convivência e amizade por todo o período em que vivi em São José dos Campos.

Agradeço muitíssimo a minha família, pois, com certeza, em diversos momentos foram minha força para seguir em frente em minhas escolhas.

Agradeço à CAPES, pelo período de bolsa, pois sem ela minha permanência em São José dos Campos não seria possível.



## RESUMO

Este trabalho apresenta duas formas de estudar a distribuição espacial de palmeiras considerando diferentes escalas. Em escala local, a distribuição da densidade de *Euterpe edulis* Mart. (juçara) foi estudada ao longo do gradiente altitudinal do Parque Estadual Serra do Mar - PESM. Foram utilizados os dados de *E. edulis* adquiridos em parcelas de 1ha, em diferentes faixas altitudinais do PESM, pelo projeto Gradiente Funcional (BIOTA/FAPESP) e os dados descritores de estrutura de habitat (altitude, declividade, orientação de vertente, curvatura vertical, curvatura horizontal, distância horizontal à drenagem e distâncias verticais gerados a partir do HAND unidirecional e HAND multidirecional) provenientes de sensoriamento remoto. Da análise de correlograma para os valores de densidade de *E. edulis*, observou-se autocorrelação espacial positiva e significativa entre as subparcelas, principalmente para a primeira classe de distância, de 0-14m, até a distância de cerca de 20-30m, o que garante a independência espacial entre as parcelas de 1ha. Os modelos com maiores valores de coeficiente de determinação ( $R^2$ ) foram os modelos com a variável distância vertical proveniente do algoritmo HAND multidirecional ( $R^2 = 0,878$ ), para a abordagem de somente uma variável; e as variáveis distância vertical (HAND multidirecional) e curvatura vertical ( $R^2 = 0,914$ ), com duas variáveis. Estas variáveis são relacionadas com a disponibilidade de água no solo. Para a estimativa da densidade ao longo do gradiente altitudinal do PESM, foi escolhido o modelo que relacionou a densidade com as duas variáveis. Para reduzir as incertezas presentes no modelo final, recomenda-se ampliar a amostragem de campo e testar diferentes funções de regressão. Em escala regional, a modelagem de distribuição potencial (MDE) de palmeiras foi proposta como uma ferramenta para a discussão da distribuição da família Arecaceae no Brasil. MDEs para 58 espécies de Arecaceae, com no mínimo 10 registros de ocorrência no banco de dados, foram elaborados usando o algoritmo Maxent, considerando um conjunto único de variáveis ambientais, compatíveis com as restrições fisiológicas da família. Cerca de metade das espécies apresentaram MDE compatível com a descrição de ocorrência descrita na literatura, e então avaliados como adequados. Apresentou-se as limitações dos MDEs resultantes e uma discussão preliminar sobre a distribuição das palmeiras. Recomenda-se que os MDEs sejam aprimorados para que se possa utilizá-los efetivamente na discussão sobre a biogeografia do grupo no Brasil. Cada metodologia apresentou suas limitações com relação a prever a distribuição da *E. edulis* e das palmeiras no geral. No entanto, é fundamental a observação dessas diferentes escalas para melhorar o entendimento sobre a distribuição de palmeiras, incluindo-se a densidade e riqueza, além de presença e ausência das espécies.



**CONTRIBUTION OF SPATIAL MODELING TO PALM RESEARCH: THE  
*Euterpe edulis* Mart. IN ATLANTIC FOREST AND ARECACEAE FAMILY IN  
BRAZIL**

**ABSTRACT**

This work presents two modeling approaches to study the spatial distribution of palm trees, considering different scales. At local scale, the density distribution of *Euterpe edulis* Mart. (juçara) was studied considering the altitudinal variation at Parque Estadual da Serra do Mar (PESM). It was used *E. edulis* density data collected at 1 ha plots and obtained from Gradiente Funcional Project (BIOTA/FAPESP), and environmental data relate to habitat description (altitude, slope, aspect, vertical curvature, horizontal curvature, horizontal distance to drainage and verticals distances to drainage generated for algorithm HAND unifluxes and HAND multifluxes) from remote sensing images. Significant and positive spatial autocorrelation within plots was obtained from the correlogram analysis, mainly for the distance of 0 to 14m, up to 20-30m, that implies the spatial independence between 1ha plots. From regression analysis, the variable vertical distance produced for HAND multifluxes presented the higher coefficient of determination ( $R^2=0.878$ ) for one variable regression approach, and the variables vertical distance (HAND multifluxes) and vertical curvature ( $R^2=0.914$ ) for two variables approach. These variables are related to soil water content that is a limiting factor for juçara distribution. The model with two variables was used to estimate *E. edulis* density along the altitudinal gradient of PESM. To reduce the uncertainties presented in the final model, we suggest the enhancement of field data sampling and testing different regression functions. At regional scale, potential species distribution models (SDM) were proposed as a tool to discuss the distribution of Arecaceae in Brazil. SDMs for 58 Arecaceae species, with at least 10 presence records in the database, were generated using Maxent algorithm. Environmental variables were selected based on the general physiological restrictions of Arecaceae family. Only half of palms species presented SDM results with good agreement with the species distribution pattern described in the literature. We discuss the modeling limitation and presented preliminary comments about Arecaceae distribution. Improving SDMs will enable further discussion of palm biogeography in Brazil. Each methodology presented its limitations related to the prediction of *E. edulis* and general enhance understanding about the distribution of palms, including density and richness, as well as presence and absence of species.



## LISTA DE FIGURAS

		Pág.
Figura 1.1 -	Cladograma e distribuição geográfica da ordem Arecales, família Areaceae. Fonte: Stevens (2011), adaptado.....	4
Figura 1.2 -	Regiões continentais de ocorrência de palmeiras existentes nas Américas definidas por Henderson et al. (1995).....	6
Figura 2.1 -	Mapa da área total do domínio da Mata Atlântica e os seus remanescentes até 2008 no Brasil, segundo Fundação SOS Mata Atlântica e INPE. Fonte: Ribeiro et al. (2009).....	15
Figura 2.2 -	Relação entre riqueza (a) e abundância (b) de palmeiras com a altitude em uma região de Mata Atlântica no Vale do Paraíba. Localidade 1: dados do levantamento realizado pelo projeto Gradiente Funcional (BIOTA/FAPESP); Localidade 2: dados do levantamento realizado por Toledo e Fish (2006). Fonte: Fisch (2009).....	20
Figura 2.3 -	Esquema das relações de vizinhança baseada nos movimentos das peças de xadrez, entre a unidade E e seus vizinhos (A-I); e as matrizes de vizinhança binárias de 1ª ordem (valores 1 correspondem às unidades amostrais vizinhas, e zero caso contrário). (a) Torre; (b) Bispo e (c) Rainha. Fonte: Fortin e Dale (2005).....	25
Figura 2.4 -	Matriz de vizinhança (matriz de conectividade) baseada na distância Euclidiana entre 12 unidades amostrais (A-L). (a) Matriz de distância Euclidiana entre 12 unidades amostrais e matriz das classes de distância correspondente, utilizando classes de intervalo de 1,5 unidades. (b) Matriz de vizinhança (matriz de conectividade) binária de 1ª ordem de vizinhança e sua correspondente matriz de pesos em função das distâncias ( $1/d=1/1,41$ unidades, o qual é dado um peso de 0,7). Fonte: Fortin e Dale (2005).....	26
Figura 2.5 -	Exemplo de matriz de vizinhança de 1ª ordem, normalizada pelas linhas. Fonte: Câmara et al. (2004).....	27
Figura 2.6 -	Exemplo dos cálculos das classes de distância para dados artificiais. (a) Mapa de 10 unidades amostrais em 1km² de área. (b) Matriz de distância geográfica (D, em km). (c) Distâncias registradas para 6 classes de distância. Fonte: Legendre e Legendre (1998), adaptada.....	29

Figura 2.7 –	Construção do correlograma. Gráficos da esquerda são as séries de dados observados em um eixo geográfico (10 observações equi-espaciaadas). Para dados espaciais, cada ponto seria uma unidade amostral. Índices de Moran (I) e Gery (c) são computados por pares de observações encontradas a partir de distâncias pré-selecionadas (classes de distância: $d = 1, d = 2, d = 3$ , etc.). Direita: Correlogramas são gráficos estatísticos de autocorrelação plotados contra a distância. (■) pretos: autocorrelações significativas ( $p \leq 0,05$ ). Inferior direito: Histograma mostrando o número de pares em cada classe de distância. Zonas cinzentas nos correlogramas, não devem ser consideradas, nem interpretadas, pois eles são baseados em um pequeno número de pares (teste com baixo poder de significância) e apenas inclui os pares de pontos de fronteira com a série ou superfície. Fonte: Legendre e Legendre (1998).....	30
Figura 2.8 –	Exemplos de correlogramas (à esquerda) com diferentes formas expressando o tipo de padrão e estrutura espacial existente na área estudada (à direita). (a) Gradiente: o correlograma mostra o caso da tendência de valores positivos significativos de autocorrelação espacial para distâncias mais curtas e valores negativos também significativos nas distâncias maiores; (b) Padrão Aleatório: os valores de I são oscilantes ao longo do valor zero e ausência de autocorrelação espacial significativa; (c) Grande mancha: os valores de I são todos significativos, sendo os positivos nas distâncias curtas e grandes (extremidades da escala), e os valores negativos se encontram nas distâncias intermediárias. Fonte: Fortin e Dale (2005).....	31
Figura 2.9 –	Fluxograma metodológico.....	38
Figura 2.10 –	Localização da área de estudo: PESM (núcleos Picinguaba e Santa Virgínia). Quadrados vermelhos: Posição das parcelas do projeto Gradiente Funcional – BIOTA/FAPESP.....	39
Figura 2.11 –	Detalhe de uma parcela de 1ha, com suas sub-divisões e comunidade de palmeira posicionada no seu interior. Neste exemplo: parcela J.....	43
Figura 2.12 –	Posicionamento das parcelas de A a N levantadas pelo projeto Gradiente Funcional na área do PESM.....	44
Figura 2.13 -	Identificação das subparcelas na parcela J, subparcelas numeradas de 1 a 100.....	45
Figura 2.14 –	Esquema para definição das unidades amostrais para os cálculos de densidade de palmeiras para as análises de autocorrelação espacial.....	46

Figura 2.15 –	Número de pares de unidades amostrais analisados para cada classe de distância formada para análise de correlograma de cada parcela. Todas as parcelas apresentaram a mesma configuração....	55
Figura 2.16 –	Gráfico de correlograma para a parcela A. (●) Valores de I Moran estatisticamente significativos. (○) I Moran não significativos. Nível de significância considerado ( $\alpha$ ) = 5%.....	56
Figura 2.17 -	Gráfico de correlograma para as parcelas de (a) A a (n) N. (●) Valores de I Moran estatisticamente significativos. (○) I Moran não significativos. Nível de significância considerado ( $\alpha$ ) = 5%....	57
Figura 2.18 –	Variáveis ambientais referentes à área de estudo. Os números entre parênteses representam os valores relativos aos níveis de cinza mínimo e máximo. A figura superior esquerda representa simultaneamente a altitude e a drenagem (em azul) utilizada como referência para a distância vertical e horizontal, gerado pelo algoritmo HAND. Linha vermelha: contorno da área de estudo (PESM).....	61
Figura 2.19 –	Frequência relativa acumulada das variáveis ambientais da região do entorno do PESM. Os quadrados vermelhos representam os valores estimados para as parcelas amostradas.....	64
Figura 2.20 –	Matriz de correlação e diagramas de dispersão entre os pares das variáveis analisadas, a densidade de <i>E. edulis</i> . e as variáveis preditoras.....	66
Figura 2.21 –	Diagrama de dispersão entre densidade de <i>Euterpe edulis</i> Mart. (indivíduos/ha) e distância vertical - HAND multidirecional (m), e reta de regressão estimada.....	68
Figura 2.22 –	Critérios para a definição do modelo de estimação da densidade de <i>E. edulis</i> . a) Coeficientes de determinação em função do número de variáveis no modelo. A reta tracejada indica a evolução dos melhores modelos; b) Significância (valor-p bilateral) dos coeficientes $b_1$ e $b_2$ associados aos modelos de 2 variáveis. Os retângulos identificam os modelos cujos coeficientes são significativos a 1% (retângulo mais escuro) e 5% (retângulo mais claro).....	70
Figura 2.23 –	Avaliação da adequabilidade do modelo linear simples. A reta tracejada no gráfico de distância de Cook indica o limite acima do qual a amostra influencia excessivamente na estimação dos parâmetros da equação de regressão como sugerido Neter et al. (1996).....	71
Figura 2.24 –	Avaliação da adequabilidade do modelo linear múltiplo. A reta tracejada no gráfico de distância de Cook indica o limite acima do qual a amostra influencia excessivamente na estimação dos parâmetros da equação de regressão como sugerido Neter et al. (1996).....	72

Figura 2.25 –	Mapas da estimativa da densidade de <i>E. edulis</i> pelo modelo de regressão múltiplo e do desvio padrão desta estimativa. As áreas em preto não podem ser usadas para estimação da densidade por apresentar altos valores de incerteza associado à estimativa da densidade.....	75
Figura 3.1	Regiões continentais de ocorrências de palmeiras no Brasil definidas por Henderson et al. (1995). Fonte: Henderson et al. (1995).....	89
Figura 3.2	(a) Modelo potencial de distribuição (MDE) de <i>Euterpe edulis</i> Mart. gerado pelo algoritmo Maxent e (b) distribuição de <i>E. edulis</i> nas Américas segundo Henderson et al. (1995).	95
Figura 3.3 –	(a) Modelo potencial de distribuição (MDE) de <i>Barcela odora</i> (Trail) Drude gerado pelo algoritmo Maxent e (b) distribuição de <i>B. odora</i> nas Américas segundo Henderson et al. (1995).....	95
Figura 3.4 –	(a) Modelo potencial de distribuição (MDE) de <i>Bactris setosa</i> Mart. gerado pelo algoritmo Maxent e (b) distribuição de <i>B. setosa</i> nas Américas, segundo Henderson et al. (1995).....	96
Figura 3.5 –	(a) Modelo potencial de distribuição de <i>Attalea dubia</i> (Mart.) Burret gerado pelo algoritmo Maxent e (b) distribuição de <i>A. dubia</i> nas Américas, segundo Henderson et al. (1995).....	97
Figura 3.6 –	(a) Modelo potencial de distribuição de <i>Euterpe oleracea</i> Mart. gerado pelo algoritmo Maxent e (b) distribuição de <i>E. oleraceae</i> nas Américas, segundo Henderson et al. (1995).....	98
Figura 3.7 –	(a) Modelo potencial de distribuição de <i>Attalea phalerata</i> Mart. ex Spreng gerado pelo algoritmo Maxent e (b) distribuição de <i>A. phalerata</i> segundo Henderson et al. (1995).....	99
Figura 3.8 –	Modelo potencial de distribuição de (a) <i>Attalea oleifera</i> Barb. Rodr. e de (b) <i>Syagrus romanzoffiana</i> (Cham.) Glassman, gerados pelo algoritmo Maxent.....	100
Figura B.1 –	Variáveis ambientais utilizadas para a modelagem de distribuição de espécies. Projeção LatLong, datum WGS84 e resolução de 1km, aproximadamente. Precipitações do mês de fevereiro (a) e novembro (b); (c) temperatura máxima do mês de outubro (tmax10); (d) temperatura mínima do mês de junho (tmin6); (e) sazonalidade de temperatura (bio4); (f) temperatura média do trimestre mais frio (bio11); (g) sazonalidade da precipitação (bio15); (h) precipitação do trimestre mais seco (bio17); (i) altitude; (j) declividade; e (k) HAND.....	134

- Figura C.1 – Modelos potenciais de distribuição de palmeiras (MDE) avaliados qualitativamente como **adequados (bons)** para descrever os limites de ocorrência da espécie, segundo Henderson et al. (1995): (a) *Astrocaryum aculeatissimum* (Schott.) Burret; (b) *Bactris hirta* Mart.; (c) *Bactris setosa* Mart.; (d) *Barcella odora* (Trail) Drude; (e) *Euterpe edulis* Mart.; (f) *Geonoma gamiova* Barb. Rodr.; (g) *Geonoma schottiana* Mart.; (h) *Lytocaryum hoehnei* (Burret) Toledo..... 140
- Figura C.2 – Modelos potenciais de distribuição de palmeiras (MDE) avaliados qualitativamente como **razoáveis** para descrever os limites de ocorrência da espécie, segundo Henderson et al. (1995): (a) *Allagoptera campestris* (Mart.) Kuntze; (b) *Astrocaryum campestre* Mart.; (c) *Attalea dubia* (Mart.) Burret; (d) *Attalea eichleri* (Drude) A. J. Hend.; (e) *Attalea geraensis* Barb. Rodr.; (f) *Bactris concinna* Mart.; (g) *Bactris hatschbachii* Noblick ex A.J. Hend.; (h) *Bactris maraja* Mart.; (i) *Bactris pickelii* Burret; (j) *Butia paraguayensis* (Barb. Rodr.) L. H. Bailey; (k) *Desmoncus polyacanthos* Mart.; (l) *Euterpe oleracea* Mart.; (m) *Euterpe precatória* Mart.; (n) *Geonoma brongniartii* Mart.; (o) *Geonoma camana* Trail; (p) *Geonoma leptospadix* Trail; (q) *Geonoma macrostachys* Mart.; (r) *Geonoma maxima* (Poit.) Kunth; (s) *Geonoma pauciflora* Mart.; (t) *Geonoma pohliana* Mart.; (u) *Geonoma stricta* (Poit.) Kunth.; (v) *Syagrus cocoides* Mart.; (w) *Syagrus comosa* (Mart.) Mart.; (x) *Syagrus harleyi* Glassman; (y) *Syagrus microphylla* Burret; (z) *Syagrus oleracea* (Mart.) Becc..... 142
- Figura C.3 – Modelos potenciais de distribuição de palmeiras (MDE) avaliados qualitativamente como **inadequados (ruins)** para descrever os limites de ocorrência da espécie: (a) *Acrocomia aculeata* (Jacq.) Lodd. Ex Mart.; (b) *Allagoptera leucocalyx* (Drude) Kuntze; (c) *Astrocaryum gynacanthum* Mart.; (d) *Astrocaryum vulgare* Mart.; (e) *Attalea humilis* Mart. ex Sprengel; (f) *Attalea maripa* (Aubl.) Mart.; (g) *Attalea oleifera* Barb. Rodr.; (h) *Attalea phalerata* Mart. ex Spreng.; (i) *Bactris acanthocarpa* Mart.; (j) *Bactris elegans* Barb.Rodr.; (k) *Bactris oligocarpa* Barb.Rodr.; (l) *Butia capitata* (Mart.) Becc.; (m) *Chamaedorea pauciflora* Mart.; (n) *Chamaedorea pinnatifrons* (Jacq.) Oerst.; (o) *Desmoncus orthacanthos* Mart.; (p) *Geonoma brevispatha* Barb. Rodr.; (q) *Geonoma deversa* (Poit.) Kunth; (r) *Mauritia flexuosa* L. f.; (s) *Mauritiella aculeata* (Kunth) Burret; (t) *Mauritiella armata* (Mart.) Burret; (u) *Socratea exorrhiza* (Mart.) H. Wendl.; (v) *Syagrus petraea* (Mart.) Becc.; (w) *Syagrus pseudococos* (Raddi) Glassman; (x) *Syagrus romanzoffiana* (Cham.) Glassman..... 147



## LISTA DE TABELAS

	Pág.
Tabela 2.1 – Classificação das fisionomias da Floresta Ombrófila Densa Atlântica entre as latitudes 16°S a 24°S.....	16
Tabela 2.2 – Descrição das parcelas permanentes utilizadas pelo projeto Gradiente Funcional (BIOTA/FAPESP).....	41
Tabela 2.3 – Classificação das fisionomias da Floresta Ombrófila Densa Atlântica para o litoral norte de São Paulo proposto por Joly e Martinelli (2006), baseado em Veloso et al. (1991). Esta nova classificação foi adotado pelo projeto Gradiente Funcional (BIOTA/FAPESP).....	42
Tabela 2.4 – Número de indivíduos das espécies de palmeiras em cada parcela de 1ha, de A a N.....	44
Tabela 2.5 – Interpoladores utilizados para as estimativas das variáveis ambientais preditoras.....	53
Tabela 2.6 – Intervalos das classes de distância determinados para as análises de correlogramas para todas as parcelas de A a N.....	54
Tabela 2.7 – Densidade de indivíduos de <i>E. edulis</i> e valores estimados das variáveis ambientais para cada parcela de 1ha instalada pelo projeto Gradiente Funcional (Biota/FAPESP) no interior do PESM.....	63
Tabela 2.8 – Análise de regressão simples entre a densidade e as variáveis ambientais. $b_0$ e $b_1$ representam os coeficientes linear e angular respectivamente. Os valores em vermelho identificam os resultados significativamente diferente de zero a 5%.....	67
Tabela 2.9 – Análise de regressão múltipla entre a densidade e as variáveis ambientais. $b_0$ , $b_1$ e $b_2$ representam os coeficientes linear e angulares para as variáveis 1 e 2, respectivamente. Os valores em vermelho identificam os resultados significativamente diferente de zero a 5%.....	69
Tabela 3.1 – Espécies modeladas pertencentes a família Arecaceae (DRANSFIELD et al., 2005), suas regiões de ocorrência segundo Henderson et al. (1995) e qualidade dos modelos de distribuição potencial de distribuição de espécies (MDE) a partir do algoritmo Maxent. Região de ocorrência: Central (CE); Amazônica (AM); e Costa Atlântica (CA). Espécies endêmicas do Brasil marcadas com “*”.....	90
Tabela 3.2 – Classificação taxonômica das espécies de palmeiras utilizadas para a modelagem da distribuição potencial neste trabalho segundo DRANSFIELD et al. (2005).....	94

Tabela A.1 – Valores de índice de Moran (I) e seus valores de significância (p) obtidos pela análise de correlograma para <i>Euterpe edulis</i> Mart, para todas as parcelas e classes de distância.....	132
--	-----

## LISTA DE SIGLAS E ABREVIATURAS

AM	região Amazônica
AUC	<i>area under curve</i> ou area abaixo da curva
bio11	temperatura média do trimestre mais frio
bio15	sazonalidade da precipitação
bio17	precipitação do trimestre mais seco
bio4	sazonalidade de temperatura
CA	região da Costa Atlântica
CE	região Central
CHN	coleção de história natural
DAP	diâmetro na altura do peito, $\pm 1,30\text{m}$
DEM	<i>Digital Elevation Model</i> ou Modelo Digital de Elevação
GARP	<i>Genetic Algorithm for Rule Set Production</i>
GPS	<i>Global Positioning System</i> ou Sistema de Posicionamento Global
HAND	<i>Height Above the Nearest Drainage</i> ou distância vertical à drenagem mais próxima
I	índice de Moran
IBGE	Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística
Maxent	Entropia Máxima
MDE	modelagem do potencial de distribuição de espécies
NASA	<i>National Aeronautic Sand Space</i>
NGA	<i>National Geospatial-Intelligence Agency</i>
PESM	Parque Estadual Serra do Mar
prec 2	precipitações do mês de fevereiro
prec11	precipitação do mês de novembro
SIG	Sistema de Informação Geográfica
SRTM	<i>Shuttle Radar Topographic Mission</i>
tmax10	temperatura máxima do mês de outubro
tmin6	temperatura mínima do mês de junho



## SUMÁRIO

<b>CAPÍTULO 1</b> .....	<b>1</b>
1.1 INTRODUÇÃO GERAL .....	1
1.2 MODELAGEM PARA ESTUDOS DE ECOLOGIA E BIOGEOGRAFIA .....	2
1.3 AS PALMEIRAS (FAMÍLIA ARECACEAE) COMO OBJETO DE ESTUDO DE MODELAGEM DE DISTRIBUIÇÃO ESPACIAL.....	3
<b>CAPÍTULO 2</b> .....	<b>11</b>
<b>MODELAGEM DA ESTRUTURA ESPACIAL DA DENSIDADE DE <i>Euterpe edulis</i> Mart. AO LONGO DO GRADIENTE ALTITUDINAL NO PARQUE ESTADUAL SERRA DO MAR (SP)</b> .....	<b>11</b>
2.1 INTRODUÇÃO.....	11
2.2 OBJETIVOS.....	13
2.2.2 Objetivos específicos:.....	13
2.3 FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA .....	14
2.3.1 Mata Atlântica .....	14
2.3.2 Heterogeneidade ambiental .....	17
2.3.3 Dependência Espacial.....	20
2.3.3.1 Autocorrelação espacial.....	22
2.3.3.2 Matriz de vizinhança (ou matriz de proximidade espacial).....	23
2.3.3.3 Autocorrelação espacial univariada.....	27
2.3.4 Modelagem de distribuição de <i>Euterpe edulis</i> Mart.....	32
2.3.4.1 Análise de regressão linear .....	33
2.3.4.2 Ecologia e distribuição de <i>Euterpe edulis</i> Mart.....	34
2.4 MATERIAL E MÉTODOS.....	37
2.4.1 Área de estudo .....	38
2.4.2 Ocorrências de palmeiras .....	40
2.4.3 Densidade de palmeiras .....	46
2.4.4 Análise de autocorrelação espacial univariada.....	47
2.4.4.1 Matriz de vizinhança .....	48
2.4.5 Modelos de distribuição de densidade de <i>Euterpe edulis</i> Mart. ao longo do PESM .....	48
2.4.5.1 Dados de entrada do modelo .....	49
2.4.5.2 – Modelagem de distribuição de densidade de <i>Euterpe edulis</i> Mart.....	53
2.5 RESULTADOS E DISCUSSÃO .....	54

2.5.1 Autocorrelação espacial univariada.....	54
2.5.4 Modelagem da distribuição da densidade de <i>Euterpe edulis</i> Mart.....	60
2.6 CONCLUSÕES E RECOMENDAÇÕES .....	76
<b>CAPÍTULO 3.....</b>	<b>79</b>
<b>MODELAGEM PREDITIVA DE DISTRIBUIÇÃO DE ESPÉCIES PARA O ESTUDO DA DISTRIBUIÇÃO DE PALMEIRAS NO BRASIL.....</b>	<b>79</b>
3.1 INTRODUÇÃO.....	79
3.2 OBJETIVOS .....	83
3.3 MATERIAL E MÉTODOS.....	84
3.3.1 Dados de presença .....	84
3.3.2 Variáveis ambientais .....	85
3.3.3 Algoritmo .....	87
3.3.4 Avaliação dos Modelos de distribuição potencial de palmeiras.....	88
3.4 RESULTADOS E DISCUSSÃO .....	90
3.4.1 Modelos potenciais de distribuição das palmeiras no Brasil.....	90
4.2 Biogeografia das palmeiras no Brasil.....	103
3.5 CONCLUSÕES E RECOMENDAÇÕES .....	109
<b>CAPÍTULO 4.....</b>	<b>111</b>
4.1 CONSIDERAÇÕES FINAIS .....	111
<b>REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....</b>	<b>115</b>
<b>APÊNDICES .....</b>	<b>131</b>
APÊNDICE A – Análise de autocorrelação espacial univariada .....	131
APÊNDICE B – Conjunto de variáveis ambientais utilizado para a modelagem potencial de distribuição de espécies das palmeiras no Brasil. ....	134
APÊNDICE C – Modelos preditivos de distribuição de espécies de palmeiras.....	140

## **CAPÍTULO 1**

### **1.1 INTRODUÇÃO GERAL**

Ferramentas de modelagem espacial têm sido frequentemente utilizadas em estudos de biologia da conservação, ecologia e biogeografia. Genericamente, esses processos de modelagem buscam identificar variáveis ambientais que são condicionantes da distribuição espacial das espécies, bem como a riqueza, abundância ou densidade, para então reproduzir e representar as distribuições geográficas com base na variabilidade ambiental.

De forma geral os modelos simplificam as informações a respeito do mundo real. O primeiro fator a ser considerado para a modelagem é o conhecimento do especialista, essencial para incluir informações relevantes a respeito do objeto de estudo na construção dos modelos e para avaliar a qualidade dos resultados. Outro fator determinante é a qualidade dos dados de entrada, e a escolha das técnicas utilizadas que podem levar ao sucesso ou fracasso no processo de prever os fenômenos do mundo real a partir de modelos. No processo de modelagem da estrutura e padrão de distribuição das espécies (ou grupo) deve-se considerar as características dos dados disponíveis para as espécies, como quantidade de pontos amostrais, precisão, tipo (presença/ausência), disponibilidade de informações sobre distúrbios de dispersão, e também para as variáveis envolvidas nas restrições das dispersões das espécies. Estes dados conduzirão todo o processo de modelagem, pois a partir deles serão escolhidos os métodos e a escala de observação a ser estudada. Finalmente, para que os resultados da modelagem sejam coerentes e úteis, o método escolhido para a modelagem e a escala de observação a ser analisada devem ser compatíveis com os objetivos da modelagem e o desenho amostral da coleta dos dados.

Este capítulo contextualiza a importância da modelagem espacial em estudos de ecologia e biogeografia de plantas, tomando-se as palmeiras como objeto de estudo, e apresenta a estrutura geral desta dissertação.

## **1.2 MODELAGEM PARA ESTUDOS DE ECOLOGIA E BIOGEOGRAFIA**

Um modelo é uma formulação que simplifica e tenta reproduzir um fenômeno real, e a partir deste podem-se fazer algumas previsões (ODUM, 1988, GILLMAN, 2009). De modo geral, os modelos resumem o que se conhece sobre a situação modelada e podem evidenciar aspectos que necessitam de dados novos ou melhores, ou novos princípios, hipóteses e/ou teorias (ODUM, 1988). Modelar a distribuição da flora pode contribuir para o entendimento de fenômenos históricos biogeográficos (BURNHAM; JOHNSON, 2004), formação das florestas (COUVREUR et al., 2011), condições ambientais que influenciam o estabelecimento das espécies nos continentes (BJORHOLM et al., 2005) e processos relacionados à diversificação das espécies de plantas (BJORHOLM et al., 2006, RICKLEFS, 2006).

A distribuição espacial da comunidade de plantas pode ser estimada por diversas variáveis abióticas ou bióticas, como topografia, tipo de solo, textura do solo, drenagem, fertilidade, relação com espécies vizinhas, altura do estipe (caule), tamanho do fruto, entre outras observadas em diferentes escalas geográficas (RUOKOLAINEN; VORMISTO, 2000; SOUSA, 2007; TUOMISTO et al., 2003). As distribuições geográficas das plantas podem ser observadas desde níveis globais a partir dos biomas, até o posicionamento dos indivíduos no interior de uma parcela, ou seja, as plantas nos ambientes naturais se encontram em mosaicos em uma variedade de escalas (DALE, 2000; RICKLEFS, 2006). Variações no clima, topografia e tipo de rocha subjacente ao solo estão relacionadas com a heterogeneidade de larga escala, isto é, extensões desde metros até centenas de quilômetros (KREFT et al., 2006; RICKLEFS, 2004). Em escalas geográficas maiores (mais detalhadas), boa parte da heterogeneidade é referida pela estrutura das plantas, das partículas do solo e processos bióticos como competição (RICKLEFS, 2004; BORCARD et al., 2004). Assim, a escala espacial de observação é um item importante que deve ser considerado, pois, para uma mesma região, as variáveis que são relacionadas com a estrutura e dinâmica da comunidade são diferentes dependendo da escala (RICKLEFS, 2004; POULSEN et al., 2006; SALM et al., 2007; STEWART et al., 2000; SVENNING, 2001).

De forma geral, as distribuições geográficas das plantas podem ser relacionadas com a heterogeneidade das variáveis ambientais relacionados ao microhabitat ou habitat (como por exemplo, topografia). Uma parte dessa variabilidade espacial existente na distribuição geográfica das plantas pode ser referida a uma componente da dependência espacial, ou seja, pode ser influenciada pela história de perturbação e/ou processos ecológicos de regeneração, competição e mortalidade das plantas (FORTIN; DALE, 2005; SVENNING, 1999). A dependência espacial está presente quando valores das variáveis amostradas em um local são influenciados pelos valores amostrados em seus vizinhos (DORMANN et al. 2007). Essa dependência das amostras contradiz um dos pressupostos da maioria dos métodos estatísticos clássicos que é a independência das amostras. Em estudos de ecologia ou biogeografia que utilizam análises estatísticas, essa componente espacial, deve ser considerada.

### **1.3 AS PALMEIRAS (FAMÍLIA ARECACEAE) COMO OBJETO DE ESTUDO DE MODELAGEM DE DISTRIBUIÇÃO ESPACIAL**

As palmeiras são plantas monocotiledôneas que pertencem à família Arecaceae (ou Palmae) e podem ser encontradas ao longo dos trópicos e subtropicais (HENDERSON et al., 1995; JANSSEN; BREMER, 2004). Os indivíduos adultos de algumas espécies arbóreas dessa família apresentam estruturas e formas da copa características, o que permite sua utilização como objeto de estudo a partir de dados de Sensoriamento Remoto. Em Arasato et al. (2011), foi possível segmentar e classificar algumas copas de palmeiras que formam o dossel da floresta Amazônica a partir de imagens de videografia realizadas na região.

A família Arecaceae é dividida em 5 subfamílias, segundo recentes estudos filogenéticos: Calamoideae, Nypoideae, Coryphoideae, Ceroxyloideae e Arecoideae (ASMUSSEN et al., 2006; APGIII, 2009; DRANSFIELD et al., 2005; HENDERSON et al., 1995). Essas subfamílias têm suas distribuições por todo o Velho e Novo Mundo (FIGURA 1.1), contudo suas histórias biogeográficas são diferentes (BJORHOLM et al., 2006; HENDERSON et al., 1995). Por exemplo, as Calamoideae do Novo Mundo pertencem à tribo Lepidocaryeae da África e América do Sul e Central; já a família

Coryphoideae tem sua história biogeográfica relacionada principalmente no hemisfério Norte; e na América do Sul, a subfamília Arecoideae é a de maior diversidade de espécies (APGIII, 2009; BAKER et al., 2011; BJORHOLM et al., 2006; DRANSFIELD et al., 2005). A família Arecaceae é ausente nos desertos e semiáridos, exceto em locais onde as águas subterrâneas são mais superficiais, e poucas espécies ocorrem naturalmente em áreas temperadas (UHL; DRANSFIELD, 1987; RIBEIRO et al., 1999).

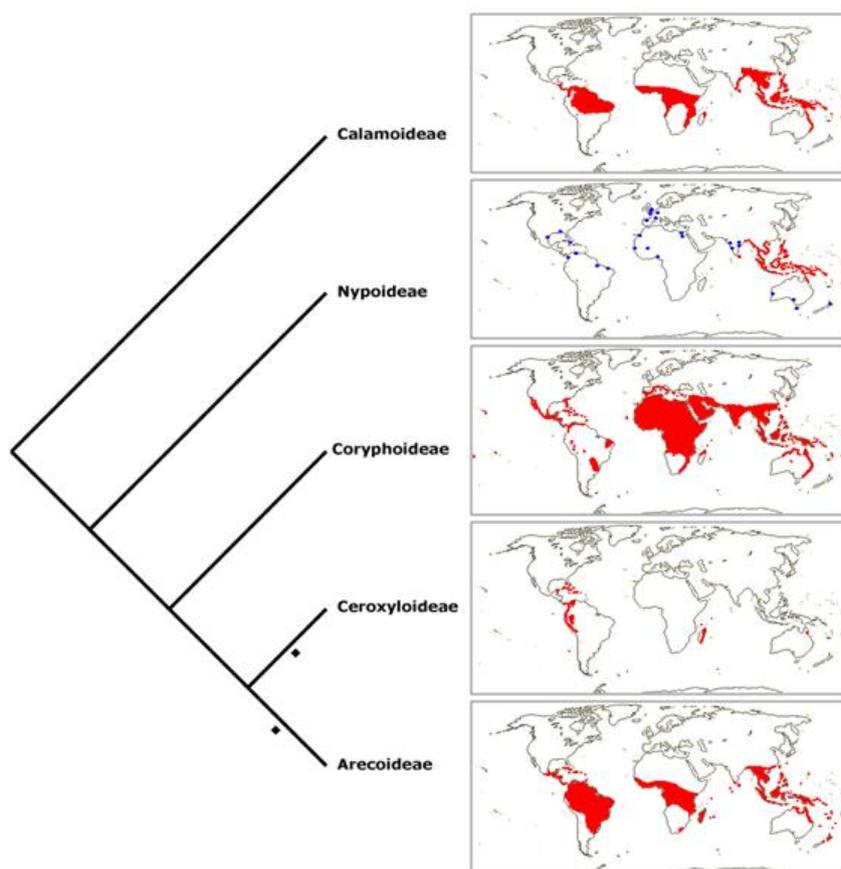


Figura 1.1 - Cladograma e distribuição geográfica da ordem Arecales, família Arecaceae.

Fonte: Stevens (2011), adaptada.

Henderson et al. (1995) sugerem que para esta família existam cerca 1500 espécies no mundo. Para o Brasil, Giulietti et al. (2005) sugerem que existam cerca de 36 gêneros e 195 espécies. Essa representatividade pode ser observada nas diversas fisionomias brasileiras como na Amazônia Central e na Mata Atlântica, onde as palmeiras são

diversas e abundantes (KAHN; CASTRO, 1985; LACERDA, 2001; OLIVEIRA-FILHO; FONTES, 2000; RIBEIRO et al., 1999). São encontradas em todos os níveis estruturais da floresta (do sub-bosque ao dossel, sendo algumas emergentes) com hábitos arbustivos, arbóreos e, em casos raros, trepadeiras (JOLY, 1983; KAHN; CASTRO, 1985; LIMA; SOARES, 2003). Além disso, podem ocorrer em variados tipos de solo e topografia (KAHN; CASTRO, 1985).

Na floresta, muitas espécies de palmeiras são essenciais para a alimentação e sobrevivência das aves e outros animais, principalmente em alguns períodos do ano onde há diminuição da produção de frutos na floresta (LORENZI et al., 2004; PIZO; VIEIRA, 2004). Para o homem, esta família apresenta grande importância econômica pela grande variedade de produtos que são explorados devido ao fato de que todas as partes da planta, desde folha, fruto, tronco, meristema, etc., podem ser utilizadas (HENDERSON et al., 1995; JOLY, 1983; LORENZI et al., 2004). Por exemplo, a *Euterpe edulis* Mart., encontrada na Mata Atlântica, é amplamente conhecida devido ao palmito juçara e, mais recentemente, ao açaí de juçara. Existem outras espécies de palmeiras distribuídas no mundo e que podem servir de fonte de alimentação, sobrevivência e de matéria prima para as indústrias (HENDERSON et al., 1995; LORENZI et al., 2004). No geral, a família está restrita às áreas continentais sugeridas por Henderson et al. (1995): região Mexicana, América Central, Caribe, Amazônia, Central do Brasil e Atlântica Costeira.



Figura 1.2 – Regiões continentais de ocorrência de palmeiras existentes nas Américas definidas por Henderson et al. (1995).  
 Fonte: Henderson et al. (1995).

A diversificação da família está datada para o início do período Cretáceo, sendo considerada uma das famílias mais antigas entre o grupo das monocotiledôneas (JANSSEN; BREMER, 2004). A presença de fósseis de partes das palmeiras são evidências de presença das florestas tropicais úmidas em diferentes períodos da história da Terra (BURNHAM; JOHNSON, 2004). A disponibilidade de água também é um fator importante na determinação da distribuição das palmeiras (BJORHOLM et al., 2005). Na América do Sul, esta família apresenta ampla distribuição de suas folhas, pólen e madeira no período Cretáceo e Eoceno (BURNHAM; JOHNSON, 2004; JANSSEN; BREMER, 2004). Para Greenwood e Wing (1995), as palmeiras são comumente encontradas em locais onde a temperatura média anual é maior que 10°C e a temperatura média do mês mais frio é superior a 5°C.

As palmeiras, desde sua existência na Terra, são afetadas pela temperatura do ar e umidade do ar e solo das áreas onde se encontram (SVENNING et al.; 2008a; UHL; DRANSFIELD; 1987). Para Ruokolainen e Vormisto (2000), a extensão da área de distribuição das espécies de palmeiras é definida pela capacidade das plantas de se dispersarem, estabelecerem e persistirem em novos locais. Na floresta tropical úmida, dependendo da escala de observação (local, regional ou continental), os padrões de diversidade de espécies de palmeira são influenciados por diferentes fatores como precipitação, topografia local, tipo de habitat e história biogeográfica (KRISTIANSEN et al., 2011).

Considerando o clima, a riqueza e a distribuição das palmeiras podem ser influenciadas por diversas variáveis como precipitação, temperatura, pressão de vapor, umidade e frequência de dias secos (KRISTIANSEN et al., 2011; SALM et al., 2007; SVENNING, 2001). No município de Ourilândia do Norte, na Estação de Pesquisa Pinkaití (Pará - Brasil), Salm et al. (2007) verificaram numa escala regional a influência da posição geográfica em relação ao rio Mokoti (nascente, posição intermediária e foz) sob a comunidade de palmeiras. A área apresenta uma variação de altitude de 241 a 281 m, e uma variação das condições edáficas devido à topografia. Esses autores chegaram à conclusão de que a estrutura da comunidade de palmeiras é fortemente influenciada pela umidade do solo, já que sua riqueza e abundância são maiores nas baixadas do que nas serras da região estudada. Montufar e Pintaud (2006) propõem que, numa escala regional, as diferenças das comunidades de palmeiras no oeste da Amazônia estão relacionadas a mudanças ecológicas locais (topografia, drenagem e qualidade do solo), com alguns elementos biogeográficos, pois as ocorrências das espécies variam entre as diferentes áreas estudadas na região: Yasuní, Intuto, Inquitos-Peba e Jenaro Herrera. A riqueza de palmeiras na Amazônia também está condicionada a fatores locais como a incidência luminosa, disponibilidade hídrica, fluxo de marés, textura e fertilidade de solo, e espessura da liteira (JARDIM et al., 2007; MONTUFAR; PINTAUD, 2006). Em escala continental, Salm et al. (2007) encontraram que a pressão de vapor é a variável que explica a maior variabilidade na riqueza (53%) de palmeiras, seguida da amplitude dos ciclos anuais das temperaturas máximas e das médias das temperaturas máximas

registradas por mês, ou seja, esses autores sugerem que os altos valores de riqueza estão associados às baixas sazonalidades de temperaturas máximas e precipitação. Corroborando com isto, em Svenning (2001) os modelos de diversidade e abundância da comunidade de palmeiras foram modulados pelas sazonalidades de precipitação e temperatura, seguidas pelas condições edáficas, onde se encontra grande diversidade de palmeiras em solos bem drenados, não alagados e férteis.

As condições climáticas exigidas pela família é uma característica que também deve ser levado em consideração, pois as tornam particularmente vulneráveis às súbitas mudanças de clima (UHL; DRANSFIELD, 1987). Kristiansen et al. (2001) observaram que, no oeste da Amazônia, a variabilidade da diversidade entre as diferentes paisagens na região está relacionada com o clima atual e a estabilidade do habitat a longo prazo, reforçando a ideia de que, em escalas continentais (grandes extensões), a dinâmica da história do habitat é um fator importante.

Sabe-se que esses conhecimentos a respeito das características da família como ecologia, fisiologia e história biogeográfica tornam-se importantes para os estudos de modelagem de nicho ecológico, distribuição espacial geográfica e padrão da família. Contudo, surge uma pergunta: quais as informações são importantes para descrever os nichos ecológicos e suas distribuições espaciais dependendo da escala espacial de observação?

Neste sentido, este trabalho tem como objetivo geral avaliar e discutir como as observações em diferentes escalas espaciais podem contribuir para o melhor entendimento dos fenômenos envolvidos e que limitam a distribuição das palmeiras.

#### **1.4 ESTRUTURA DO TRABALHO**

Os modelos de distribuição das palmeiras podem contribuir para o melhor entendimento da distribuição das palmeiras no Brasil. Para a geração dos modelos devem ser consideradas as escalas espaciais de observação, bem como, os métodos e as variáveis ambientais utilizadas devem estar de acordo com esta escala.

Neste sentido, este trabalho está organizado em 4 capítulos que se apresentam, de certa forma, independentes e completos. Os capítulos 1 e 4 são capítulos mais gerais, que, principalmente, introduzem e discutem as influências das escalas de observação para os modelos de distribuição das palmeiras. Nos capítulos 2 e 3, a modelagem de distribuição espacial de palmeiras será tratada considerando 2 escalas de observação diferentes: uma local e outra regional. As escalas local e regional foram definidas a partir da extensão das áreas de estudo, ou seja, o estudo realizado na área do parque estadual Serra do Mar (PESM) foi definida como escala local e para o Brasil como escala regional.

Para cada capítulo tem-se:

- Capítulo 1: apresentou alguns aspectos da influência da escala espacial de observações para os estudos de modelagem de distribuição de espécies e informações relevantes sobre taxonomia, ecologia, biologia e história geográfica da família Arecaceae.
- Capítulo 2: apresenta o estudo em escala local a regional com o objetivo de modelar a distribuição da densidade de *Euterpe edulis* Mart. a partir de variáveis descritoras de topografia. Serão apresentados os dados, a metodologia para elaboração dos modelos, os resultados, discussões e conclusão quanto à modelagem de distribuição de densidade de *E. edulis* (palmito juçara) na área do Parque Estadual Serra do Mar (PESM), nos núcleos Picinguaba e Santa Virgínia, em Ubatuba, São Paulo.
- Capítulo 3: propõe o uso de modelagem do potencial de distribuição de espécies (MDE) baseada em nicho ecológico para estudos em escala biogeográfica. Serão apresentados os dados, metodologia, resultados, discussões e conclusão sobre a modelagem baseada nas características da família Arecaceae para prever distribuição potencial das espécies, e a utilidade dos modelos para discutir a distribuição da família Arecaceae no Brasil.
- Capítulo 4: serão apresentadas as considerações finais desta dissertação a partir das diferentes metodologias e escalas de observação adotadas.



## CAPÍTULO 2

### **MODELAGEM DA ESTRUTURA ESPACIAL DA DENSIDADE DE *Euterpe edulis* Mart. AO LONGO DO GRADIENTE ALTITUDINAL NO PARQUE ESTADUAL SERRA DO MAR (SP)**

#### **2.1 INTRODUÇÃO**

Em estudos de ecologia, biogeografia e botânica que tem o objetivo de entender a estrutura e padrão de distribuição espacial dos ecossistemas, a abordagem mais comum consiste em relacionar e modelar a variação de algumas medidas da comunidade ou população, como abundância (número de indivíduos de uma espécie), densidade (número de indivíduos de uma espécie/unidade de área) ou riqueza (número de espécies) com as variáveis ambientais de clima, tipo de solo, nutrientes, entre outros (ALVES et al. 2010; BECKER et al., 2007; FREITAS et al., 2010; OZINGA et al., 2005; TURNER, 1989; VORMISTO et al., 2004). Para citar apenas um exemplo, TUOMISTO et al. (2003), na Amazônia Peruana, relacionaram a distribuição dos grupos de pteridófitas, melastomatácea e palmeiras coletadas ao longo de um transecto de 43 km com a topografia e as características físicas e químicas dos solos.

Geralmente, nos trabalhos que modelam a distribuição espacial das populações ou comunidade a partir de dados ambientais, supõe-se que as observações realizadas em campo são independentes, condição necessária para as técnicas estatísticas clássicas utilizadas. Contudo, este pressuposto de independência das amostras muitas vezes não é sustentado pela presença da dependência espacial (DORMANN et al., 2007). A dependência espacial pode ocorrer em uma amostra de dados seguindo a ideia de que localidades mais próximas apresentam estruturas ambientais mais similares que aqueles que estão mais distantes (TOBLER, 1970). Por consequência, os organismos tendem a apresentar padrões de distribuição agregados e, portanto, não-independentes. O entendimento da estrutura espacial dos ecossistemas tem se tornado um novo paradigma nos estudos ecológicos, por ser uma componente fundamental nos ecossistemas e estar relacionada a questões como evolução e surgimento de espécies, manutenção da

biodiversidade, dinâmica de espécies invasoras, entre outras (FAGAN et al., 2010; FORTIN; DALE, 2009; LEGENDRE; LEGENDRE, 1998; PINTO et al., 2003).

Um Bioma, como a Mata Atlântica, é formado por um conjunto de áreas que apresentam flora típica e habitats diferenciados entre eles. Para entender a distribuição dos mosaicos florestais observados na Mata Atlântica, o projeto temático Gradiente Funcional – BIOTA/FAPESP realizou diversos estudos para explicar diferentes aspectos do ecossistema, tais como florística, biomassa, nutrientes do solo, com o gradiente altitudinal existente em uma área da Serra do Mar em São Paulo. Foram feitas diferentes análises e testes para o melhor entendimento desse ecossistema na região. Entre os grupos florísticos levantados, têm-se as palmeiras (família Arecaceae) que se apresentaram como uma família com grande representatividade na área (ALVES et al., 2008; PRATA, 2009, ROCHELLE, 2008). Além disso, a densidade (número de indivíduos/unidade de área) e frequência relativa (número de parcelas que ocorreu o grupo ou a espécie/número total de parcelas) das palmeiras levantadas na área se apresentaram diferentes entre as fitofisionomias (tipos de florestas) analisadas (ALVES et al., 2008).

Desta maneira, considerando o contexto do projeto temático Gradiente Funcional e a família Arecaceae surge à pergunta: as variações de densidade das palmeiras levantadas pelo projeto têm sua distribuição espacial relacionada com o gradiente altitudinal observado no Parque Estadual Serra do Mar (PESM)?

## **2.2 OBJETIVOS**

Contribuindo para um melhor entendimento da relação entre a ocorrência das palmeiras (família Arecaceae) ao longo do gradiente altitudinal no Parque Estadual Serra do Mar (PESM), este trabalho propõe-se a modelar a densidade de *Euterpe edulis* Mart. a partir dos dados coletados nos núcleos Santa Virgínia e Picinguaba (PESM). Considerando os dados levantados pelo projeto Gradiente Funcional no PESM, a *E. edulis* se apresentou como a mais abundante e presente em todas as parcelas implantadas pelo projeto na área de estudo.

### **2.2.2 Objetivos específicos:**

- Verificar se há dependência espacial nos dados de densidade de *E. edulis* levantados pelo projeto Gradiente Funcional na área do PESM;
- Estudar a distribuição da densidade de *E. edulis* no interior das parcelas instaladas pelo projeto;
- Determinar qual a distância entre as subparcelas a partir do qual estas possam ser consideradas independentes para a distribuição da densidade de *E. edulis*, a fim de que estatísticas clássicas possam ser aplicadas;
- Definir um modelo para densidade de *E. edulis* ao longo do gradiente altitudinal do PESM identificando-se as principais variáveis ambientais preditoras da variação da densidade desta espécie;

## 2.3 FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA

### 2.3.1 Mata Atlântica

A Floresta Ombrófila Densa Atlântica, ou mais comumente conhecida Mata Atlântica, é o segundo grande complexo de florestas tropicais de grande biodiversidade no Brasil (AB'SABER, 2003). Originalmente, a Mata Atlântica ocupava cerca de 15% do território brasileiro, espalhados em um contínuo ao longo da costa brasileira com influências de climas tropicais e subtropicais, do nordeste ao sul do país (AB'SABER, 2003; CAPOBIANCO, 2001; LEITÃO FILHO, 1987; TABARELLI et al., 2005). Segundo Joly et al. (1999), a Mata Atlântica no Brasil estende-se desde o Cabo de São Roque (RN) a 3°S até o Rio Taquari a 30°S do Rio Grande do Sul. A floresta ainda pode se estender para algumas áreas do leste do Paraguai e nordeste da Argentina (OLIVEIRA-FILHO; FONTES, 2000; TABARELLI et al., 2005). Além da variação latitudinal, a Mata Atlântica apresenta uma variação altitudinal bastante marcante desse bioma. A Mata Atlântica pode ser encontrada desde áreas ao nível do mar até altitudes de 1100 (Serra do Mar) ou 1600m (Planalto de Itatiaia) (INSTITUTO FLORESTAL, 2006). Deste modo, essa floresta apresenta diferenças climáticas, geomorfológicas e topográficas significativas ao longo de toda sua extensão (AB'SABER, 2003; LACERDA, 2001; LEITÃO FILHO, 1987).

Considerado um dos *hot-spots* mundiais de biodiversidade, a Mata Atlântica apresenta grande diversidade de espécies e de habitat, alto nível de endemismo e perigo de extinção da espécie (MYERS et al., 2000). Ribeiro et al. (2009) estimaram que restam cerca de 11% (variação de 11,4% a 16%, considerando os erros de omissão e comissão) da área total original da Mata Atlântica (Figura 2.1). Em comparação aos 7-8% de Mata Atlântica divulgados anteriormente por Fundação SOS Mata Atlântica e INPE (2009), a estimativa de Ribeiro et al. (2009) se mostrou maior, contudo esse valor maior de remanescentes se deve principalmente a inclusão dos fragmentos menores que 100 ha e dos remanescentes com florestas secundárias em estados intermediário a avançado de sucessão ecológica. De qualquer maneira, hoje esses números são menores, pois, segundo relatório parcial da Fundação SOS Mata Atlântica e INPE (2011), no período

de 2008 a 2010, houve uma perda de 22.648 hectares de floresta, sendo que os estados de Minas Gerais, Bahia e Santa Catarina apresentaram as maiores perdas em área da Mata Atlântica. A devastação da floresta vem de um processo contínuo de colonização, ocupação, desenvolvimento e exploração do território que se iniciou com a chegada dos portugueses e a exploração do pau-brasil (FUNDAÇÃO SOS MATA ATLÂNTICA; INPE, 2009, 2011; LEITÃO FILHO, 1987; MORELLATO; HADDAD, 2000; TABARELLI et al., 2005; CAPOBIANCO, 2001). Como resultado do processo de exploração e desmatamento, hoje, observam-se apenas alguns fragmentos (manchas disjuntas) da Mata Atlântica. Os maiores trechos contínuos de Mata Atlântica conservados podem ser encontrados entre Paraná e Rio de Janeiro, protegidos por Unidades de Conservação (INSTITUTO FLORESTAL, 2006; RIBEIRO et al., 2009).

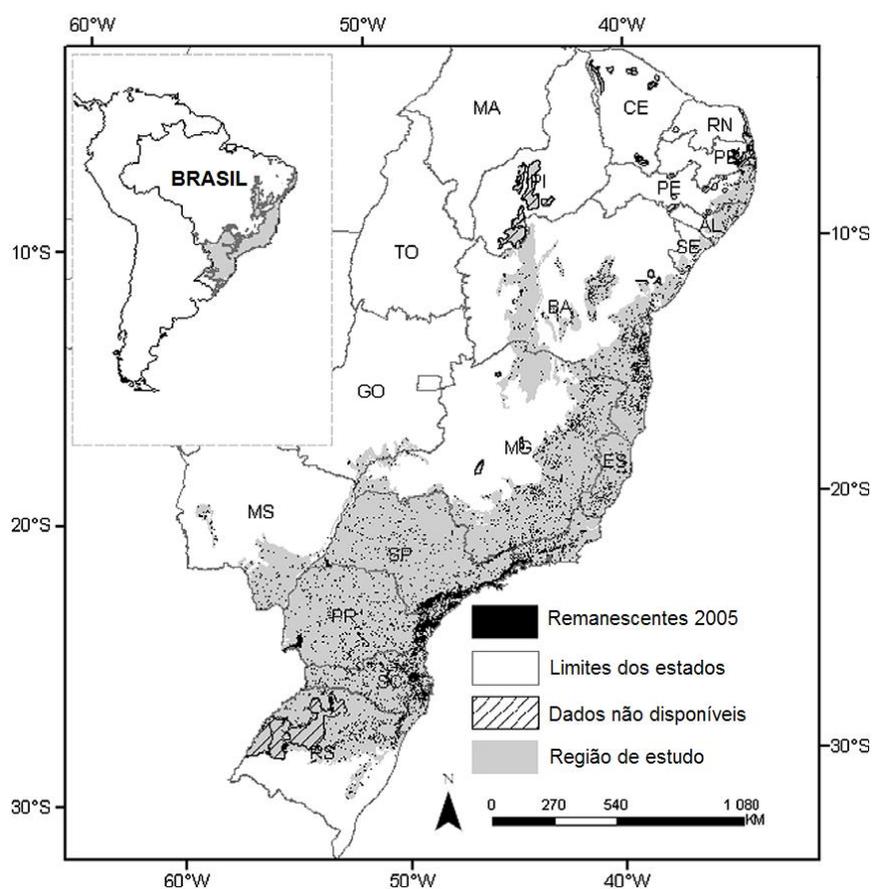


Figura 2.1 – Mapa da área total do domínio da Mata Atlântica e os seus remanescentes até 2008 no Brasil, segundo Fundação SOS Mata Atlântica e INPE. Fonte: Ribeiro et al. (2009).

Alonso (1977) e Leitão Filho (1987) sugerem que a Mata Atlântica tem sua ocorrência ligada às condições climáticas (pluviosidade e umidade), à topografia e à sua distribuição ao longo da costa brasileira. Essa heterogeneidade ambiental condiciona à floresta o mosaico de fisionomias que podem ser atualmente observados e sua grande diversidade de espécies (ALONSO, 1977; OLIVEIRA-FILHO; FONTES, 2000). O grande número de lianas, epífitas, fetos arborescentes e palmeiras dão a esta floresta um caráter tipicamente tropical (ALONSO, 1977). Instituto Florestal (2006) estima que só em São Paulo, ainda existem cerca de 9000 espécies de fanerógamas (plantas com sementes) e entre 800-950 espécies de pteridófitas. Além da alta diversidade, existe o fato de 50% dessas plantas conhecidas nessa floresta serem endêmicas (INSTITUTO FLORESTAL, 2006).

Considerando apenas a região sudeste, Oliveira-Filho e Fontes (2000) definiram que a Mata Atlântica *sensu lato* é composta, basicamente, por uma floresta úmida e uma floresta semi-decídua, mais seca, que juntas formam o contínuo de distribuição de diversidade de espécies. Contudo, Veloso et al. (1991) já haviam considerado toda heterogeneidade ambiental existente na Mata Atlântica (Floresta Ombrófila Densa) no território brasileiro e classificaram as fisionomias da floresta seguindo um sistema fisionômico-ecológico e a hierarquia topográfica (Tabela 2.1). Esta classificação de Veloso et al. (1991) foi adotada pelo sistema de classificação do Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (IBGE).

Tabela 2.1 – Classificação das fisionomias da Floresta Ombrófila Densa Atlântica entre as latitudes 16°S a 24°S.

<b>Fito-fisionomia</b>	<b>Descrição</b>
Floresta Ombrófila Densa Aluvial	Floresta encontrada às margens dos cursos d'água. Sem variação altitudinal.
Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas	Planícies costeiras. Solo de restinga. De 5-50 m de altitude
Floresta Ombrófila Densa Submontana	Sopé das Serras. De 50-500m de altitude
Floresta Ombrófila Densa Montana	Encostas. De 500-1500m de altitude
Floresta Ombrófila Densa Alto-montana	Topo das altitudes. Acima de 1500m de altitude

Fonte: Veloso et al. (1991).

### **2.3.2 Heterogeneidade ambiental**

Legendre e Legendre (1998) definem heterogeneidade como “composto por diferentes elementos ou partes” e dizem, ainda, que este conceito é oposto de homogeneidade, que é a ausência de variação. Na ecologia, de forma geral, heterogeneidade ambiental consiste de uma distribuição descontínua e não uniforme da estrutura ou composição do ambiente (WIENS, 2000). Li e Reynolds (1995) e Wiens (2000) reconhecem diferentes formas de heterogeneidade (variância espacial, de padrão ou de composição), que formam uma série gradual de características do espaço geográfico implícitas ou explícitas ou ainda variação de localidade. Esses autores expressam heterogeneidade através da variância das amostras, ou seja, em uma área homogênea, todos os pontos são iguais e apresentam variância nula; no caso de presença de heterogeneidade, a variância vai ser maior do que zero.

Os fatores abióticos (propriedades físicas e químicas do solo, topografia e clima) e os fatores bióticos (produtores, consumidores, decompositores, mutualistas, parasitas e patógenos) juntos produzem um ambiente natural heterogêneo no espaço e no tempo (FORTIN, DALE, 2005). Essas diferentes fatores ecológicos interagem num processo dinâmico de formação de ambiente, levando a diferentes habitats e mudanças evolutivas em diferentes direções (PICKETT; CADENASSO, 1995; RICKLEFS, 2004; STEWART et al., 2000). Ricklefs (2004) considera que diversidade biológica é resultado da variedade de ambientes sobre a superfície da Terra, pois as estruturas biológicas geram heterogeneidade ambiental que promovem oportunidades para diversificação das espécies.

Considerando que o ambiente apresenta uma estrutura espacial heterogênea ao longo do espaço geográfico, este se chama de heterogeneidade espacial (AMARASEKARE, 2010). Vários processos ecológicos são sensíveis à heterogeneidade espacial e às trocas de energia existentes entre os mosaicos observados nos ambientes naturais (PICKETT; CADENASSO, 1995). Por exemplo, para uma planta, a heterogeneidade espacial é importante, pois determina uma variedade de condições de solo onde raízes se desenvolvem ou uma variedade de habitats permitem que as sementes germinem,

dependendo da distância em que os pólenes das plantas e suas sementes são capazes de atingir (RICKLEFS, 2004). Para Janzen (1967), a topografia é uma efetiva barreira para a dispersão das plantas tropicais, pois as espécies que estão adaptadas às regiões na base das montanhas (temperaturas mais quentes) apresentam uma baixa faixa de tolerância para a temperatura e dificilmente esse indivíduo conseguirá ultrapassar essa barreira com variação altitudinal grande. O oposto também pode ocorrer, espécies com distribuição em regiões mais altas (temperaturas mais baixas) não conseguirão ocupar regiões mais quentes (JANZEN, 1967). Oliveira-Filho e Fontes (2000) observaram que a altitude e variáveis que indicam o gradiente de temperatura estão correlacionadas com a variação florística interna tanto nas florestas ombrófilas *stricto sensu* quanto nas semi-decíduas, na região sudeste do Brasil. Alves et al. (2010), Burnham e Johnson (2004) e Saia et al. (2008) também relacionam a complexidade e distribuição, tanto dos ambientes e habitats quanto da biota, da Mata Atlântica aos eventos ocorridos no Terciário e Quaternário. Em Ubatuba/SP, no núcleo Picinguaba (PESM), Lacerda (2001) encontrou a maior riqueza florística nas áreas de meia encosta (300 e 600 m) enquanto que as planícies baixas apresentaram o menor número de espécies. Para outras medidas fitossociológicas e de estrutura da floresta, esse mesmo autor também encontrou padrões ligados diretamente ou indiretamente com o gradiente de altitude da área. Com relação às características abióticas da região, Lacerda (2001) constatou uma variação nos teores de fósforo (P), potássio (K), cálcio (Ca), Magnésio (Mg) e matéria orgânica, bem como nos valores de pH e na textura do solo num gradiente de 2 a 1000m de altitude, o que poderia também explicar a diferença na riqueza florística ao longo do gradiente altitudinal.

Considerando as palmeiras, Boll et al. (2005) também observaram diferenças na ocorrência e abundância da palmeira *Aphandra natalia* (Balslev & A.J.Hend.) Barfod nas proximidades dos rios Pastaza e Urituyacu (Peru) relacionadas com a heterogeneidade espacial. Neste caso, essa espécie preferiu áreas mais secas e altas. Na floresta Andina (Equador), Svenning (2001) verificou que, em uma mesoescala, a distribuição de 4 espécies de palmeiras encontradas na área está relacionada com a heterogeneidade ambiental, principalmente, altitude e orientação de vertente. Na área do

rio Grande de Ubatuba (SP), uma região de domínio de Mata Atlântica, Toledo e Fisch (2006) sugerem que as diferenças nos números de espécies de palmeiras, observadas entre as parcelas levantadas, estão relacionadas com a faixa altitudinal onde estão localizadas as mesmas. Fisch (2009) observou que as variações da riqueza e da abundância das palmeiras no PESM (núcleos Picinguaba e Santa Virgínia) seguem o gradiente altitudinal (Figura 2.2), com um pico de diversidade em 750 a 800m de altitude. Mortara (2000) estimou os dados de densidade para *Euterpe edulis* Mart. e encontrou que 750 m seria a altitude ótima para a ocorrência dessa espécie em uma região do Vale do Paraíba. Colwell e Lees (2000) e Rahbek (1995) sugerem que o pico de diversidade em uma faixa altitudinal mediana está relacionado ao efeito do domínio do meio. A hipótese do efeito do domínio do meio (*mid-domain effect*) afirma que a separação aleatória de espécies em intervalos do espaço geográfico (latitudes ou altitudes, por exemplo), de tamanhos variados, dentro de uma região (ou domínio) delimitada por fronteiras intransponíveis produz um pico na riqueza de espécies no meio desse domínio (ZAPATA et al., 2005).

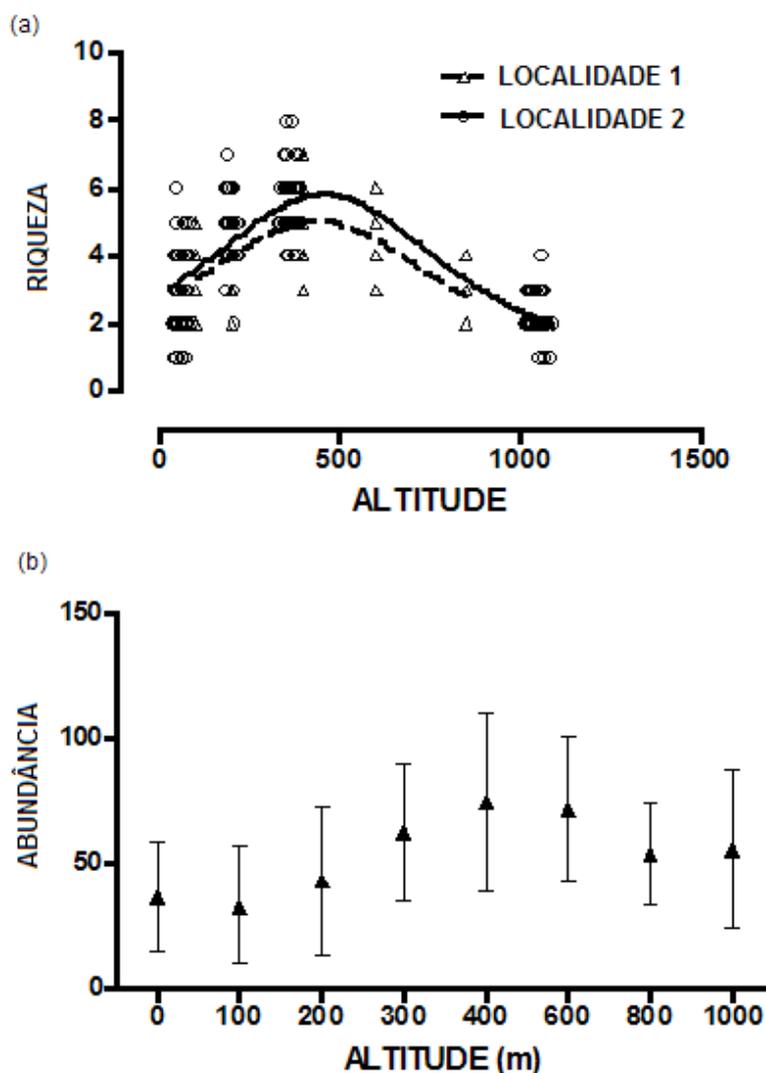


Figura 2.2 – Relação entre riqueza (a) e abundância (b) de palmeiras com a altitude em uma região de Mata Atlântica no Vale do Paraíba. Localidade 1: dados do levantamento realizado pelo projeto Gradiente Funcional (BIOTA/FAPESP); Localidade 2: dados do levantamento realizado por Toledo e Fish (2006).  
Fonte: Fisch (2009).

### 2.3.3 Dependência Espacial

Segundo Fortin e Dale (2005), a dependência espacial nos ecossistemas é consequência de dois fatores: 1) fatores ecológicos exógenos (indutores), tais como os distúrbios ou a variação das condições ambientais como a altitude, declividade etc, e 2) os fatores

endógenos (inerentes aos organismos vivos estudados), como, por exemplo, a dispersão ou competição por espaço, reprodução, mortalidade, etc. Ou seja, estes processos em conjunto geram a dependência espacial dos organismos vivos nos ambientes naturais (LEGENDRE; LEGENDRE, 1998). A dependência espacial deve ser estudada e contemplada pelos modelos que relacionam a comunidade com seu habitat quando há presença da influência do espaço geográfico na distribuição espacial dos dados (ANSELIN, 2001).

Como na natureza é comum os organismos apresentarem distribuição e padrões espaciais agrupados ou seguindo um gradiente, vários estudos buscam explicar as estruturas e padrões das distribuições espaciais dos ecossistemas, comunidades ou populações a partir de variáveis ambientais, utilizando técnicas estatísticas (BENAVIDES-MARTÍNEZ et al., 2007; FORTIN; DALE, 2005; LEGENDRE; LEGENDRE, 1998, MATOS; WATCHINSON, 1998; MONTEIRO; FISCH, 2005; TUOMISTO et al., 2003). Nestes casos, considera-se que as variações espaciais observadas para os organismos estão relacionados apenas a fatores exógenos como, por exemplo, as variáveis ambientais (FORTIN; DALE, 2005).

A influência dos fatores endógenos (dispersão, competição, etc) existentes no meio ambiente, que também contribuem para o aparecimento da dependência espacial dos dados biológicos, podem ser verificados através da autocorrelação espacial (FORTIN; DALE, 2005). A autocorrelação espacial e a heterogeneidade espacial podem ocorrer juntas ou serem equivalentes, e deste modo, são difíceis de serem diferenciadas apenas com as técnicas estatísticas comumente utilizadas (ANSELIN, 1988). Por isso, antes de se modelar a distribuição dos organismos deve-se verificar a presença significativa da autocorrelação espacial no conjunto de dados estudados (DORMANN et al., 2007).

A escala de observação também deve ser considerada nas análises de dependência espacial. Os processos ecológicos e fisiológicos dos organismos influenciam sua presença ou ausência nos ambientes naturais, e de forma diferenciada, o estabelecimento dos indivíduos da comunidade (LEGENDRE; LEGENDRE, 1998). Como consequência, formam-se os mosaicos nos ambientes naturais, nos quais, a

ausência de dependência espacial em uma determinada escala de observação considerando uma intensidade de amostragem, não significa que em outras escalas a dependência espacial também estará ausente (GOODCHILD, 1986; LEGENDRE; FORTIN, 1989; PINTO et al., 2003).

### **2.3.3.1 Autocorrelação espacial**

Algumas análises estatísticas estimam a estrutura espacial de uma variável baseadas na análise de correlação produto-momento de Pearson (DALE et al., 2002; FORTIN; DALE, 2005; LEGENDRE; FORTIN, 1989). Quando a análise de correlação é feita entre a variável de interesse e ela mesma; levando-se em consideração os pares de unidades amostrais separados a uma dada classe de distância, tem-se uma medida de autocovariância ou autocorrelação espacial (FORTIN; DALE, 2005; LEGENDRE; FORTIN, 1989). Essas classes de distância ou “spatial lag” são intervalos de distância determinados de acordo com o interesse de se conhecer o grau de dependência espacial (FORTIN; DALE, 2005).

A autocorrelação espacial é o grau de correlação dos valores de uma variável a ela mesma, em função da distância geográfica entre ela e seus vizinhos (FORTIN; DALE, 2005; LEGENDRE; LEGENDRE, 1998). Ou seja, a presença da autocorrelação espacial significativa implica na dependência dos dados com sua vizinhança. Neste caso, a condição de independência na amostragem dos dados, exigidos em diversas análises estatísticas clássicas utilizadas nos estudos ecológicos não é satisfeita (DALE, 2000; DORMANN et al., 2007; LEGENDRE; LEGENDRE, 1998; SOKAL; ODEN, 1978a). Dormann (2006) encontrou que ao se incorporar a autocorrelação aos modelos de distribuição de espécies houve melhora na adequação do modelo estatístico. Para Diniz et al. (2003), a significância da autocorrelação deve ser sempre verificada a fim de diminuir os erros dos modelos estatísticos e a determinação do grau de autocorrelação espacial dos dados é uma ferramenta para verificar os mecanismos que operam na riqueza de espécies em diferentes escalas. A verificação da significância da autocorrelação espacial no conjunto de dados utilizado é básica para a maioria dos estudos ecológicos.

Quando se comparam os valores da variável de interesse de um local às distâncias próximas ou aos vizinhos, e esses valores são semelhantes ou similares, tem-se autocorrelação positiva. Conforme se aumenta a distância de comparação, é provável que esses locais tornem-se menos semelhantes fazendo com que a autocorrelação espacial tenda a zero, ou seja, os valores passam a ser independentes entre si. Em alguns casos, os valores podem tornar-se dissimilares e apresentarem autocorrelação espacial negativa (FORTIN; DALE, 2005; LEGENDRE; LEGENDRE, 1998; SOKAL; ODEN, 1978a). Estas estatísticas são ditas globais, pois elas estimam a intensidade da dependência espacial para toda a área de estudo, resumindo a um único valor (FORTIN; DALE, 2005).

As relações de vizinhanças entre as unidades amostrais têm sido consideradas como um dado fundamental nas análises de estrutura e dependência espacial. Essas relações de vizinhanças podem ser representadas pela matriz de vizinhança construída considerando uma rede de ligações ou as distâncias entre as unidades amostrais (FORTIN; DALE, 2005).

#### **2.3.3.2 Matriz de vizinhança (ou matriz de proximidade espacial)**

Um dos pontos fundamentais das análises espaciais realizadas a partir de dados amostrados é o entendimento das relações de vizinhança entre as unidades amostrais (FORTIN; DALE, 2005). A matriz de vizinhança, também conhecida como matriz de proximidade espacial descreve as relações de vizinhança entre os pares de unidades amostrais, uma vez que nem todos os pares de unidades amostrais possíveis podem ser considerados vizinhos (SOKAL; ODEN, 1978a).

A utilização de dados amostrados contém a ideia de que a informação da variável desejada é medida a partir de unidades de coleta distribuídas de acordo com algum desenho amostral. Portanto, as análises de dependência espacial são dependentes do desenho amostral (FORTIN; DALE, 2005). Outra ideia importante que é considerada em muitos métodos estatísticos espaciais é a noção de que valores mais próximos de uma variável são mais prováveis de serem similares do que os mais distantes (ANSELIN, 1988; FORTIN; DALE, 2005; TOBLER, 1970).

Uma matriz de vizinhança ( $W$ ) é uma matriz  $n \times n$  (onde  $n$  é o número de unidades amostrais), e cada unidade amostral é colocada na linha e na coluna, sendo que cada elemento  $w_{ij}$  indica a relação de vizinhança entre a observação  $i$  (linha) e  $j$  (coluna) (ANSELIN, 2006). Essa matriz de vizinhança é construída de forma que cada linha expressa a relação de uma unidade amostral com relação às outras unidades. Cada elemento não-zero (geralmente é o valor 1) refere-se às unidades que são vizinhas; e pares com ausência de vizinhança apresentam valores zero (ANSELIN, 1988, 2006; BHATTACHARJEE; JENSEN-BUTLER, 2006; FORTIN; DALE, 2005). É comum apresentar a matriz de vizinhança padronizada pela soma de cada linha, ou seja, cada elemento  $w_{ij}$  é dividido pela soma da sua linha (ANSELIN, 2006).

Existem diferentes critérios para definição de vizinhança: baseados na continuidade (limites comuns); distância (dentro de uma dada distância crítica entre os pares de vizinhos); e redes de conectividade que ligam os centróides das unidades amostrais a partir de algoritmos como triangulação de Delaunay, árvore de tensão mínima, vizinhança relativa, entre outros (ANSELIN, 1988, 2006; DALE et al., 2002; FORTIN; DALE, 2005).

A partir dessas matrizes de vizinhança, os vizinhos diretos de cada unidade amostral (1<sup>a</sup> ordem) recebem o valor 1, e para o restante é dado o valor zero. Essa matriz de vizinhança pode ser estendida para outros níveis de vizinhança, neste caso, os vizinhos são divididos em  $d$  vizinhos, onde  $d=1,2,3,\dots, m$ ; e onde  $m$  é o número de vizinhos necessários para ligar 2 unidades amostrais mais distantes (FORTIN; DALE, 2005). Em muitos estudos ecológicos, os levantamentos são realizados em unidades amostrais contínuas, formando uma grade espacial regular. Nestes casos (Figura 2.3), as relações de vizinhança entre as unidades amostrais são descritas como os movimentos de um tabuleiro de xadrez: *Rook* (torre), só relaciona como vizinho as unidades que se apresentam nas 4 direções cardinais (Figura 2.3a); *Bishop* (bispo), faz somente as ligações diagonais (Figura 2.3b); e *Queen* (rainha), faz os relacionamentos para todas as 8 direções (Figura 2.3c) (FORTIN; DALE, 2005; SOKAL; ODEN, 1978a).

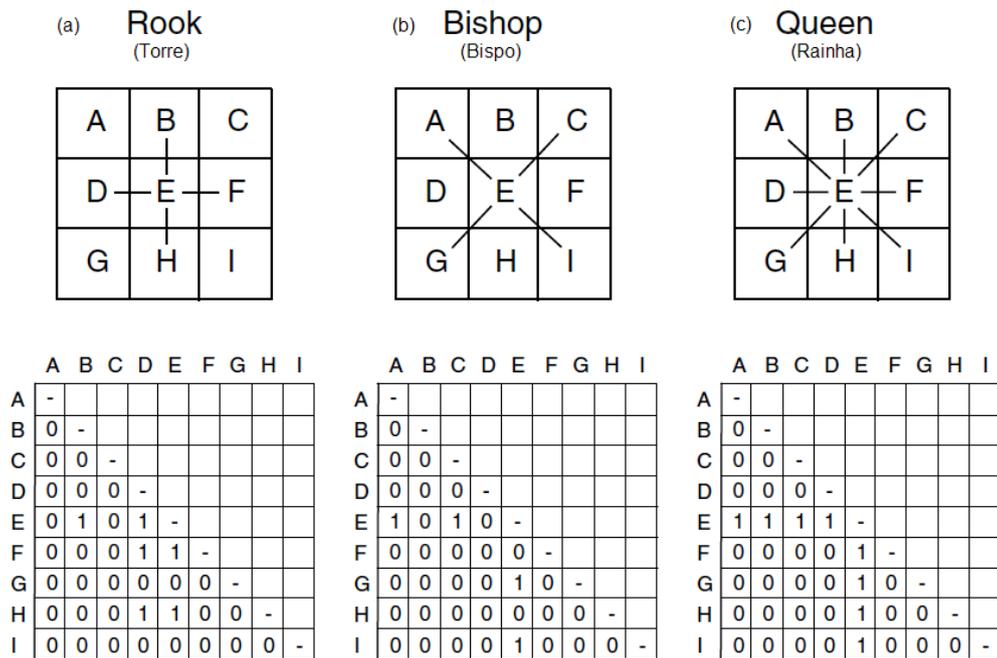
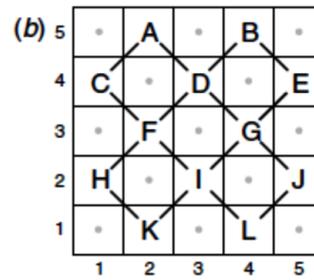
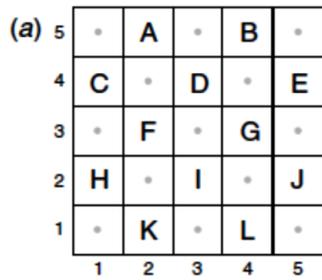


Figura 2.3 – Esquema das relações de vizinhança baseada nos movimentos das peças de xadrez, entre a unidade E e seus vizinhos (A-I); e as matrizes de vizinhança binárias de 1ª ordem (valores 1 correspondem às unidades amostrais vizinhas, e zero caso contrário). (a) Torre; (b) Bispo e (c) Rainha. Fonte: Fortin e Dale (2005).

Nos casos em que as distâncias absolutas entre as unidades amostrais são importantes, ou suas posições absolutas em uma área, o espaço Euclidiano (distância Euclidiana) deve ser considerado para formar a matriz de vizinhança (ANSELIN, 2006; FORTIN; DALE, 2005). Nesses casos, necessita-se de uma matriz de peso diferenciada, no qual os valores (no geral, entre 0 e 1) salientam que os vizinhos próximos são mais importantes do que os localizados mais distantes na estimação da estrutura espacial, como pode ser observado na Figura 2.4 (FORTIN; DALE, 2005),



**Matriz de distância Euclidiana**

	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L
A	0											
B	2,00	0										
C	1,41	3,16	0									
D	1,41	1,41	2,00	0								
E	3,16	1,41	4,00	2,00	0							
F	2,00	2,83	1,41	1,41	3,16	0						
G	2,83	2,00	3,16	1,41	1,41	2,00	0					
H	3,16	4,24	2,00	2,83	4,47	1,41	3,16	0				
I	3,16	3,16	2,83	2,00	2,83	1,41	1,41	2,00	0			
J	4,24	3,16	4,47	2,83	2,00	3,16	1,41	4,00	2,00	0		
K	4,00	4,47	3,16	3,16	4,24	2,00	2,83	1,41	1,41	3,16	0	
L	4,47	4,00	4,24	3,16	3,16	2,83	2,00	3,16	1,41	1,41	2,00	0

**Matriz de conectividade**

	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L
A	0											
B	0	0										
C	1	0	0									
D	1	1	0	0								
E	0	1	0	0	0							
F	0	0	1	1	0	0						
G	0	0	0	1	1	0	0					
H	0	0	0	0	0	1	0	0				
I	0	0	0	0	0	1	1	0	0			
J	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0		
K	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	
L	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0

**Matriz de classe de distância**

	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L
A	0											
B	2	0										
C	1	3	0									
D	1	1	2	0								
E	3	1	3	2	0							
F	2	2	1	1	3	0						
G	2	2	3	1	1	2	0					
H	3	3	2	2	3	1	3	0				
I	3	3	2	2	2	1	1	2	0			
J	3	3	3	2	2	3	1	3	2	0		
K	3	3	4	4	3	2	2	1	1	3	0	
L	3	3	3	3	3	2	2	3	1	1	2	0

**Matriz de peso**

	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L
A	0											
B	0	0										
C	0,7	0	0									
D	0,7	0,7	0	0								
E	0	0,7	0	0	0							
F	0	0	0,7	0,7	0	0						
G	0	0	0	0,7	0,7	0	0					
H	0	0	0	0	0	0,7	0	0				
I	0	0	0	0	0	0,7	0,7	0	0			
J	0	0	0	0	0	0	0,7	0	0	0		
K	0	0	0	0	0	0	0	0,7	0,7	0	0	
L	0	0	0	0	0	0	0	0	0,7	0,7	0	0

Figura 2.4 – Matriz de vizinhança (matriz de conectividade) baseada na distância Euclidiana entre 12 unidades amostrais (A-L). (a) Matriz de distância Euclidiana entre 12 unidades amostrais e matriz das classes de distância correspondente, utilizando classes de intervalo de 1,5 unidades. (b) Matriz de vizinhança (matriz de conectividade) binária de 1ª ordem de vizinhança e sua correspondente matriz de pesos em função das distâncias ( $1/d=1/1,41$  unidades, o qual é dado um peso de 0,7).  
Fonte: Fortin e Dale (2005).

### 2.3.3.3 Autocorrelação espacial univariada

Dentre diferentes métodos e índices existentes para análise de autocorrelação espacial de uma variável de interesse, o índice global de autocorrelação de Moran (I) e o correlograma espacial são comumente citados (FERRAZ, 2004; FORTIN; DALE, 2005, OVERMARS et al., 2003, PINTO et al., 2003).

O índice de autocorrelação de Moran (I) é análogo ao coeficiente de correlação produto-momento de Pearson em que o numerador é um estimador de covariância e o denominador é um estimador de variância das observações (SOKAL; ODEN, 1978a). O cálculo desse índice de Moran (I) é dado por (ANSELIN, 1988; FORTIN; DALE, 2005):

$$I(d) = \frac{\sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n w_{ij}(d)(x_i - \bar{x})(x_j - \bar{x})}{\sum_{i=1}^n (x_i - \bar{x})^2} \quad \text{para } i \neq j \quad (2.1)$$

onde  $x_i$  e  $x_j$  são os valores das variáveis observadas nos locais  $i$  e  $j$ . Os pesos  $w_{ij}(d)$  apresentam valores 1 nos locais onde  $i$  e  $j$  estão nas classes de distância  $d$  e 0 (zero) caso contrário.

Para o cálculo do índice de Moran (I), a matriz de vizinhança [ $w_{ij}(d)$ ] é apresentada com a linha na forma normalizada (Figura 2.5), ou seja, os valores (ou pesos) de cada elemento são divididos pela soma de todos os elementos da linha da matriz:  $w_{ij}(d)/\sum_j w_{ij}(d)$  (ANSELIN, 2006, CÂMARA et al., 2004).

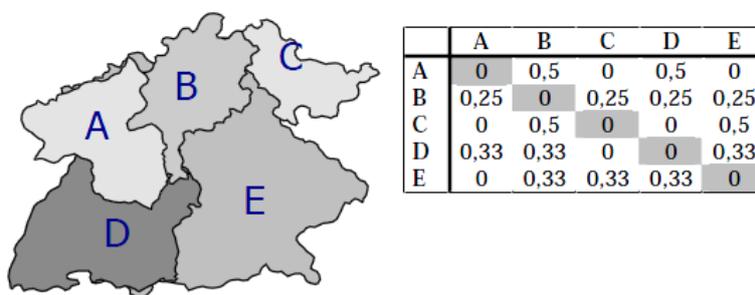


Figura 2.5 – Exemplo de matriz de vizinhança de 1ª ordem, normalizada pelas linhas.  
Fonte: Câmara et al. (2004).

Quando apenas um único valor de índice global de Moran é calculado, tem-se a matriz de 1ª ordem de vizinhança [ $w_{ij}(d=1)$ ]. Para a formação do correlograma são necessários os valores de  $I(d)$  para as outras ordens de vizinhança ( $d=2,3, \dots, m$ ), dada pelas outras classes de distância consideradas. Assim, são formadas matrizes  $w_{ij}(d)$  que expressam as outras ordens de vizinhança e calculados os seus respectivos  $I(d)$  (CÂMARA et al., 2004; FORTIN; DALE, 2005).

Do mesmo modo que o coeficiente de correlação produto-momento de Pearson, o índice de Moran (I) varia de -1 a +1, e valores zero ou próximos de zero expressam a ausência de autocorrelação espacial (SOKAL; ODEN, 1978a, CLIFF; ORD, 1981).

O índice de Moran (I) é mais utilizado, pois a variância deste índice é menos afetada pela distribuição dos dados amostrados, em comparação, por exemplo, às diferenças quadráticas utilizadas pelo índice  $c$  de Geary's, que é um índice similar ao I (CLIFF; ORD, 1981).

A significância do Moran (I) pode ser calculada considerando duas abordagens. A primeira considera que os  $n$  valores (para  $n$  localidades) vêm de uma amostra de uma população infinita com distribuição normal. A segunda abordagem seria uma técnica alternativa para se testar a significância, sem considerar pressupostos sobre a distribuição de probabilidade da população e gerar uma distribuição a partir de todas as possíveis permutações da variável observada ao longo das localidades, através de uma simulação de Monte-Carlo (FORTIN; DALE, 2005).

A análise de autocorrelação com o índice global de Moran (I) é restrito para os pares de pontos (centroides das unidades de áreas) adjacentes na rede de conexão (matriz de vizinhança). Contudo, quando se constrói o correlograma espacial, a autocorrelação é computada para pares de pontos das localidades em um número arbitrário de *lags* ou unidades de distâncias geográficas (SOKAL; ODEN, 1978a).

O correlograma, como proposto por Sokal e Oden (1978a), é um método que estende a análise do índice global de Moran (I) em função da distância entre as unidades



O correlograma resume os modelos de variações geográficas exibidas por uma superfície resposta de qualquer variável dada (SOKAL; ODEN, 1978a). A Figura 2.7, mostra de forma simples como é formado o correlograma para uma série de observações temporais, mas do mesmo modo é feito para uma série de observações distribuída em um espaço geográfico.

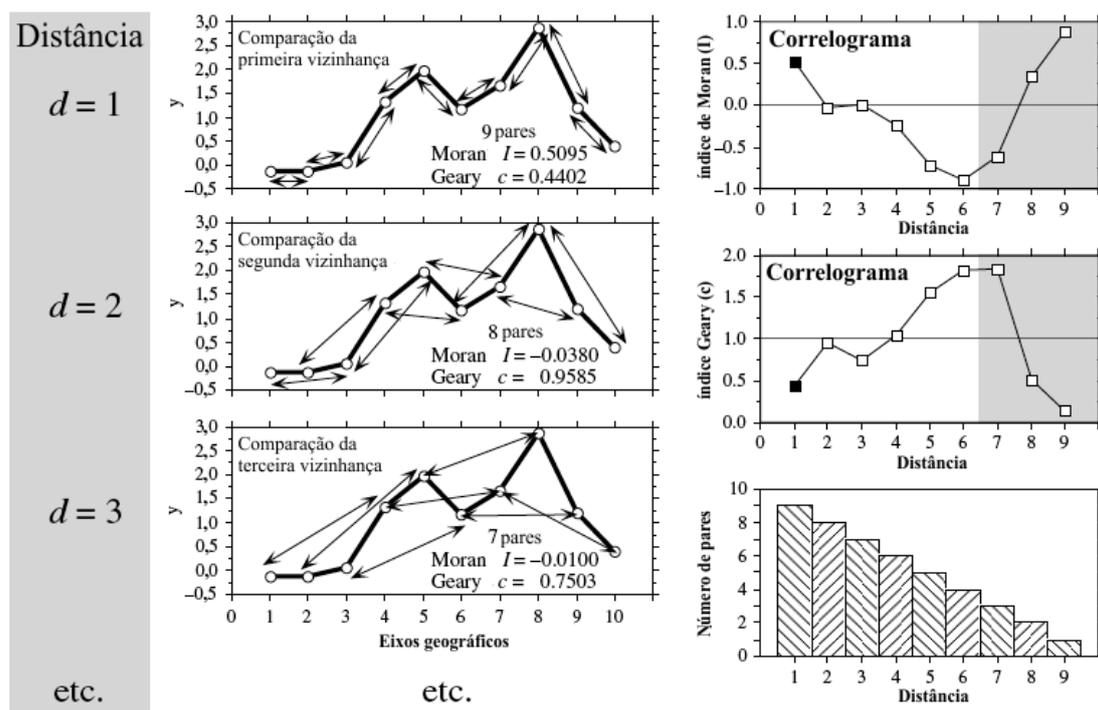


Figura 2.7 – Construção do correlograma. Gráficos da esquerda são as séries de dados observados em um eixo geográfico (10 observações equi-espaciaadas). Para dados espaciais, cada ponto seria uma unidade amostral. Índices de Moran (I) e Gery (c) são computados por pares de observações encontradas a partir de distâncias pré-selecionadas (classes de distância:  $d = 1$ ,  $d = 2$ ,  $d = 3$ , etc.). Direita: Correlogramas são gráficos estatísticos de autocorrelação plotados contra a distância. (■) pretos: autocorrelações significativas ( $p \leq 0,05$ ). Inferior direito: Histograma mostrando o número de pares em cada classe de distância. Zonas cinzentas nos correlogramas, não devem ser consideradas, nem interpretadas, pois eles são baseados em um pequeno número de pares (teste com baixo poder de significância) e apenas inclui os pares de pontos de fronteira com a série ou superfície.

Fonte: Legendre e Legendre (1998).

A forma do correlograma, além da informação da autocorrelação espacial (Figura 2.8), pode expressar informações sobre o tamanho, homogeneidade e a distribuição espacial das manchas existentes na área de estudo (ROSSI, 1996; SOKAL; ODEN, 1978a,

LEGENDRE; FORTIN, 1989). Para Sokal e Oden (1978a), entender os significados de autocorrelações espaciais positivas ou negativas a pequenas ou grandes classes de distância não é difícil, pois autocorrelações espaciais positivas indicam que os valores da variável estudada são semelhantes nas localidades adjacentes e autocorrelações espaciais negativas indicam diferenças marcantes entre as localidades vizinhas. Contudo, o mais importante é entender a causa dessas estruturas e padrões que são apresentados pelas variáveis de interesse por todo o espaço geográfico da área estudada (SOKAL; ODEN, 1978a, b).

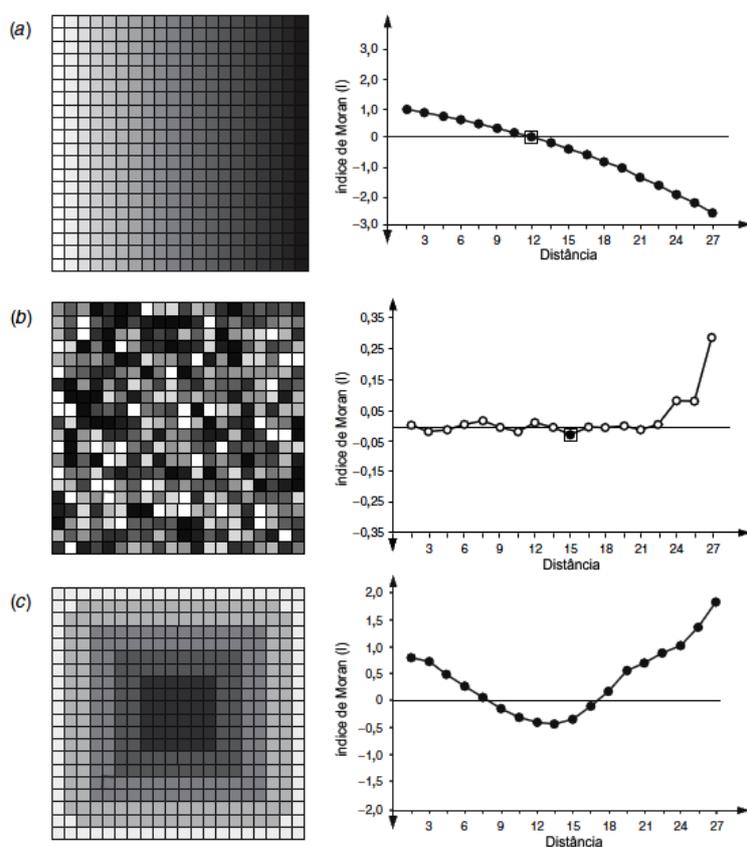


Figura 2.8 – Exemplos de correlogramas (à esquerda) com diferentes formas expressando o tipo de padrão e estrutura espacial existente na área estudada (à direita). (a) Gradiente: o correlograma mostra o caso da tendência de valores positivos significativos de autocorrelação espacial para distâncias mais curtas e valores negativos também significativos nas distâncias maiores; (b) Padrão Aleatório: os valores de I são oscilantes ao longo do valor zero e ausência de autocorrelação espacial significativa; (c) Grande mancha: os valores de I são todos significativos, sendo os positivos nas distâncias curtas e grandes (extremidades da escala), e os valores negativos se encontram nas distâncias intermediárias.

Fonte: Fortin e Dale (2005).

Assim como para uma grande parte dos testes estatísticos, alguns pressupostos devem ser considerados para usar o correlograma em análises de autocorrelação espacial. Um deles é que a autocorrelação espacial é considerada isotrópica, ou seja, os processos que causam a autocorrelação espacial agem do mesmo modo em todas as direções (FORTIN; DALE, 2005; SOKAL; ODEN, 1978a). Estes correlogramas, também são chamados de correlogramas omnidirecional (LEGENDRE; LEGENDRE, 1998). Correlogramas direcionais podem ser construídos, considerando-se a autocorrelação espacial em alguma direção de interesse, e neste caso, tem-se a autocorrelação espacial como um fenômeno anisotrópico (FORTIN et al., 2002; FORTIN; DALE, 2005; LEGENDRE; LEGENDRE, 1998).

#### **2.3.4 Modelagem de distribuição de *Euterpe edulis* Mart.**

A modelagem de distribuição da vegetação está baseada, principalmente, no conceito de nicho ecológico proposto por Hutchinson (1957). Neste conceito, a sobrevivência e reprodução dos indivíduos ou população dependem de um conjunto de fatores, variáveis bióticas e abióticas. Os modelos de distribuição tentam simplificar e minimizar o conjunto de variáveis que explicam a estrutura da floresta, ou seja, a distribuição da vegetação observada na natureza. Em estudos de ecologia, a tentativa de relacionar a estrutura da floresta com alguma variável ambiental como altitude, concentração de nutrientes no solo, temperatura, umidade, etc, por incluir apenas as relações abióticas, pode ser considerada uma abordagem simplificada do conceito de nicho de Hutchinson.

Antes da escolha da técnica estatística que melhor relaciona a estrutura da floresta com os dados ambientais é necessário verificar se há autocorrelação espacial significativa. Havendo autocorrelação espacial significativa, os modelos estatísticos deveriam incorporar essa componente em sua formulação para relacionar a composição e estrutura da floresta com as variáveis ambientais. Alguns métodos estatísticos consideram a componente espacial nos modelos como, por exemplo, os modelos auto-regressivos espacial (SAR) e condicional (CAR), modelo linear generalizado (GLM), modelo dos mínimos quadrados (GLS), e o modelo linear misto generalizado (GLMM) (ANSELIN, 1988; BAILEY; GATRELL, 1995; DORMANN et al., 2007; FORTIN;

DALE, 2005). Estes métodos baseiam-se na análise de regressão linear clássica, ou simplesmente, regressão linear (LEGENDRE; LEGENDRE, 1998, DORMAN et al., 2007) amplamente aplicadas nos estudos ecológicos, mas que por outro lado exigem independência da amostragem dos dados.

#### **2.3.4.1 Análise de regressão linear**

Análise de regressão é amplamente utilizada na ciência para determinar a significância e a forma do relacionamento entre duas ou mais variáveis (GILLMAN, 2009). Para Franklin (1995), as análises de regressão são os melhores métodos para a modelagem da distribuição da floresta. Esta análise supõe a existência da relação de dependência entre as variáveis, ou seja, sempre existe uma variável que pode ser predita a partir de pelo menos uma outra variável, ou seja, a variação da variável dependente é explicada por pelo menos uma variável independente (GILLMAN, 2009, NETER et al., 1996). A função matemática da relação entre as variáveis pode ser: linear, sigmoidal, curvas gaussianas, etc. Dentre as possíveis análises de regressão, a linear clássica, ou apenas regressão linear, é a que apresenta a formulação mais simplificada (GILLMAN, 2009).

A regressão linear clássica é uma das ferramentas estatísticas mais comumente utilizadas para verificar a existência de um relacionamento linear entre duas ou mais variáveis, de modo que uma delas possa ser descrita ou estimada pelo valor das outras (NETER et al., 1996). Os modelos de regressão envolvem uma variável resposta dependente (Y) e uma ou mais variáveis independentes explicativas ( $X_1, X_2, \dots, X_p$ ). Em geral, a relação entre as variáveis é modelada por uma função linear como expressado em (BAILEY; GATRELL, 1995; NETER et al., 1996):

$$Y_i = \beta_0 + \beta_1 X_{1i} + \dots + \beta_p X_{pi} + \varepsilon_i \quad (2.2)$$

Onde  $Y_i$  é o valor da variável dependente na  $i$ -ésima observação;  $\beta_0, \beta_1$  e  $\beta_p$  são parâmetros;  $X_{1i}$  e  $X_{pi}$  são constantes conhecidas, isto é, valores das variáveis independentes para a  $i$ -ésima observação; e  $\varepsilon_i$  é um termo de erro aleatório com média zero e variância constante.

Neste caso, as posições geográficas das amostras (autocorrelação espacial) não são consideradas, o que, na maioria dos estudos em ecologia, leva ao não cumprimento das premissas de independência e variância constante dos resíduos para a aplicação deste modelo (PINTO et al., 2003).

A utilidade dos resultados gerados pela análise de regressão linear clássica conforme ressaltam NETER et al. (1996) dependem da avaliação do coeficiente de determinação ( $R^2$ ) e sua significância, do teste de normalidade dos erros (ou resíduos) e do teste da suposição da variância constante dos erros (ou resíduos).

#### **2.3.4.2 Ecologia e distribuição de *Euterpe edulis* Mart.**

A *Euterpe edulis* Mart. pertence a família Arecaceae, de hábito arbóreo e é popularmente conhecida como juçara. Um dos produtos não madeiros mais conhecidos e explorados é o seu palmito, o palmito-juçara (FANTINI; GURIES, 2007; IBGE, 2006). Por esse motivo, em muitas regiões, essa espécie teve sua população extinta ou enormemente reduzida. O palmito se encontra na extremidade do caule único da *E. edulis* e a sua extração causa a morte da palmeira (LORENZI et al., 2004). O fruto globoso de *E. edulis*, de cor roxa a preta é fonte de alimentação de extrema importância para a fauna na floresta e, atualmente, se tornou o grande potencial de exploração econômica pelo suco de açaí da Mata Atlântica (FAVRETO, 2010; GALETTI; ALEIXO, 1998; IPEMA, 2008; REDE JUÇARA, 2011). Além disso, essa árvore tem grande valor paisagístico (LORENZI et al., 2004).

Sabe-se que a *E. edulis* ocorre desde Pernambuco até o Rio Grande do Sul, em toda extensão da Mata Atlântica, na região costeira de encostas íngremes do Brasil. Também pode ser encontrada no interior de São Paulo, Paraná, Goiás, Mato Grosso do Sul, ligadas às matas de galeria, ou mata ciliares, da bacia do Rio Paraná, chegando até a Argentina e Paraguai (HENDERSON et al., 1995; LORENZI et al., 2004). É encontrada desde o nível do mar até altitudes de 1000m (HENDERSON et al., 1995).

Em uma escala espacial regional, Mortara (2000) e Mortara e Valeriano (2000) modelando as áreas favoráveis para ocorrência de *E. edulis*, numa área do Vale do

Paraíba consideraram que o melhor cenário gerado foi o que apresentou as variáveis altitude, distância da drenagem, curvatura de vertentes e orientação das encostas como descritoras do ambiente.

Reis (1995), no seu estudo em Blumenau (SC), observou que a *E.edulis* apresenta o padrão de distribuição aleatório para imaturos e adultos; e agrupado para as plântulas. Verificou uma acentuada aglomeração de plântulas ao redor da planta parental. O autor também verificou que em numa escala mais detalhada, a distribuição e o recrutamento nos primeiros estágios de desenvolvimento dessa espécie estão relacionados com as variações altitudinais (fundo de vale e topo de morros), que apresentam solos rasos e diferentes condições de umidade do solo e de luminosidade. Os indivíduos imaturos mais altos (acima a 15m de altura aproximadamente) se encontram a meia encosta, com solos profundos, condições medianas de umidade e baixa luminosidade. O recrutamento nos estágios mais avançados até adultos não apresentou relação direta com o gradiente altitudinal. Porém, a luminosidade parece influenciar o desenvolvimento dos indivíduos imaturos para plantas adultas reprodutivas. Em Tabarelli e Mantovani (1997), a *E.edulis* foi uma das espécies mais abundantes nas clareiras analisadas, sendo este fato relacionado mais com as tolerâncias ao sombreamento da espécie e localização das clareiras nos fundos dos vales e meio das encostas. A temperatura também um fator determinante para a ocorrência de *E.edulis*, sendo que em regiões onde ocorre geadas com frequência a espécie está ausente (GATTI et al., 2008).

A *E.edulis* tem grande importância para a dinâmica da floresta. Devido, principalmente, pela sua abundância e frequência na floresta, sua ampla distribuição e suas complexas interações com a fauna (REIS, 1995). Essa espécie é considerada espécie-chave na floresta, ou seja, é importante para a sobrevivência para muitas outras espécies (REIS et al., 2000). Sua presença na vegetação arbórea contribui com a sucessão ecológica, na medida em que polinizadores e dispersores de frutos e sementes passam a colonizar a área e assim contribuir com o fluxo gênico de outras espécies (REIS, 1995; REIS et al., 2000).

O entendimento e conhecimento das características ecológicas e fisiológicas da *E. edulis* contribuem para a geração dos modelos de distribuição da espécie mais próximos da realidade, pois essas características estão relacionadas com as limitações de ocorrência da espécie.

## 2.4 MATERIAL E MÉTODOS

A partir de dados pontuais do levantamento de palmeiras em campo realizadas pelo projeto Gradiente Funcional – BIOTA/FAPESP (JOLY; MARTINELLI, 2004, 2006, 2008), foi realizada a análise de autocorrelação espacial desses dados para a verificação da dependência espacial, para a posterior representação da distribuição de *Euterpe edulis* Mart. em superfícies contínuas de densidade, considerando uma porção de Mata Atlântica em Ubatuba. Para elaboração destas superfícies, as relações entre o gradiente altimétrico e a variabilidade espacial da densidade de palmeiras foram exploradas. A Figura 2.9 mostra as principais etapas realizadas neste trabalho.

Inicialmente, foram feitas as compilações dos dados de ocorrência de palmeiras e seus posicionamentos no interior das parcelas e separados os dados de *E. edulis*. Um trabalho de campo foi realizado para conferir as posições geográficas dos dados fornecidos pelo projeto e corrigir possíveis erros. Após o trabalho de campo, os dados de ocorrência de *E. edulis* foram localizados e realizados os cálculos de densidade para as subparcelas de 100m<sup>2</sup> (10x10m) para a verificação de autocorrelação espacial significativa no interior das parcelas. A análise de autocorrelação espacial nos dados de densidade de *E. edulis* no interior das parcelas foi feita a partir do correlograma. Os modelos de distribuição de densidade de *E. edulis* foi feita a partir das análises de regressão clássicas simples e múltipla. Para isso, anteriormente, foi realizado a reamostragem dos dados de densidade de *E. edulis* considerando a parcela de 1ha como unidade amostral, devido a incompatibilidade das informações obtidas a partir das subparcelas com as variáveis preditoras disponíveis para a modelagem da distribuição da palmeira no PESM. Finalmente, foi escolhido o melhor modelo gerado.

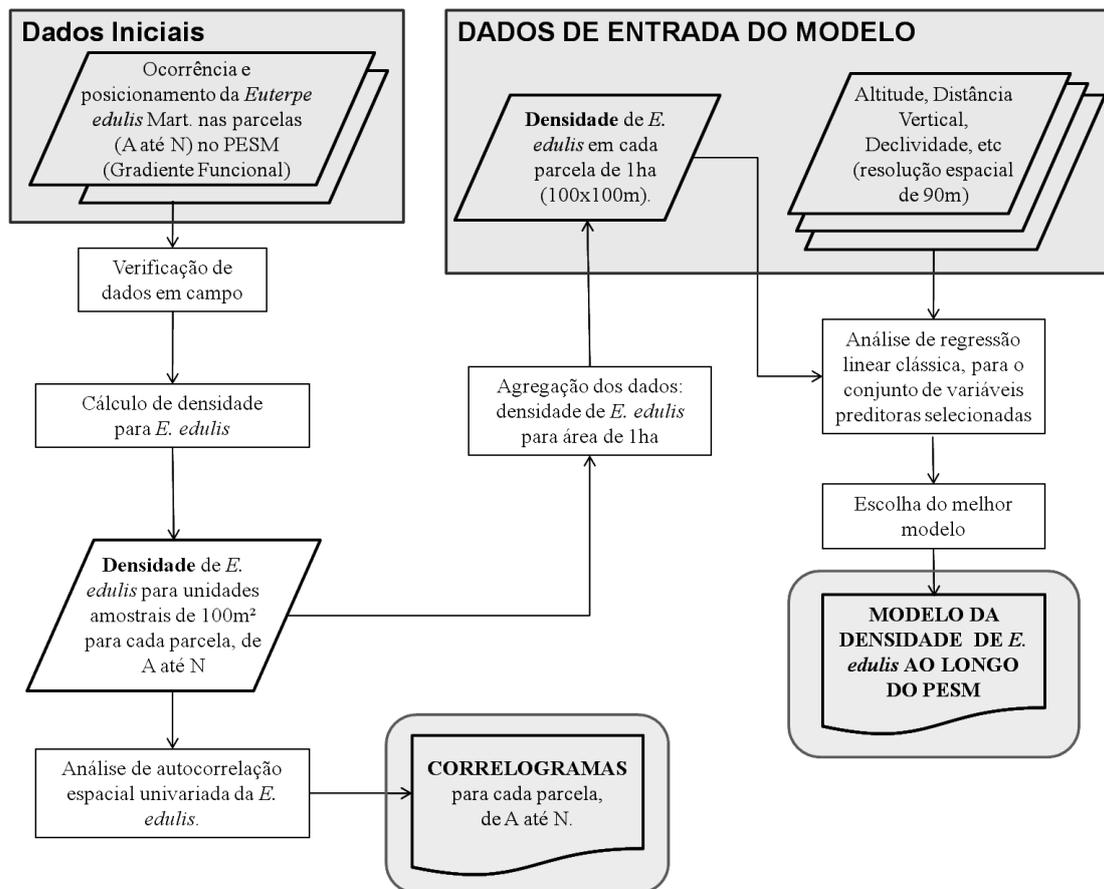


Figura 2.9 – Fluxograma metodológico.

#### 2.4.1 Área de estudo

A coleta dos dados foi realizada em dois núcleos do Parque Estadual Serra do Mar (PESM) (Figura 2.10). Essa unidade de conservação foi criada em 1977 pelo Decreto Estadual nº 10.251 de 30/08/1977 (SÃO PAULO, 1977), com ampliação de sua área a partir da incorporação da fazenda Picinguaba pelo Decreto Estadual nº 13.313 de 6/03/1979 (SÃO PAULO, 1979). Por questões administrativas, o PESM é dividido em núcleos devido a sua extensão e compreende desde a divisa de São Paulo e Rio de Janeiro, chegando ao litoral sul do estado de São Paulo (INSTITUTO FLORESTAL, 2006). No PESM, é possível encontrar todos os tipos de vegetação da região costeira como a floresta ombrófila densa, restinga, campo de altitude, manguezal e várzea (INSTITUTO FLORESTAL, 2006).

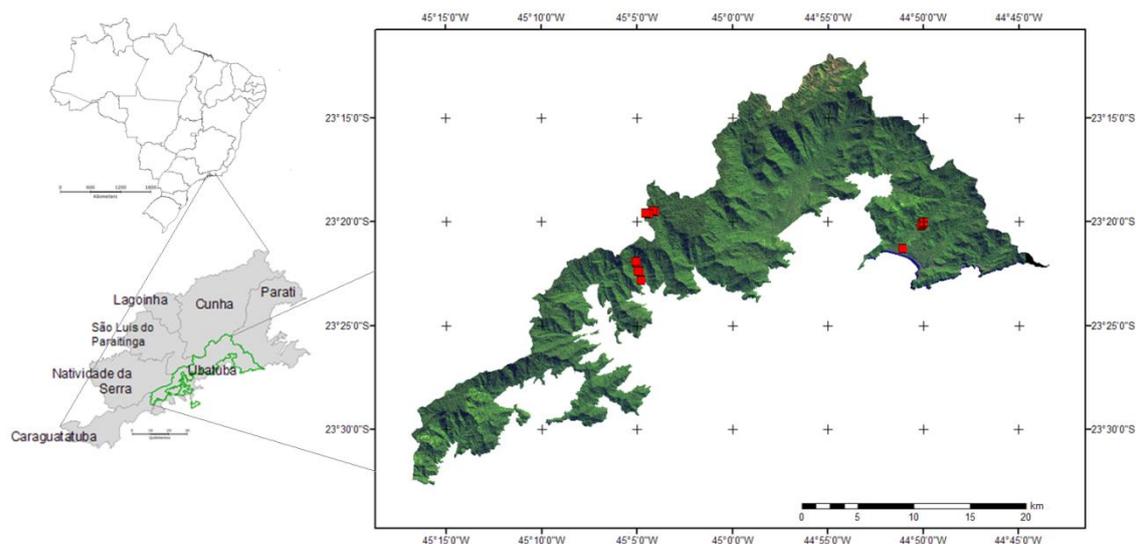


Figura 2.10 – Localização da área de estudo: PESM (núcleos Picinguaba e Santa Virgínia). Quadrados vermelhos: Posição das parcelas do projeto Gradiente Funcional – BIOTA/FAPESP.

Os núcleos Picinguaba e Santa Virgínia localizam-se na região nordeste do estado de São Paulo, entre os municípios de Ubatuba, Caraguatatuba, São Luís do Paraitinga, Natividade da Serra, Lagoinha, Cunha e Parati e fazem parte da subzona Litoral Norte (INSTITUTO FLORESTAL, 2006).

O núcleo Santa Virgínia possui uma área de cerca de 5000 ha e localiza-se entre os municípios de São Luís do Paraitinga, Cunha e Ubatuba, SP. Este núcleo forma a unidade do Planalto Atlântico - Bacia Superior do Paraíba, apresenta clima úmido das costas expostas à massa tropical atlântica segundo Instituto Florestal (2006) e é recoberto predominantemente por Floresta Ombrófila Densa Montana (VELOSO et al., 1991). Já o núcleo Picinguaba, tem toda a sua área (47500 ha) no município de Ubatuba/SP e é a única porção do Parque Estadual Serra do Mar que atinge a orla marítima (SMA, 1996). No núcleo Picinguaba, a pluviosidade anual é de 2000 a 2500mm, não apresentando uma estação seca bem definida (INSTITUTO FLORESTAL, 2006).

As áreas de mangues (Formações Pioneiras com Influência Flúvio-Marinha), dunas (Formações Pioneiras com Influência Marinha), caxetal (Formações Pioneiras com Influência Fluvial), as restingas (Floresta Ombrófila Densas de Terras Baixas) e as diferentes fisionomias de Mata Atlântica compõem a paisagem natural observada na região (SMA, 1996). A localização do parque na região das escarpas facilitou a preservação da área antes da criação da unidade de conservação em 1977 (INSTITUTO FLORESTAL, 2006), devido à dificuldade de acesso ao local. Nos limites fora do parque, encontram-se algumas cidades (Ubatuba, Caraguatatuba, etc), estradas e rodovias, áreas de cultivo agrícola, pastos, etc, isto é, pressões antrópicas que levaram a modificação da paisagem nestas áreas.

Segundo o plano de manejo do PESH (INSTITUTO FLORESTAL, 2006), na região existem 3 domínios geomorfológicos: planaltos, escarpas e planícies litorâneas. As áreas de planalto podem chegar a altitudes maiores de 1200m, e limita-se aos níveis de 800-900m. As áreas de escarpas apresentam vertentes abruptas com direção predominante nordeste-sudeste e margeiam o planalto atlântico. O domínio das planícies litorâneas localiza-se por todo o litoral da área, retirando-se as áreas urbanas.

A Serra do Mar apresenta, de modo geral, solos rasos na região da escarpa sobre granitos nas altas e médias vertentes. No planalto, os solos já são pouco profundos a profundos e mais profundos na planície litorânea com predominância de sedimentos marinhos e fluviais (ROSSI, 1999). Estes, ainda se apresentam ácidos, pobres em nutrientes, com elevados teores de alumínio e matéria orgânica e baixa fertilidade (LACERDA, 2001).

#### **2.4.2 Ocorrências de palmeiras**

Os dados de ocorrência de palmeiras utilizados neste capítulo foram levantados pelo projeto Gradiente Funcional (BIOTA/FAPESP) (JOLY; MARTINELLI, 2004, 2006, 2008) entre os anos de 2005 a 2010.

Como explicado por Joly e Martinelli (2006), para este projeto foram implantados 14 parcelas permanentes de 1ha (100x100m) em diferentes regiões do Parque Estadual

Serra do Mar, nos núcleos Picinguaba e Santa Virgínia (Figura 2.10, detalhes Tabela 2.2).

Tabela 2.2 – Descrição das parcelas permanentes utilizadas pelo projeto Gradiente Funcional (BIOTA/FAPESP).

<b>PARCELA</b>	<b>Características</b>
<b>A</b>	Representa a Floresta de Restinga. Localizada na praia da Fazenda, próxima à base do núcleo Picinguaba. Cota: 10m de altitude.
<b>B, C, D e E</b>	Representam a Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas. Localizadas próximas ao rio da Fazenda Picinguaba e da trilha do Corisco. Cotas: entre 40 a 80m de altitude.
<b>F</b>	Representa a Floresta Ombrófila Densa das Terras Baixas. Localizada na Fazenda Capricórnio. Cotas: aproximadamente 90m de altitude.
<b>G, H, I e J</b>	Representam a Floresta Ombrófila Submontana. Localizadas na Fazenda Capricórnio. Cotas: entre 180 a 390m de altitude.
<b>K, L, M e N</b>	Representam a Floresta Ombrófila Densa Montana. Localizadas no núcleo Santa Virgínia. Cotas: entre 900 a 1000m de altitude.

Essas parcelas foram alocadas baseadas na caracterização dos diferentes gradientes de fitofisionomia da Mata Atlântica definidos por Veloso et al. (1991). Contudo, Joly e Martinelli (2006), a partir das visitas em campo, propuseram uma redefinição das fitofisionomias encontradas na Mata Atlântica do litoral norte e seus limites (Tabela 2.3). Para o projeto eles seguiram essas novas definições.

Tabela 2.3 – Classificação das fisionomias da Floresta Ombrófila Densa Atlântica para o litoral norte de São Paulo proposto por Joly e Martinelli (2006), baseado em Veloso et al. (1991). Esta nova classificação foi adotado pelo projeto Gradiente Funcional (BIOTA/FAPESP).

<b>Fito-fisionomia</b>	<b>Descrição</b>
Floresta de Restinga	Uma variação da Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas de Veloso (1991). Esta formação ocorre sobre os cordões arenosos do litoral, entre as altitudes 0-50m.
Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas (FODTB)	Formação florestal que recobre o sopé da Serra do Mar. De 50-100m de altitude.
Floresta Ombrófila Densa Submontana (FODS)	Formação florestal que recobre áreas de 100-500m de altitude.
Floresta Ombrófila Densa Montana (FODM)	Segue descrição de Veloso et al. (1991). Formação florestal entre as altitudes de 500 a 1200m.
Floresta Ombrófila Densa Alto-montana	Esta formação não foi levantada pelo projeto Gradiente Funcional (BIOTA/FAPESP)

Para o levantamento florístico, cada parcela de 1ha, foi dividida em 100 subparcelas de 10x10m (100m<sup>2</sup>), como pode ser observado os detalhes na Figura 2.11. Foi realizado o censo da comunidade de planta, segundo descrito por Alves et al. (2010). Foram levantados todos os indivíduos arbóreos com DAP (diâmetro na altura do peito, ±1,30m) acima de 4,8cm. Cada indivíduo foi identificado através de placa numerada fazendo-se as medidas de altura, diâmetro do tronco, diâmetro da copa e posicionamento relativo no interior da parcela.

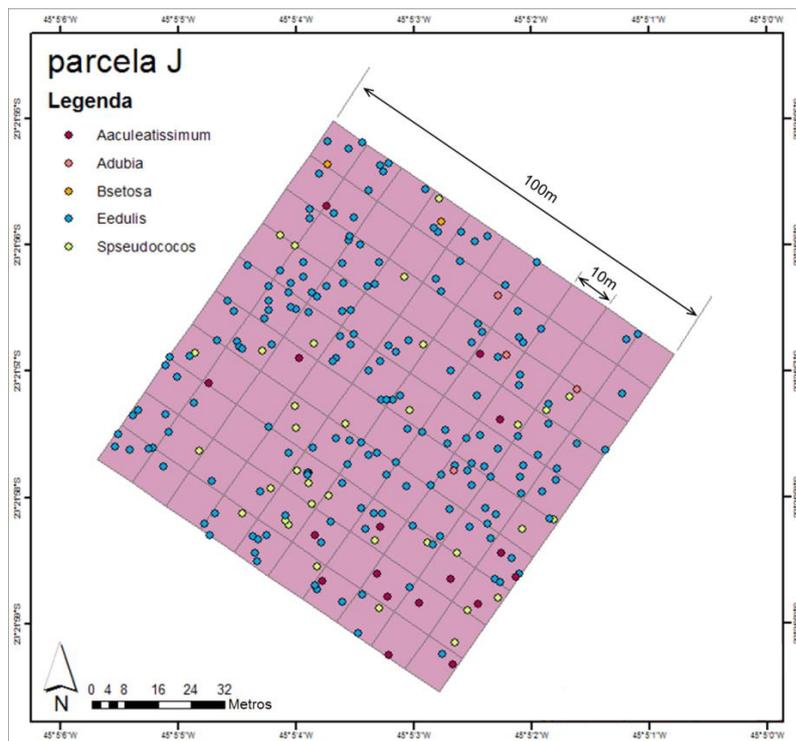


Figura 2.11 – Detalhe de uma parcela de 1ha, com suas sub-divisões e comunidade de palmeira posicionada no seu interior. Neste exemplo: parcela J.

A partir do censo da comunidade foram separadas as ocorrências de indivíduos da família Arecaceae (palmeiras). Seguindo as especificações do censo, foram levantadas somente 5 espécies de palmeiras arbóreas (Tabela 2.4): *Euterpe edulis* Mart., *Bactris setosa* Mart., *Astrocaryum aculeatissimum* (Schott) Burret, *Syagrus pseudococos* (Raddi) Glassman e *Attalea dubia* (Mart.) Burret.

Pode-se observar na Tabela 2.4 que a *E. edulis* e *S. pseudococos* foram as duas espécies mais abundantes no levantamento realizado pelo projeto Gradiente Funcional. A *E. edulis* foi a única espécie presente em todas as parcelas instaladas pelo projeto e também foi a única levantada nas parcelas K, L, M e N, localizadas nas maiores altitudes de cerca de 1000m. A *B. setosa* e *A. dubia* foram as espécies que apresentaram as menores frequências e abundâncias. Na parcela F é observada grande diferença na abundância das palmeiras, esse fato se deve principalmente ao seu estado de conservação alterado devido a extrações e pressões antrópicas que ocorreram na área. A parcela A é uma parcela que se encontra na restinga e por este motivo se apresenta mais seca em relação às outras parcelas.

Tabela 2.4 – Número de indivíduos das espécies de palmeiras em cada parcela de 1ha, de A a N.

Parcela (1ha)	<i>Euterpe edulis</i>	<i>Bactris setosa</i>	<i>Astrocaryum aculeatissimum</i>	<i>Syagrus pseudococos</i>	<i>Attalea dubia</i>	Total
A	178	1	4	-	-	183
B	129	-	6	15	-	150
C	129	-	7	19	-	155
D	220	-	16	28	-	264
E	154	-	7	33	-	194
F	24	-	-	4	-	28
G	122	-	10	52	-	184
H	163	-	8	50	-	221
I	142	2	59	100	5	308
J	192	2	17	36	4	251
K	574	-	-	-	-	574
L	453	-	-	-	-	453
M	435	-	-	-	-	435
N	327	-	-	-	-	327
Total	3242	5	134	337	9	3727

A nomenclatura das parcelas e subparcelas foram seguidas seguindo o projeto Gradiente Funcional. As parcelas de 1ha foram nomeadas de A a N (Figura 2.12).

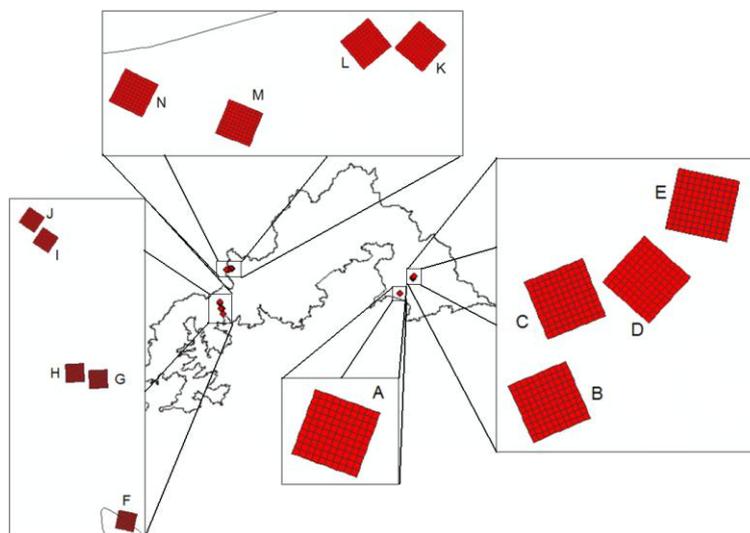


Figura 2.12 – Posicionamento das parcelas de A a N levantadas pelo projeto Gradiente Funcional na área do PESM.

As subparcelas foram identificadas de 1-100, com uma ordem específica para cada parcela (Figura 2.13).

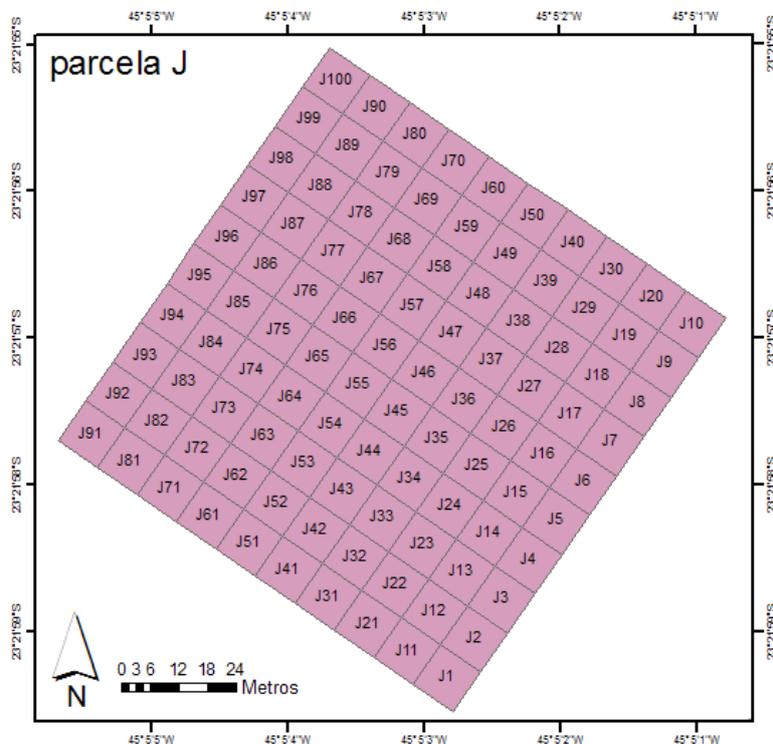


Figura 2.13 - Identificação das subparcelas na parcela J, subparcelas numeradas de 1 a 100.

Os posicionamentos geográficos dos indivíduos de palmeiras no campo foram obtidos a partir de medidas de distância em relação a uma referência interna da parcela. O posicionamento relativo de cada indivíduo foi transformado para coordenadas geográficas a partir do georreferenciamento da parcela obtidos na instalação das parcelas.

Após a importação dos dados fornecidos pelo projeto para um banco de dados no SIG (Sistema de Informação Geográfica), foi realizado um trabalho de campo para conferência e possíveis correções dessas localizações das parcelas e dos indivíduos no banco. Neste trabalho de campo foram levantadas as coordenadas geográficas das estacas que marcavam os vértices das parcelas e alguns indivíduos marcados pelo

projeto com GPS (*Global Positioning System* ou Sistema de Posicionamento Global). Esses dados foram utilizados para a correção dos possíveis erros fornecidos pelo projeto e foi feito pela minimização do erro quadrático do posicionamento de todos os pontos coletados no trabalho de campo.

### 2.4.3 Densidade de palmeiras

A densidade das espécies de palmeiras é o número de indivíduos de espécies (abundância da espécie) dividido pela unidade de superfície (área) analisada.

A partir da ocorrência de palmeiras foram contados os números de indivíduos de cada espécie (abundância da espécie) em cada unidade amostral, obtendo-se, desta maneira, a densidade das espécies de palmeiras para a área de cada unidade amostral. Em geral, a densidade é expressa em indivíduos/m<sup>2</sup> ou indivíduos/ha.

Para a análise de autocorrelação espacial univariada, os cálculos da densidade foram feitos considerando-se as subparcelas (10x10m) como unidades amostrais. Para cada parcela de 1ha, foram obtidas 100 unidades amostrais com valores de densidade para cada espécie de palmeira (Figura 2.14).

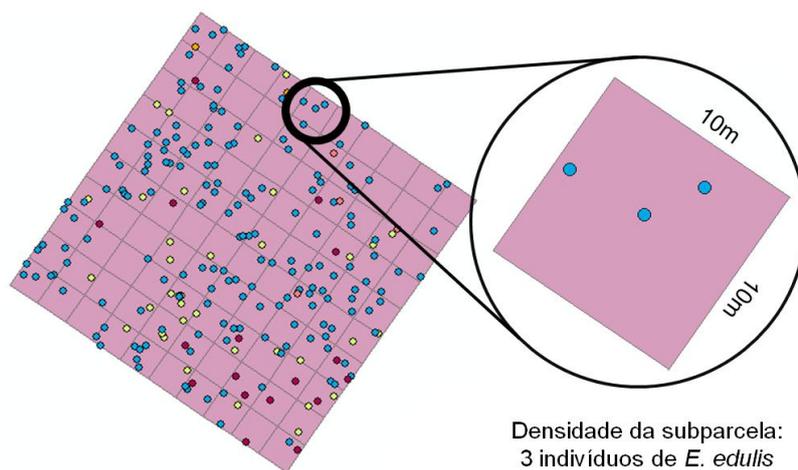


Figura 2.14 – Esquema para definição das unidades amostrais para os cálculos de densidade de palmeiras para as análises de autocorrelação espacial.

#### 2.4.4 Análise de autocorrelação espacial univariada

Esta análise de autocorrelação espacial tem como objetivo detectar o grau de associação espacial existente entre as unidades amostrais em um conjunto de dados. A autocorrelação espacial é uma componente da dependência espacial dos dados e sua presença fere o pressuposto de independência das amostras exigidas pelas análises estatísticas clássicas.

A análise de autocorrelação univariada foi feita pelo método de correlograma espacial (FORTIN; DALE, 2005, SOKAL; ODEN, 1978a,b). Para esta análise, utilizou-se a densidade de *Euterpe edulis* Mart. nas subparcelas com 100m<sup>2</sup> (10x10m) para verificar a significância da autocorrelação internamente a parcela. Deste modo, foi certificada a presença ou ausência de dependência espacial entre as parcelas do projeto Gradiente Funcional (BIOTA/FAPESP).

Para a análise e construção do gráfico de correlograma, considerou-se o índice de Moran (I) como indicador de autocorrelação espacial (eixo y - ordenadas). O correlograma pode ser gerado considerando as ordens de vizinhança (*lag*) entre as unidades amostrais ou as distâncias entre as unidades. Neste trabalho, optou-se pelas distâncias entre as unidades amostrais, que neste caso corresponderam às distâncias entre os centroides das subparcelas. Como sugerido por Bivand (2008), utilizou-se a análise de correlograma do pacote *pgirmess* (GIRAUDOUX, 2011) do software R (R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2011).

A simulação de Monte-Carlo foi utilizada para a análise de significância da estrutura espacial da densidade da *E. edulis* através de permutações aleatórias dos dados observados que criam a distribuição de probabilidade que servirá de base para a avaliação do dado medido (LEGENDRE; LEGENDRE, 1998; SOKAL; ODEN, 1978a). A precisão desta distribuição de probabilidade de referência é dependente do número simulações (FORTIN; DALE, 2005). Fortin e Dale (2005) e Legendre e Legendre (1998) sugerem cerca de 10000 simulações para gerar a distribuição de probabilidade de referência (distribuição aleatória).

Para cada parcela de um 1ha, foi gerado uma análise de correlograma de forma independente, considerando-se que a distância entre as parcelas é suficientemente grande para garantir a independência espacial. Para as análises e geração dos gráficos de correlograma, além do pacote *pgirmess* do software *R*, também se utilizou o pacote *spdep* (BIVAND et al., 2011).

Caso se tenha a comprovação da ausência da dependência espacial através da análise de autocorrelação espacial, o modelo de regressão linear clássico pode ser utilizado. Caso contrário, modelos de regressão que incluem a essa componente espacial, a autocorrelação espacial, devem ser considerados.

#### **2.4.4.1 Matriz de vizinhança**

A matriz de proximidade, ou vizinhança, necessária para a aplicação da análise espacial, fornece as relações entre as unidades amostrais (subparcelas) analisadas.

Neste capítulo, a matriz de vizinhança utilizada foi gerada pela própria análise de correlograma no pacote *pgirmess*. GIRAUDOX (2011) programou junto à análise de correlograma desenvolvida no *spdep* (BIVAND et al., 2011) a função “*dnearneigh*”, que gera a matriz de vizinhança. Esta função identifica a vizinhança entre os pontos (centroides das unidades amostrais) a partir das distâncias Euclidianas entre as unidades amostrais definidas por um círculo com limites inferiores e superiores. O número de classes de distâncias é definido segundo o método de Sturges, que considera o número total de unidades amostrais, as distâncias e a configuração entre seus centroides (GIRAUDOUX, 2011).

#### **2.4.5 Modelos de distribuição de densidade de *Euterpe edulis* Mart. ao longo do PESM**

A modelagem de distribuição da densidade de *E. edulis* ao longo do gradiente altitudinal do PESM foi realizada a partir da análise de regressão linear clássica (NETER et al., 1996), utilizando os dados de ocorrência da espécie levantadas pelo

projeto Gradiente Funcional (BIOTA/FAPESP) e variáveis ambientais provenientes do Sensoriamento Remoto.

#### **2.4.5.1 Dados de entrada do modelo**

##### **2.4.5.1.1 Densidade de *Euterpe edulis* Mart.**

Para a geração dos modelos, a densidade de *E. edulis* foi calculada considerando a parcela de 1 ha como unidade de área. Para isto, os dados de ocorrência da *E. edulis* foram agrupados para a área de 1ha, isto é, a área das parcelas. Neste caso, a contagem do número de indivíduos de *E. edulis* foi feita para a área da parcela de 100x100m (1ha) e não mais para as subparcelas de 10x10m (100m<sup>2</sup>), contabilizando-se 14 pontos de densidade para entrada do modelo.

Essa reamostragem foi necessária para a adequação dos dados de densidade de *E. edulis* com as resoluções espaciais dos dados ambientais disponíveis para a área do PESM, dados *raster* ou grades de resolução espacial de aproximadamente 90m.

Com relação às variáveis ambientais preditoras adequadas à resolução espacial das subparcelas, a única disponível era a altitude, que foi medida pelo projeto Gradiente Funcional. Deste modo, a utilização das subparcelas como unidade amostral não permitiria o teste das outras variáveis ambientais preditoras importantes para a distribuição da *E. edulis*. Além disso, a falta dos dados de altitude com detalhamento compatível com a escala da subparcela ao longo do PESM não permitiria a estimação da densidade para a área do parque.

##### **2.4.5.1.2 Dados ambientais**

Mortara (2000) e Mortara e Valeriano (2000), através da modelagem de áreas favoráveis para a ocorrência da *E. edulis*, definiram que dentre as variáveis ambientais utilizadas as que geraram os melhores cenários foram: altitude com maior grau de importância, seguida da distância à drenagem, curvatura e orientação da vertente. Estas variáveis estão relacionadas, principalmente, às condições hídricas do solo e de iluminação da floresta e ajudam a descrever as condições exigidas pela *E. edulis* para

seu estabelecimento, desenvolvimento, sobrevivência e permanência nas florestas (BASTOS NETO; FISCH, 2007; MARCOS; MATOS, 2003; REIS, 1995; TABARELLI; MANTOVANI, 1997).

Para este trabalho, a estrutura do habitat foi caracterizada através das seguintes variáveis: altitude, declividade, orientação de vertente, curvatura vertical, curvatura horizontal, distâncias horizontal e vertical à drenagem.

Todas as variáveis ambientais predictoras utilizadas neste trabalho foram obtidos partir do Modelo Digital de Elevação (DEM – *Digital Elevation Model*) do projeto SRTM (*Shuttle Radar Topographic Mission*)<sup>1</sup>. Essa missão foi realizada em fevereiro de 2000 a partir da cooperação entre a NASA (*National Aeronautics and Space Administration*), a NGA (*National Geospatial-Intelligence Agency*) e as agências espaciais da Alemanha e Itália. O DEM-SRTM é disponibilizado no formato de grade regular, projeção LatLong, datum WGS84 e resolução espacial de 3 segundos de arco (cerca de 90m no Equador). Todo o processamento foi realizado no software ENVI 4.7.

A declividade é definida como o ângulo de inclinação da superfície do terreno em relação a horizontal e tem estreita relação com os processos de transporte gravitacional como escoamento de água, erosão e deslizamento de terra (VALERIANO, 2008). Neste trabalho optou-se por expressar seus valores em porcentagem.

A orientação de encosta (ou vertente) é definida como o ângulo azimutal correspondente à maior inclinação do terreno, no sentido descendente, isto é, caracteriza a direção de exposição do terreno. Também chamada de exposição, direção, ou aspecto, essa variável é expressa em graus, de 0° a 360°. A orientação de encosta e a declividade, juntas descrevem a geometria de exposição da superfície do terreno em representações sob esquema de relevo sombreado, ou seja, essas duas variáveis tem uma relação de analogia e complementaridade para a descrição tridimensional do terreno. Em terrenos inclinados (acidentados), a orientação de encosta gera um sombreamento que sugere

---

<sup>1</sup><http://www2.jpl.nasa.gov/srtm/>

estruturas coerentes com o relevo, com realce de canais de drenagem e divisores de água (VALERIANO, 2008).

Variáveis circulares, como a orientação da encosta, requerem um tratamento especial quando consideradas em modelos de regressão linear. Em geral, estas variáveis são linearizadas através da decomposição do ângulo em duas direções ortogonais (eixos Norte-Sul e Leste-Oeste), através do uso das funções seno e cosseno. Neste trabalho, baseando-se nos valores estimados para as parcelas analisadas, considerou-se apenas o cosseno do ângulo azimutal da orientação de vertente.

As curvaturas vertical e horizontal são expressas em graus/metros e estão relacionadas com processos de migração e acúmulo de matéria (principalmente água) na superfície pela gravidade. A curvatura vertical expressa o caráter convexo ou côncavo do terreno, quando este é analisado em perfil e pode apresentar valores positivos e negativos, dependendo da condição (côncavo ou convexo) do terreno. A curvatura horizontal é o formato da encosta quando observada em projeção horizontal, ou seja, essa variável expressa o caráter divergente ou convergente das linhas de fluxo (perpendiculares às curvas de nível). Essa variável, curvatura horizontal, pode apresentar valores negativos (convergência) e positivos (divergência) (VALERIANO, 2008).

A distância horizontal e vertical são duas variáveis que estão relacionadas à disponibilidade de água no solo e proximidade com o lençol freático. A distância vertical foi obtida a partir do HAND (*Height Above the Nearest Drainage* ou distância vertical à drenagem mais próxima), algoritmo desenvolvido por Rennó et al. (2008), cujo produto descreve o desnível de cada ponto referente à drenagem mais próxima. Também nesse caso, foi utilizado o DEM-SRTM e foi processado segundo metodologia definida por Rennó et al. (2008), neste caso, utilizou-se as direções de fluxo unidirecional para identificar as conexões existentes entre cada ponto de grade e um ponto de drenagem previamente definido. Nesse processamento, a drenagem, utilizada como referência para o cálculo da distância vertical-HAND, foi extraída automaticamente, considerando a área de contribuição mínima de 200 pixels, que representa cerca de 1,7 ha. Este valor foi definido após testes preliminares baseando-se

em cartas topográficas disponíveis. A partir desses dados foi possível calcular a distância horizontal à drenagem mais próxima de cada ponto. O algoritmo para o cálculo da distância vertical-HAND e distância horizontal à drenagem foi implementado na linguagem IDL e utiliza funções do software ENVI 4.7. Esta implementação encontra-se disponível em <http://www.dpi.inpe.br/~camilo/hand>.

Como descrito anteriormente, originalmente, o HAND baseia-se na direção de fluxo unidirecional que descreve o caminho preferencial da água no terreno. Esta direção é essencial para determinar qual é o ponto exato da drenagem a qual um ponto qualquer da grade está hidrologicamente conectado. Testes preliminares indicaram que, em relevos bastante movimentados, como é o caso do PESM, a representação dos fluxos pode ser muito melhorado quando adotado a abordagem multidirecional. Assim, neste trabalho, avaliou-se também uma variante distância vertical-HAND (DistVert\_uni), denominado “Distância Vertical-HAND multidirecional” (DistVert\_multi), que utiliza a direção de fluxo multidirecional para determinação da conexão hidrológica entre os pontos da grade e a rede de drenagem.

Portanto, neste trabalho foram utilizadas as duas variantes de distância vertical geradas pelo algoritmo HAND: o HAND unidirecional (DistVert\_uni) que considera o fluxo unidirecional e o HAND multidirecional (DistVert\_multi) com o fluxo multidirecional.

Como dito anteriormente, todas as variáveis preditoras foram geradas a partir do dado SRTM e representadas em grades regulares, conservando-se a mesma resolução espacial e projeção do dado original.

A resolução espacial dos dados do SRTM (cerca de 90 x 90m) e a falta de variáveis ambientais preditoras com resolução espacial mais detalhada do que a do SRTM inviabilizou a análise da relação entre a densidade e as variáveis ambientais em nível de subparcelas (10 x 10m). Assim, procedeu-se à análise dessa relação utilizando-se a parcela (100 x 100m) como unidade amostral.

Para cada parcela, os valores das variáveis ambientais preditoras foram estimados considerando-se o centroide da parcela como o ponto representativo da mesma e os

pixels vizinhos a este centróide. Dependendo da variável estimada, utilizou-se o interpolador vizinho mais próximo ou bilinear (Tabela 2.5):

Tabela 2.5 – Interpoladores utilizados nas estimativas das variáveis ambientais preditoras.

<b>Variável ambiental preditora</b>	<b>Interpolação</b>
Altitude	Bilinear
Declividade	Vizinho mais próximo
Orientação de encosta	Vizinho mais próximo
Curvatura vertical	Bilinear
Curvatura horizontal	Bilinear
Distância horizontal à drenagem mais próxima	Bilinear
Distância vertical à drenagem mais próxima – HAND unidirecional	Bilinear
Distância vertical à drenagem mais próxima – HAND multidirecional	Bilinear

#### **2.4.5.2 – Modelagem de distribuição de densidade de *Euterpe edulis* Mart.**

De posse dos valores, de densidade e das variáveis preditoras, estimados para cada parcela (1ha), procedeu-se à análise de regressão linear a fim de obter um modelo que permita a estimação da densidade de *E. edulis* a partir das variáveis preditoras.

O modelo de regressão linear clássico foi utilizado, buscando-se identificar quais as variáveis ambientais são mais importantes através de testes de significância dos coeficientes da regressão. Análises de adequabilidade do modelo também foram realizadas, assim como uma avaliação dos erros de estimativa.

## 2.5 RESULTADOS E DISCUSSÃO

### 2.5.1 Autocorrelação espacial univariada

Na análise de correlograma é necessário definir intervalos de classes de distância para os cálculos dos índices de Moran. Neste trabalho foram determinadas 14 classes de distância para o cálculo do índice de Moran, sendo que a primeira classe apresentou, por coincidência, intervalo de 0 a 14 m. As outras classes de distância apresentam acréscimos de aproximadamente 8 m ou 8,5 m, em relação à classe anterior (Tabela 2.6). Esses valores, número e intervalo de classes de distância, foram determinados automaticamente pela análise de correlograma utilizado, no caso, a função correlograma do pacote *pgirmess* do programa *R*. Os pares de unidades amostrais (subparcelas) distantes até 14 m foram considerados para a construção da matriz de vizinhança de 1ª classe de distância.

Tabela 2.6 – Intervalos das classes de distância determinados para as análises de correlogramas para todas as parcelas de A a N.

<b>Classe de distância</b>	<b>Intervalo (m)</b>
<b>1</b>	0-14
<b>2</b>	14-22,5
<b>3</b>	22,5-31
<b>4</b>	31-39,5
<b>5</b>	39,5-48
<b>6</b>	48-56
<b>7</b>	56-64,5
<b>8</b>	64,5-73
<b>9</b>	73 -81
<b>10</b>	81-89,5
<b>11</b>	89,5-98
<b>12</b>	98-106,5
<b>13</b>	106,5-115
<b>14</b>	115-123

A Figura 2.15, apresenta a frequência de unidades amostrais para cada classe de distância. Legendre e Fortin (1989), explicam que, em geral, ao se construir correlogramas com classes de distância iguais ocorre variação no número de unidades amostrais por classe, e as últimas classes apresentam um número muito pequeno de unidades amostrais. Esse número pequeno de pares de unidades amostrais faz com que os valores de índice de Moran e teste de significância não expressem as relações de dependências reais (LEGENDRE; LEGENDRE, 1998). Assim, as classes com distâncias maiores, não foram consideradas quando analisados os correlogramas por apresentarem baixo número de pares de unidades amostrais.

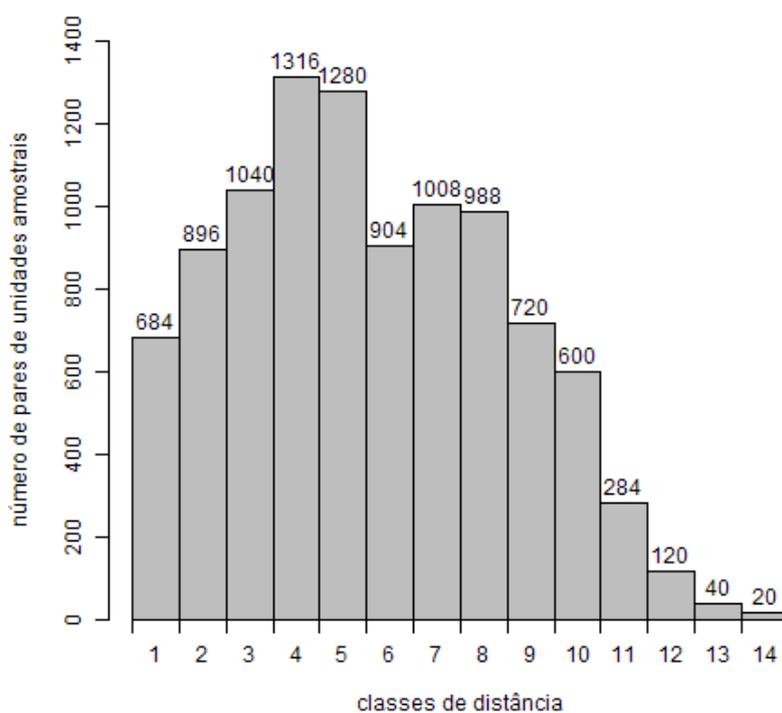


Figura 2.15 – Número de pares de unidades amostrais analisados para cada classe de distância formada para análise de correlograma de cada parcela. Todas as parcelas apresentaram a mesma configuração.

A parcela A apresentou autocorrelação espacial positiva para as duas primeiras classes de distância (Figura 2.16), pois os valores de índices de Moran para estas classes foram positivos e significativos a 5%. Ou seja, até a distância de 22,56m as subparcelas não podem ser consideradas independentes nesta parcela. Apesar de na 6ª classe de distância

o índice de Moran tornar-se novamente significativo ( $\alpha=5\%$ ), não se considera como autocorrelação espacial significativa real, pois se comparados com os valores em torno existe a tendência da diminuição dos valores de Moran para zero e até chegar a valores negativos (FORTIN; DALE, 2005).

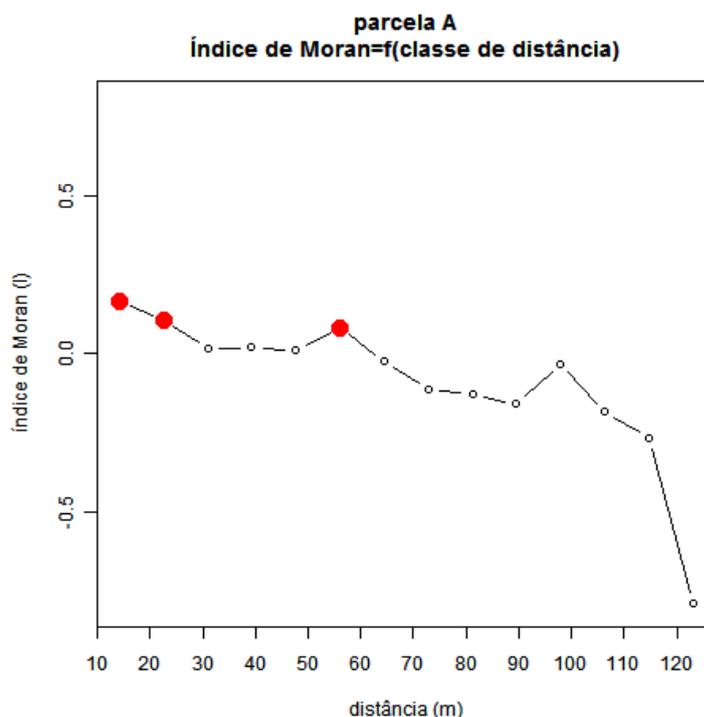


Figura 2.16 – Gráfico de correlograma para a parcela A. (●) Valores de índice de Moran (I) estatisticamente significativos para a densidade de *E.edulis*. (○) I não significativos. Nível de significância considerado ( $\alpha$ ) = 5%.

Assim como na parcela A, a análise de correlograma de cada parcela, de A a N (Figura 2.17), existe a presença da autocorrelação espacial na 1ª classe de distância, isto é, há autocorrelação espacial significativo quando analisados os vizinhos imediatos, no caso, as subparcelas (mais detalhes na Tabela A.1 do apêndice A). Ferraz (2004) também encontrou esse mesmo comportamento para a palmeira *Lytocaryum hoehnei* (Burret) Toledo em um levantamento realizado em Cotia a partir de diferentes parcelas. Neste caso, a densidade de *L. hoehnei* gerou correlogramas que indicaram presença de autocorrelação espacial positiva e significativa para vizinhança de 1ª ordem e para as outras ordens de vizinhança os valores foram diminuindo.

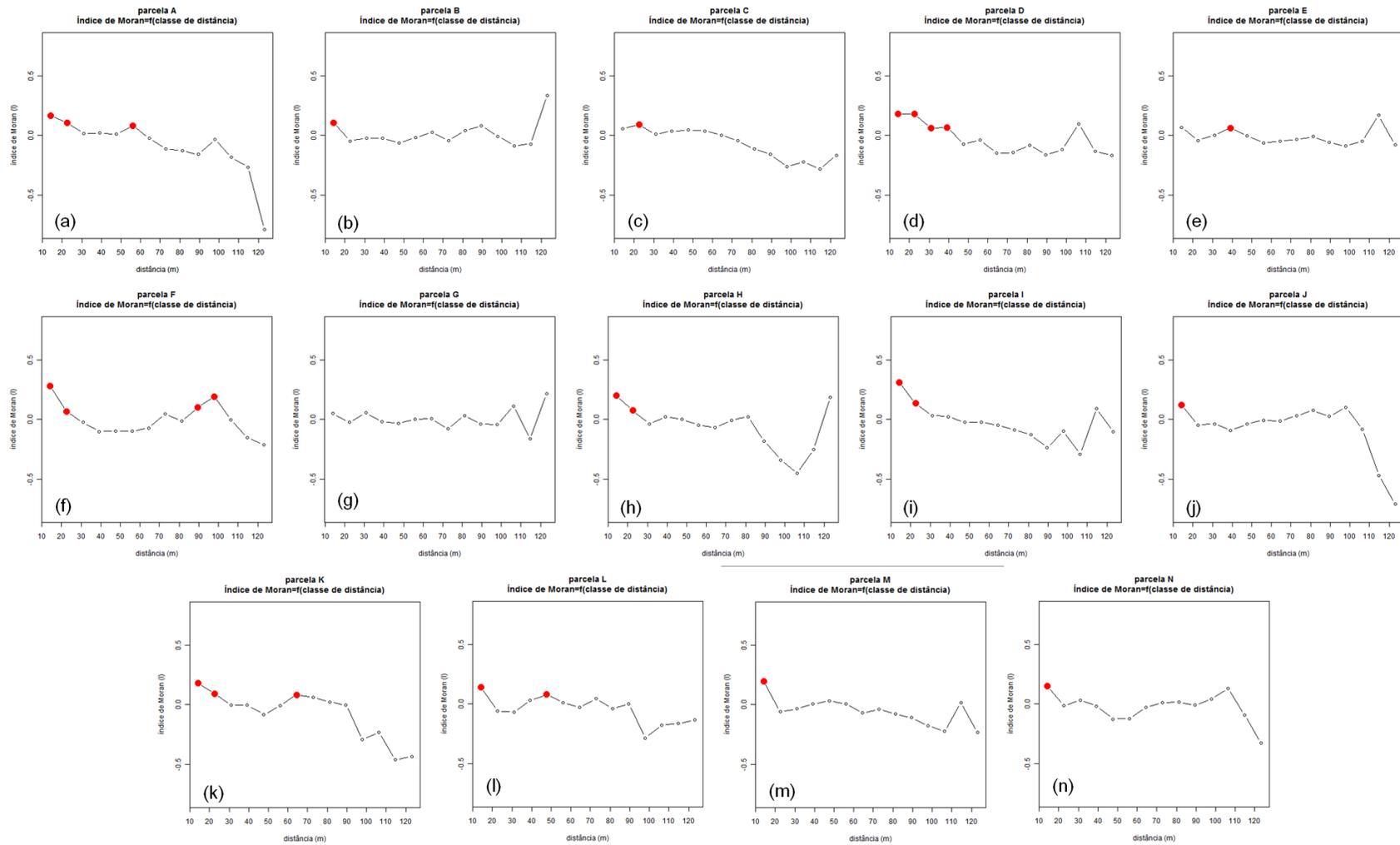


Figura 2.17 - Gráfico de correlograma para as parcelas de (a) A a (n) N. (●) Valores de índice de Moran (I) estatisticamente significativos para a densidade de *E. edulis*. (○) I não significativos. Nível de significância considerado ( $\alpha$ ) = 5%.

Como pode ser observado na Figura 2.17, os valores do índice de Moran (I) foram baixos, mas significativos ( $\alpha=5\%$ ), com exceção das parcelas C, E e G que não apresentam a autocorrelação espacial. Para a 2ª classe de distância, somente alguns valores do índice de Moran se apresentaram significativos. Mais detalhes a respeito dos valores de índice de Moran e suas significâncias ver a Tabela A.1 no apêndice A.

De modo geral, os valores dessa 2ª classe foram menores que os da 1ª classe de distância. Segundo Sokal e Oden (1978a, b) e Legendre e Fortin (1989), essa diminuição dos valores de índice de Moran com o aumento da distância é esperado para dados biológicos. Para Sokal e Oden (1978a, b), a autocorrelação espacial para curtas distâncias está relacionada a fenômenos como migração, relação entre a variável analisada e alguma variável ambiental ou heterogeneidade local (isto é, a existência de mosaicos ambientais menores que as distâncias definidas para o correlograma), ou ainda a processos históricos.

Nas parcelas C e E observa-se a existência de pontos vermelhos nos correlogramas (Figura 2.17c e Figura 2.17e, respectivamente) que indicam valores positivos e significativos ( $\alpha=5\%$ ) para os índices de Moran na 2ª e 4ª classe de distância, respectivamente. Contudo, apesar dessas parcelas apresentarem autocorrelação espacial nestas ordens de vizinhança, a forma do correlograma em que os índices de Moran apresentam valores próximos a 0 (zero) e em sua maioria não significativos, indicam ausência de dependência espacial (FORTIN; DALE 2005).

Na parcela G (Figura 2.17g), os índices de Moran para todas as classes de distância não se apresentaram significativos. Portanto, a variação espacial da densidade de *E. edulis* no interior dessa parcela poderia ser devido à efeitos aleatórios ou relacionados somente aos processos exógenos do ambiente (variáveis abióticas), pois a autocorrelação espacial não é significante entre as unidades amostrais. Contudo, de acordo com Fortin e Dale (2005) e Legendre e Legendre (1998), a forma do correlograma da parcela G (Figura 2.17g) é referente ao padrão aleatório da distribuição de densidade de *E. edulis*.

A presença de autocorrelação espacial significativa para as primeiras classes de distância na maioria das parcelas estudadas neste trabalho pode ser resultado de

processos de competição inter e intraespecífico, como observado por Barot e Gignoux (2003) para a palmeira *Borassus aethiopum* Mart.. Barot e Gignoux (2003) observaram que a palmeira *B. aethiopum* em estágios juvenis sofre intensa competição quando os seus vizinhos também são indivíduos da mesma espécie e no mesmo estágio de vida. A *E. edulis* provavelmente apresenta esse mesmo comportamento. Reis et al. (2000) apresentaram uma pirâmide demográfica de uma população de *E. edulis* com uma base larga para estágios iniciais de desenvolvimento (em torno de 13000 plântulas/ha) e no topo a sobrevivência de poucos indivíduos reprodutivos (cerca de 61-63 indivíduos/ha). A forma dessa pirâmide demográfica de *E. edulis* sugere que no processo de desenvolvimento da população pode existir competição intra-específica citado por Barot e Gignoux (2003) e que reduz drasticamente o número de indivíduos que chegam na fase adulta. Além disso, durante o processo de desenvolvimento da *E. edulis*, também ocorre seleção dos indivíduos pela condições de luminosidade e umidade do solo, principalmente (REIS, 1995; TABARELLI; MANTOVANI, 1997).

A autocorrelação espacial significativa para as primeiras classes de distância, indica que as unidades amostrais próximas possuem condições ecológicas (ambientais e bióticas) semelhantes para o estabelecimento dos indivíduos de *E. edulis*. Para Matos et al. (1999) ocorre uma agregação e aumento da abundância de *E. edulis* devido as condições hídricas do solo. A distribuição espacial das espécies também pode ser influenciada pela dispersão dos frutos por aves e mamíferos de médio a grandes portes, principalmente (REIS et al., 2000). Matos e Watkinson (1998) verificaram que muitos frutos são consumidos e dispersados por diferentes aves, e ao mesmo tempo há uma forte agregação próxima à planta reprodutiva. Apesar do estabelecimento das plântulas de *E. edulis* diminuir com o aumento da densidade (BAROT; GIGNOUX, 2003; MATOS; WATCHKINSON, 1998; REIS et al., 2000), ocorre um aumento da sua sobrevivência nos estágios posteriores com a aproximação, em até 4m, de uma planta reprodutiva (MATOS; WATCHKINSON, 1998). Esses processos ajudam a compreender a presença da autocorrelação na maioria das parcelas. Na ausência destas interações, o padrão aleatório, observado nas parcelas C, E e G, pode também ocorrer, como observado por Lima et al. (2009) em um fragmento de Mata Atlântica de Santa Catarina.

Em uma análise geral dos dados, considerando todos os correlogramas e processos que influenciaram a distribuição de *E. edulis*, pode-se considerar a presença de autocorrelação espacial entre as subparcelas para a 1ª classe de distância, que neste trabalho coincide com a 1ª ordem de vizinhança. Isto significa que unidades amostrais com distância entre os centroides menores que 14m apresentam autocorrelação espacial na distribuição da densidade de *E. edulis* e processos internos as parcelas estão envolvidos nessa distribuição. Portanto, essas amostras em subparcelas de 100m<sup>2</sup> com desenho amostral em grade regular não podem ser consideradas estatisticamente independentes, quando analisadas as densidade de *E. edulis* e variáveis ambientais preditoras compatíveis a esta escala de observação devem ser levantadas.

#### **2.5.4 Modelagem da distribuição da densidade de *Euterpe edulis* Mart.**

A modelagem da densidade de *E. edulis* para o PESM foi feita através da análise de regressão linear clássica considerando-se todas as 14 parcelas de 1ha estudadas pelo projeto Gradiente Funcional.

A Figura 2.18 apresenta as grades relacionadas a cada variável ambiental utilizada neste trabalho.

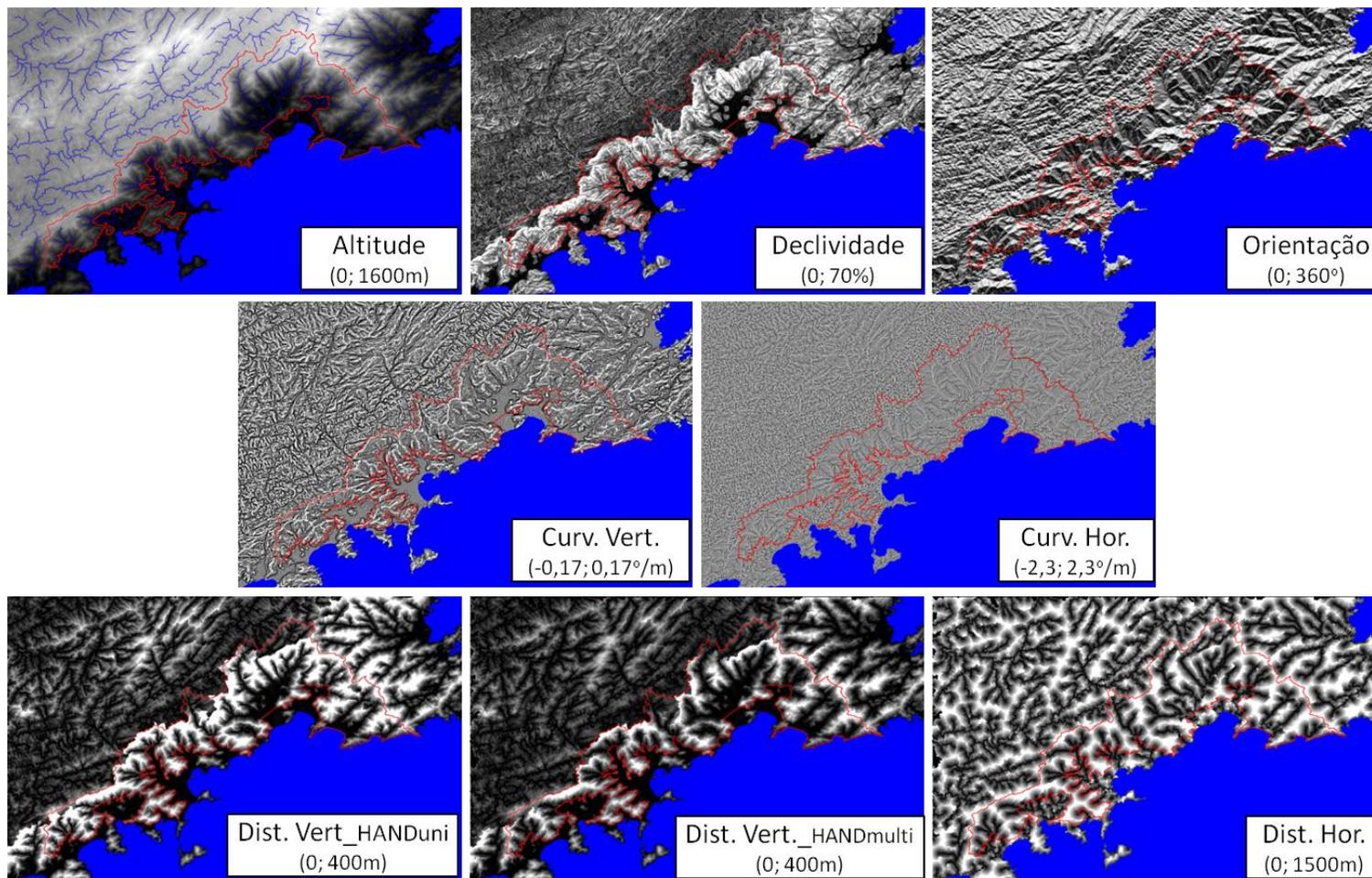


Figura 2.18 – Variáveis ambientais referentes à área de estudo. Os números entre parênteses representam os valores relativos aos níveis de cinza mínimo e máximo. A figura superior esquerda representa simultaneamente a altitude e a drenagem (em azul) utilizada como referência para a distância vertical e horizontal, gerado pelo algoritmo HAND. Linha vermelha: contorno da área de estudo (PESM).

A Tabela 2.7 apresenta os valores estimados das variáveis ambientais, assim como os valores de densidade calculados para as 14 parcelas.

As parcelas foram alocadas para atender ao projeto Gradiente Funcional (BIOTA/FAPESP). Para se verificar a representatividade dos valores estimados para as parcelas em relação à área de estudo, os valores estimados foram comparados com aqueles existentes nas grades apresentadas na Figura 2.18. Os resultados desta análise podem ser conferidos na Figura 2.19. As variáveis melhor representadas são as curvaturas vertical e horizontal. As variáveis altitude e orientação da vertente apresentam falhas na representação, não havendo amostras entre as altitudes 400 e 1000m e acima de 1100, e orientações de vertentes para leste (90°) e para oeste (270°). As parcelas estão concentradas nas declividades inferiores a 35% e não há amostras em regiões cujas distâncias verticais tenham valores superiores a 100m, nem distantes a mais de 550m de um curso d'água. A representatividade da variável é importante especialmente para a análise da robustez do modelo de regressão para estimar a densidade do *E. edulis*.

Tabela 2.7 – Densidade de indivíduos de *E. edulis* e valores estimados das variáveis ambientais para cada parcela de 1ha instalada pelo projeto Gradiente Funcional (Biota/FAPESP) no interior do PESM.

Parcela	Densidade (indivíduos/ha)	Altitude (m)	Declividade (%)	Orientação da Vertente	Curvatura Vertical (°/m)	Curvatura Horizontal (°/m)	Distância Vertical HAND_uni (m)	Distância Vertical HAND_multi (m)	Distância Horizontal (m)
<b>A</b>	178	13,70	1,9	-0,956	0,012	0,018	8,70	7,70	50,00
<b>B</b>	129	48,61	14,1	-1,000	-0,014	0,190	11,79	5,44	114,90
<b>C</b>	129	69,57	16,7	-0,729	-0,039	-0,089	25,03	11,51	237,17
<b>D</b>	220	62,42	12,0	-0,807	0,003	0,192	8,24	3,97	48,83
<b>E</b>	154	67,41	10,7	-0,876	-0,048	0,805	6,51	2,97	65,13
<b>F</b>	24	128,63	8,0	-0,956	-0,114	1,221	9,54	3,11	51,88
<b>G</b>	122	203,60	14,7	-0,987	-0,006	0,424	15,88	4,83	51,08
<b>H</b>	163	222,97	13,9	-0,988	-0,023	-0,116	17,22	6,48	80,24
<b>I</b>	142	337,47	24,7	-0,852	0,029	-0,306	30,01	8,48	155,16
<b>J</b>	192	366,98	30,2	-1,000	-0,062	-0,441	48,03	14,93	116,33
<b>K</b>	574	1050,80	17,2	0,850	0,054	-0,688	95,60	50,80	533,91
<b>L</b>	453	1033,46	28,9	0,585	0,002	-0,218	33,46	33,46	395,74
<b>M</b>	435	1036,75	9,8	0,725	0,052	-0,927	36,75	36,75	395,79
<b>N</b>	327	1036,51	23,6	0,787	-0,002	-0,246	38,24	36,51	401,67

HAND uni – Distância vertical gerada a partir do algoritmo HAND baseado no fluxo unidirecional;

HAND multi – Distância vertical gerada a partir do algoritmo HAND baseado no fluxo multidirecional.

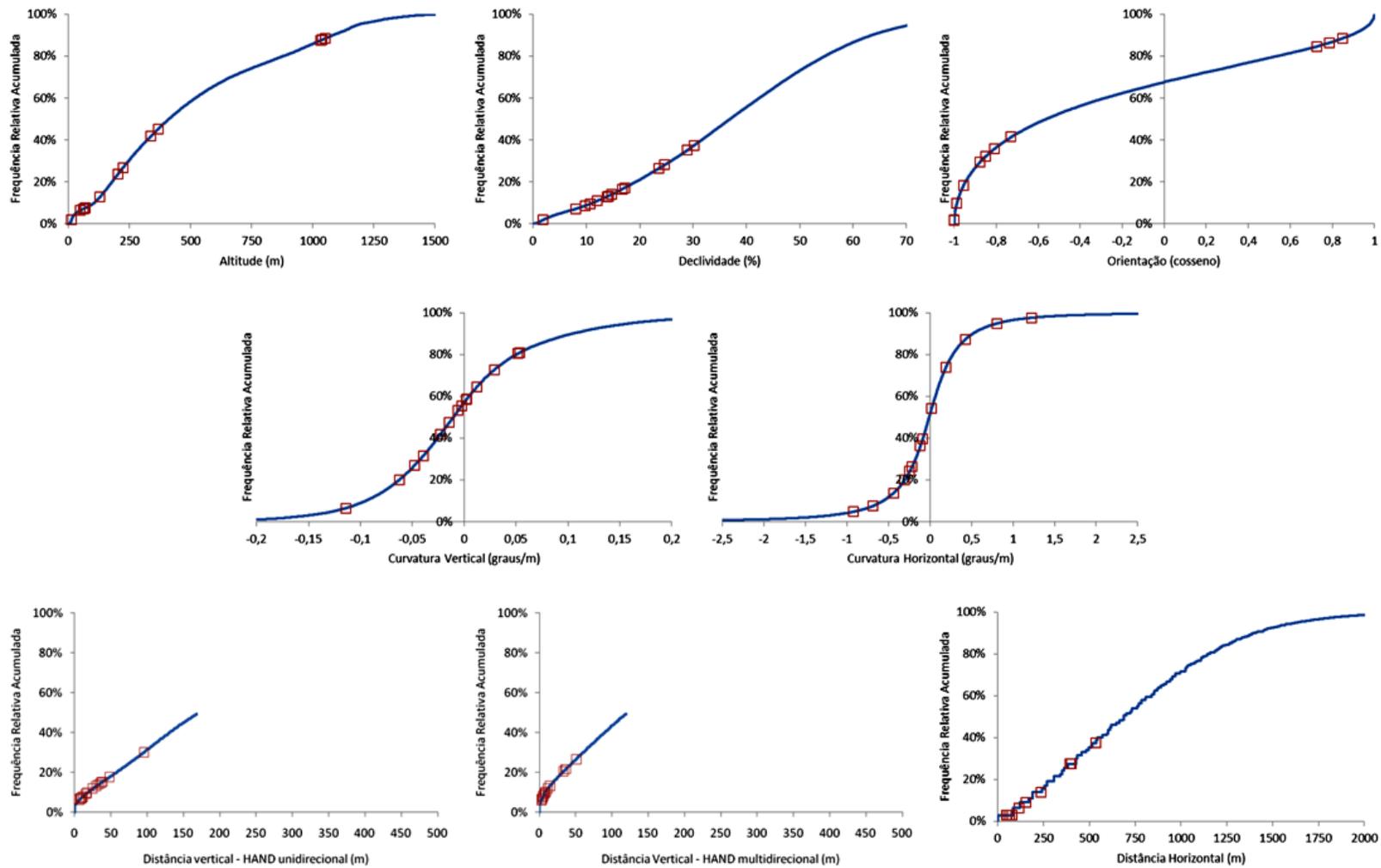


Figura 2.19 – Frequência relativa acumulada das variáveis ambientais para área de estudo do PESH. Os quadrados vermelhos representam os valores estimados para as parcelas amostradas.

A fim de avaliar o grau e o tipo de relacionamento entre a variável densidade e as variâncias ambientais, e também entre as próprias variáveis ambientais, calculou-se a correlação e plotou-se os diagramas de dispersão entre todos os pares de variáveis (Figura 2.20). Com exceção à declividade, todas as variáveis ambientais apresentaram valores relativamente altos de correlação com a variável densidade. A partir dos diagramas de dispersão pode-se comprovar a linearidade dessas relações. É importante observar que, em alguns casos, como por exemplo, a altitude e orientação de vertente, há a formação de agrupamentos de pontos nas extremidades do diagrama, o que aumenta a incerteza de que o modelo linear seja realmente o mais adequado na representação da relação.

A densidade de *E. edulis* tem relação positiva com todas as variáveis ambientais analisadas, com exceção da curvatura horizontal. A densidade tende a ser maior em maiores altitudes, em vertentes convexas (curvatura vertical positiva), convergentes (curvatura horizontal negativa) e voltadas ao norte, e em áreas cujo lençol freático está mais profundo (maiores valores de distâncias verticais e horizontal à drenagem). Reis (1995) relacionou a presença de maior abundância de indivíduos de *E. edulis*, maiores de 15m, a regiões de meia encosta que apresentam solos mais profundos. Entre as parcelas amostradas não foi observada uma relação forte entre a densidade de *E. edulis* e a declividade.

Apenas baseando-se na correlação, as variáveis mais promissoras para estimar a densidade são a distância vertical - HAND multidirecional ( $R = 0,937$ ), a orientação de vertente ( $R = 0,910$ ), distância horizontal ( $R = 0,893$ ) e a altitude ( $R = 0,886$ ). Comparando-se o a distância vertical - HAND unidirecional proposto por Rennó et al. (2008) com a distância vertical - HAND multidirecional utilizado neste trabalho, nota-se claramente uma melhora na distribuição dos pontos ao redor da reta que representa a relação com a densidade. Isso mostra que a modificação proposta no algoritmo original trouxe uma melhoria significativa no poder preditivo desta variável, a distância vertical.

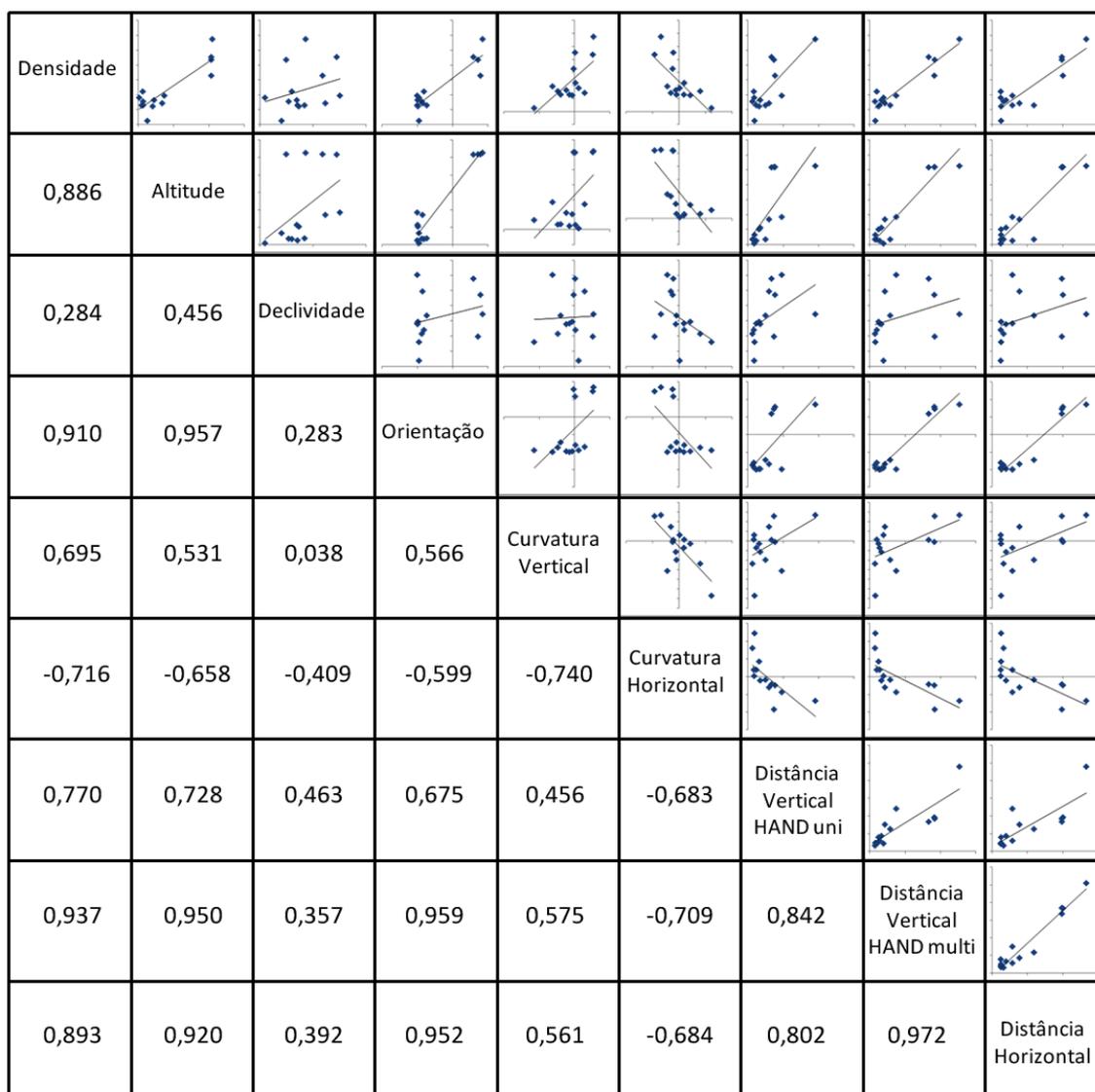


Figura 2.20 – Matriz de correlação e diagramas de dispersão entre os pares das variáveis analisadas, a densidade de *E. edulis* e as variáveis predictoras.

Pela Figura 2.20, ainda é possível notar a alta correlação existente entre as variáveis ambientais, o que caracteriza uma redundância de informação e uma dificuldade adicional na busca de modelos de regressão múltipla, isto é, quando mais de uma variável ambiental estaria sendo usada para estimar a densidade. Algumas relações observadas são facilmente explicadas devido à natureza do fenômeno natural que as variáveis representam. Assim, espera-se que áreas mais úmidas estejam próximas aos cursos d'água indicando que o lençol freático encontra-se mais próximo à superfície.

Além disso, essas áreas estão geralmente associadas a vertentes côncavas e convergentes. No entanto, outras relações observadas não parecem representar nenhum fenômeno aparente, como por exemplo, a alta correlação entre orientação de vertente e distância horizontal à drenagem.

A fim de verificar a existência de uma relação linear significativa entre a densidade de *E. edulis* e as variáveis ambientais, procedeu-se à análise de regressão simples onde cada variável separadamente estimou a densidade através de uma equação de reta. Os coeficientes das retas estimadas ( $b_0$  e  $b_1$ ), o coeficiente de determinação ( $R^2$ ) e o valor-P (bilateral) associado à estatística F da análise de regressão são apresentados na Tabela 2.8. Como já constatado anteriormente, a variável ambiental melhor relacionada à densidade é a distância vertical - HAND multidirecional (DistVert\_multi), cujo modelo estimado (Figura 2.21) reduziu a variação total da densidade em 87,8%. Apenas a declividade não contribuiu significativamente para explicar a variabilidade da densidade de *E. edulis*.

Tabela 2.8 – Análise de regressão simples entre a densidade de *E. edulis* e as variáveis ambientais.  $b_0$  e  $b_1$  representam os coeficientes linear e angular respectivamente. Os valores em vermelho identificam resultados significativamente diferentes de zero a 5%.

Variável	$b_0$	$b_1$	$R^2$	Valor-P
DistVert_multi	83,35	9,14	0,878	7,81E-07
Orient	312,12	181,83	0,828	6,41E-06
DistHor	71,98	0,83	0,798	1,71E-05
Altitude	100,78	0,32	0,786	2,41E-05
DistVert_uni	92,10	5,07	0,592	0,0013
CHor	229,02	-197,79	0,512	0,0040
CVert	258,71	2412,38	0,483	0,0058
Decliv	143,37	5,45	0,081	0,3251

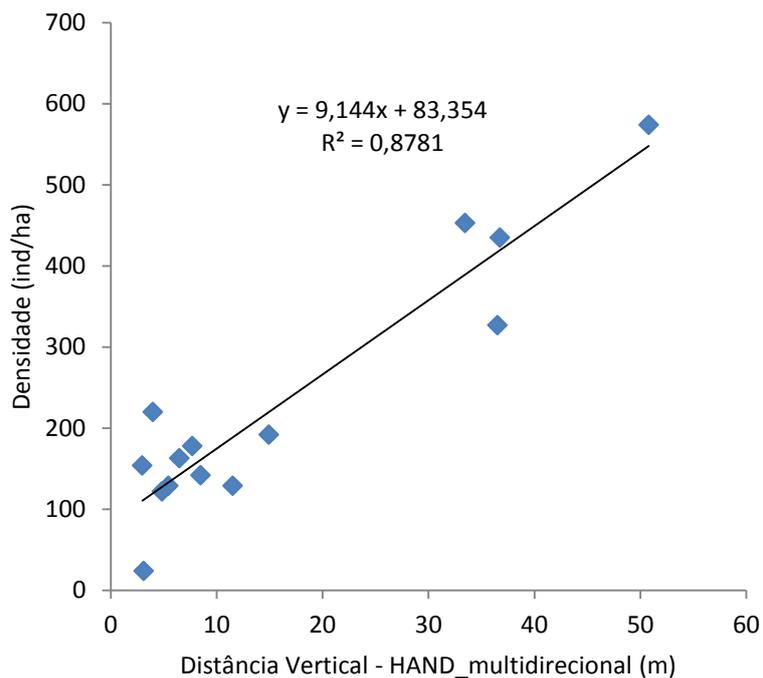


Figura 2.21 – Diagrama de dispersão entre densidade de *E. edulis* (indivíduos/ha) e distância vertical - HAND multidirecional (m), e reta de regressão estimada.

Apesar do alto valor do coeficiente de determinação encontrado no melhor modelo que utilizou como variável explicativa a distância vertical - HAND multidirecional, buscou-se, através da análise de regressão de 2 variáveis, encontrar um modelo que reduzisse ainda mais os erros de estimativa da densidade de *E. edulis*. Dessa forma, testou-se todas as combinações de 2 variáveis, resultando em 28 modelos de regressão (Tabela 2.9). Observa-se que a variável distância vertical - HAND multidirecional está presente nos 7 melhores modelos, o que indica sua importância como variável preditora.

Tabela 2.9 – Análise de regressão múltipla entre a densidade de *E. edulis* e as variáveis ambientais preditoras.  $b_0$ ,  $b_1$  e  $b_2$  representam os coeficientes linear e angulares para as variáveis 1 e 2, respectivamente. Os valores em vermelho identificam resultados significativamente diferentes de zero a 5%.

Var1	Var2	$b_0$	$b_1$	$b_2$	$R^2$	Valor-P
CVert	DistVert_multi	113,66	808,73	7,84	0,914	1,34E-06
HANDmod	DistHor	91,13	12,09	-0,29	0,884	7,31E-06
CHor	DistVert_multi	94,56	-28,52	8,43	0,883	7,34E-06
Decliv	DistVert_multi	98,14	-1,12	9,35	0,881	8,19E-06
Orient	DistVert_multi	117,23	28,20	7,82	0,880	8,72E-06
DistVert_uni	DistVert_multi	86,61	-0,45	9,70	0,879	8,83E-06
Altitude	DistVert_multi	83,25	-0,01	9,51	0,878	9,32E-06
Orient	CVert	309,18	151,87	918,48	0,875	1,07E-05
Orient	CHor	297,05	149,96	-73,56	0,873	1,18E-05
Orient	DistVert_uni	243,26	143,28	1,88	0,872	1,23E-05
Altitude	CVert	137,45	0,26	1084,10	0,856	2,37E-05
CVert	DistHor	111,43	983,18	0,68	0,853	2,68E-05
Orient	DistHor	236,41	127,06	0,27	0,835	4,91E-05
Altitude	Orient	268,16	0,07	145,64	0,831	5,73E-05
Decliv	Orient	302,57	0,55	180,22	0,828	6,17E-05
Altitude	DistHor	79,11	0,15	0,47	0,825	6,90E-05
Altitude	DistVert_uni	81,25	0,25	1,74	0,819	8,35E-05
CHor	DistVert_uni	95,36	-54,46	0,70	0,818	8,47E-05
Altitude	CHor	122,64	0,27	-64,64	0,817	8,83E-05
DistVert_uni	DistHor	66,27	0,99	0,72	0,806	0,0001
Altitude	Decliv	137,70	0,35	-2,91	0,804	0,0001
Decliv	DistHor	90,69	-1,49	0,86	0,803	0,0001
CVert	DistVert_uni	144,95	1508,21	3,77	0,742	0,0006
CHor	DistVert_uni	134,91	-98,47	3,47	0,660	0,0026
Decliv	DistVert_uni	113,06	-1,78	5,35	0,599	0,0066
CVert	CHor	244,27	1269,58	-123,02	0,573	0,0093
Decliv	CVert	178,20	4,95	2378,42	0,550	0,0124
Decliv	CHor	232,38	-0,21	-199,02	0,512	0,0193

Em geral, há um aumento no coeficiente de determinação quando o modelo passa a ter 2 variáveis explicativas (Figura 2.22a). Pela Figura 2.22b, pode-se observar que apenas dois dos modelos apresentaram os coeficientes angulares  $b_1$  e  $b_2$  simultaneamente significativos a 5%, indicando baixa contribuição da segunda variável explicativa no

modelo. No entanto, o modelo com maior valor de  $R^2$ , cujas variáveis explicativas são a distância vertical - HAND multidirecional e a curvatura vertical, apresentou o coeficiente  $b_2$  (associado à curvatura vertical) com significância muito próxima a 5%.

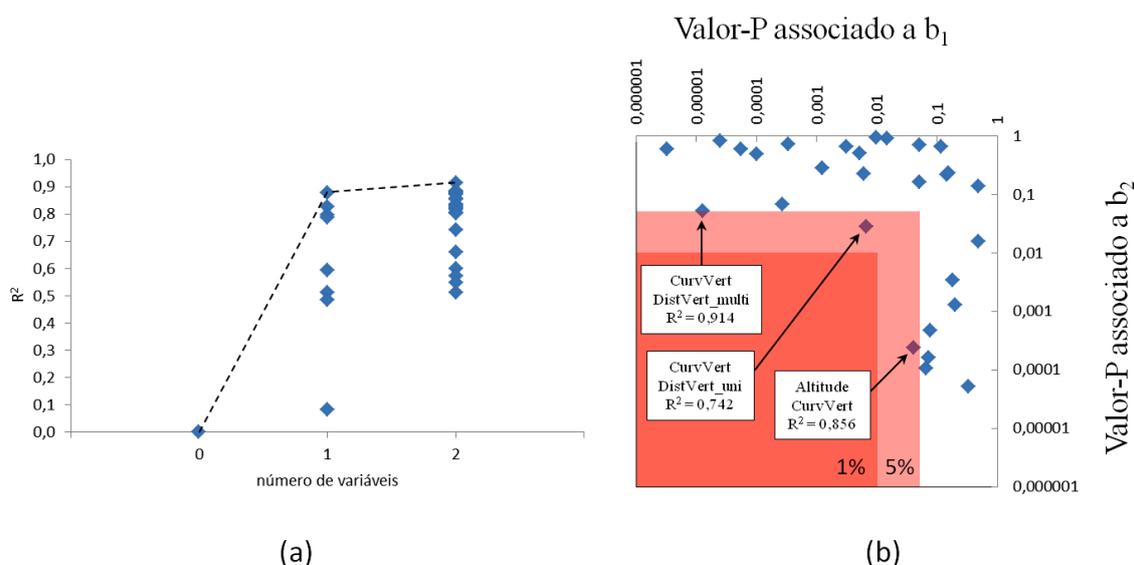


Figura 2.22 – Critérios para a definição do modelo de estimação da densidade de *E. edulis*. a) Coeficientes de determinação em função do número de variáveis no modelo. A reta tracejada indica a evolução dos melhores modelos; b) Significância (valor-p bilateral) dos coeficientes  $b_1$  e  $b_2$  associados aos modelos de 2 variáveis. Os retângulos identificam os modelos cujos coeficientes são significativos a 1% (retângulo mais escuro) e 5% (retângulo mais claro).

Através das Figuras 2.23 e 2.24, pode-se comparar o melhor modelo simples e o melhor modelo de 2 variáveis. Apesar da contribuição da segunda variável (curvatura vertical) não ser significativa a 5%, nota-se que os erros apresentam uma melhor distribuição no modelo de 2 variáveis, ou seja, este modelo resulta em menores erros absolutos, e a variância do erro aleatório (não explicado pelo modelo) é mais constante, pressuposição requerida pela análise de regressão. Além disso, pela análise da distância de Cook, uma das parcelas amostradas (parcela N) apresenta influência ligeiramente excessiva na estimação dos parâmetros do modelo simples. Este mesmo problema não é observado no modelo de 2 variáveis.

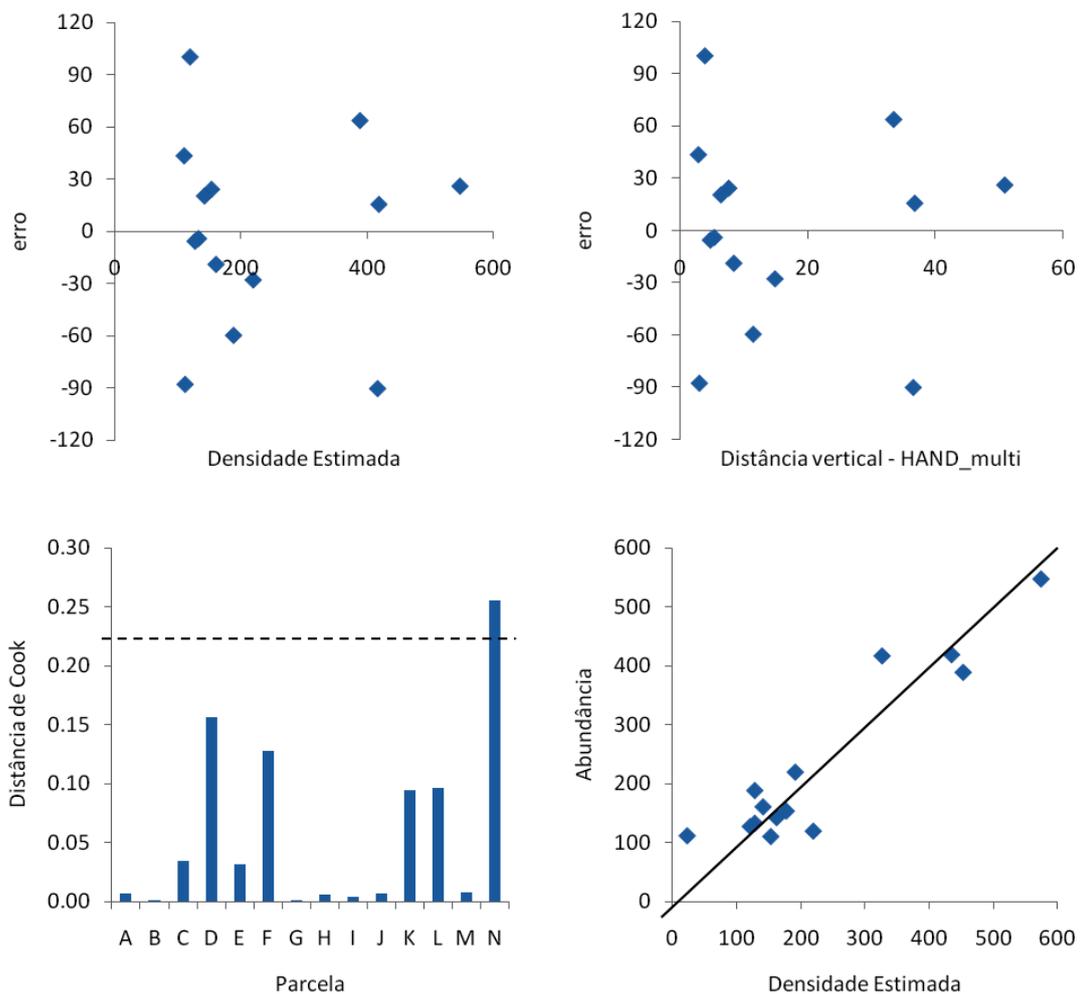


Figura 2.23 – Avaliação da adequabilidade do modelo linear simples. A reta tracejada no gráfico de distância de Cook indica o limite acima do qual a amostra influencia excessivamente na estimação dos parâmetros da equação de regressão como sugerido Neter et al. (1996).

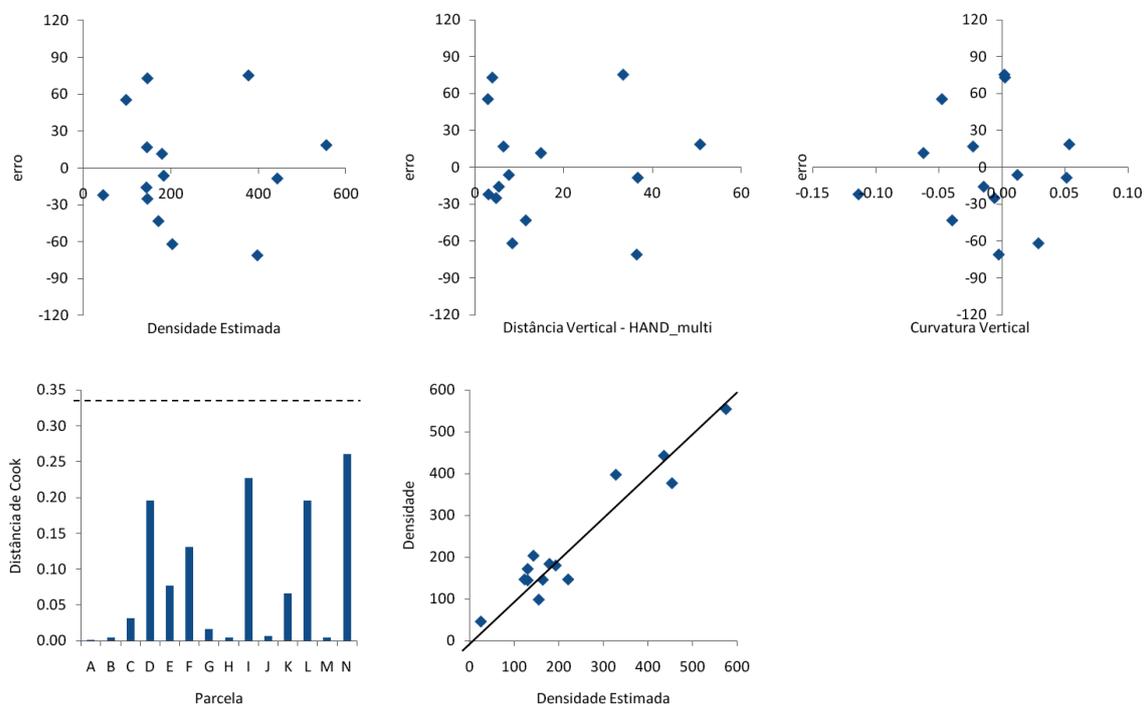


Figura 2.24 – Avaliação da adequabilidade do modelo linear múltiplo. A reta tracejada no gráfico de distância de Cook indica o limite acima do qual a amostra influencia excessivamente na estimação dos parâmetros da equação de regressão como sugerido Neter et al. (1996).

Com base nessas análises, selecionou-se, como melhor modelo, o de 2 variáveis, que inclui as variáveis distância vertical – HAND multidirecional e curvatura vertical como variáveis explicativas, de modo que a densidade de *E. edulis* pode ser estimada (*DensEstim*) por:

$$DensEstim = 113,66 + 808,73 CurvV + 7,84 DistVert\_multi$$

onde *CurvV* representa a curvatura vertical (em graus/metro) e *DistVert\_multi* representa a distância vertical gerada pelo algoritmo HAND que utilizou o fluxo multidirecional para determinar o caminho preferencial da água até a drenagem mais próxima (em metros).

Em seguida, foi feita a estimação da densidade para toda a área de estudo, através da espacialização do modelo selecionado. Para a avaliação do grau de incerteza presente neste procedimento, estimou-se também a variância dessa estimativa ( $Var_{DensEstim}$ ) de acordo com o proposto por Neter et al. (1996):

$$Var_{DensEstim} = 6234,6 + 115436,1 CurvV - 450,7 DistVert\_multi + 1540396,6 (CurvV)^2 - 4983,2 (CurvV)(DistVert\_multi)^2 + 12,2 (DistVert\_multi)^2$$

A Figura 2.25 apresenta os resultados da aplicação do modelo selecionado para a área de estudo. A pouca representatividade da variável distância vertical – HAND multidirecional (ver Figura 2.19) se reflete na alta incerteza (altos valores de desvio padrão) de estimação para os valores que se encontram fora da amplitude de valores observados para as parcelas amostradas, especialmente nas regiões com valores de distâncias verticais maiores. Dessa forma, apenas cerca da metade da área (52%) foi possível ter a densidade de *E. edulis* estimada, considerando apenas as áreas com desvio padrão da estimativa menores que 400 indivíduos/ha, o que já é considerado um valor bastante alto quando comparado com os valores estimados de densidade de até 800 indivíduos/ha. Pela análise dessas figuras, pode-se verificar que a incerteza aumenta proporcionalmente ao aumento da estimativa da densidade. As estimativas mais precisas são aquelas inferiores a 500 indivíduos/ha.

Como pode ser observado na Figura 2.25, o modelo estimou as maiores densidades, principalmente, nas regiões de maiores distâncias verticais. Esse fato pode ser relacionado com o processo observado por Reis (1995) em uma área de Mata Atlântica de Blumenau/SC. Neste estudo, o autor verificou que a *E. edulis* apresentou maior desenvolvimento na meia encosta com o solo profundo e condições intermediárias de umidade. Contudo, a mudança de estágio de imaturo para indivíduo reprodutivo ocorreu pelo aumento de luminosidade após o aparecimento de duas clareiras na área de estudo.

Considerando esses resultados de densidade estimados, nota-se que os modelos lineares calculam valores altos de densidade de *E. edulis*. Este modelo linear, também pode estimar valores negativos de densidade nos seus limites inferiores e, no outro extremo, pode-se chegar a valores no infinito para densidades máximas. Contudo, na natureza

esses comportamentos não são esperados, pois existe um limite máximo de ocupação que a área suporta e no mínimo, a ausência de *E. edulis*. Sugere-se que os modelos incluam assíntotas nos valores mínimos e máximos de densidade. Modelos gerados a partir de funções de Gompertz ou logísticos poderiam ser testados, desde que aumente o número de amostras, principalmente nos locais onde ocorreram lacunas de amostragem das variáveis preditoras analisadas.

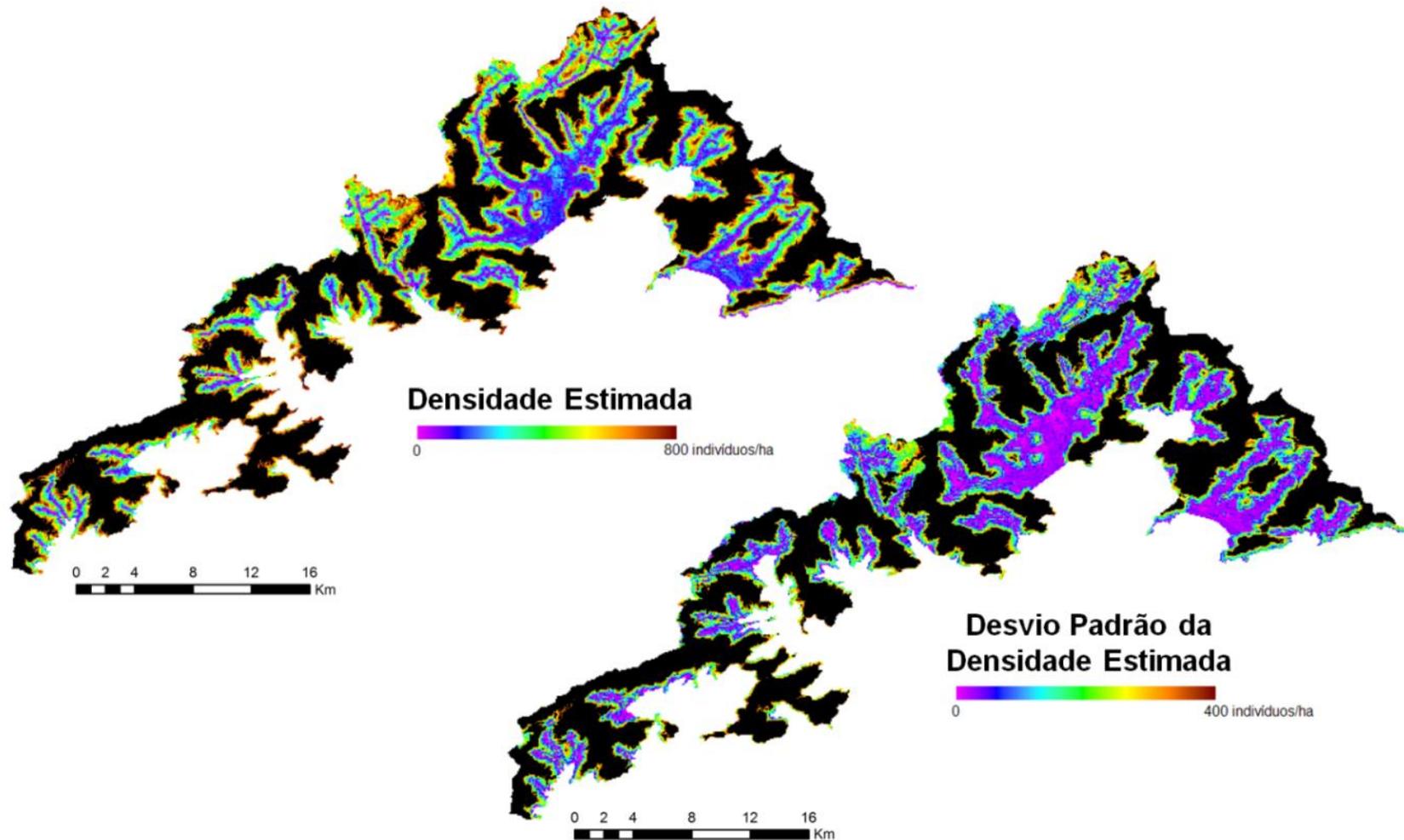


Figura 2.25 – Mapas da estimativa da densidade de *E. edulis* pelo modelo de regressão múltiplo e do desvio padrão desta estimativa. As áreas em preto não podem ser usadas para estimação da densidade por apresentar altos valores de incerteza associado à estimativa da densidade.

## 2.6 CONCLUSÕES E RECOMENDAÇÕES

Considerando os dados levantados pelo projeto Gradiente Funcional na área do PESM, foi possível observar que a densidade de *Euterpe edulis* Mart. analisadas a partir do desenho amostral em grade regular com subparcelas, de 10x10m, apresentam dependência espacial.

No geral, no interior de todas as parcelas, de A a N, se verificou a presença de autocorrelação positiva e significativa para a primeira classe de vizinhança, de cerca de 0 a 14m. Ou seja, para a primeira classe de distância, as unidades amostrais consideradas não são independentes. Contudo, a presença dessa componente da dependência espacial deve ser analisada com mais detalhes, pois os correlogramas das parcelas C, E e G apresentaram características de dados com padrões de distribuição aleatória.

A utilização das parcelas, de 100x100m, como unidades amostrais pode ser considerada uma estratégia boa para modelar a distribuição da densidade de *E. edulis* ao longo do PESM, pois além dos dados se tornarem compatíveis com a escala espacial das variáveis ambientais preditoras disponíveis.

A partir dos diferentes modelos de regressão linear calculados, a variável distância vertical - HAND multidirecional e a curvatura vertical se apresentaram como as melhores preditoras da variação da distribuição de densidade de *E. edulis* ao longo do gradiente altitudinal do PESM.

Uma contribuição importante, além das análises e geração dos modelos de distribuição da densidade de *E.edulis*, foi a alteração feita para a obtenção da distância vertical utilizando o algoritmo HAND. A mudança no modo de descrição de fluxo, de unidirecional para multidirecional, melhorou os resultados da distância vertical - HAND unidirecional. Ou seja, a distância vertical - HAND multidirecional apresentou valores de distâncias verticais à drenagem mais próxima mais coerentes com o que é encontrado nas áreas de relevos movimentados, como o observado na área de estudo.

Para trabalhos futuros de modelagem da distribuição da densidade de palmeiras no PESM têm-se algumas sugestões:

- a) Realizar levantamentos de campo com desenho experimental que favorecesse a construção de uma matriz de vizinhança que capturasse as relações de vizinhança entre as subparcelas ao longo do gradiente altitudinal, o que possibilitaria incluir a dependência espacial nos modelos. Um exemplo de um desenho amostral que capturasse a relação de vizinhança é dispor as parcelas ou subparcelas com distâncias entre seus centróides iguais em um padrão regular por toda a área do PESM;
- b) Realizar levantamentos, com intuito de aumentar o número de amostras nas regiões onde ocorreram lacunas de informações a respeito da densidade de *E. edulis* para melhorar os modelos e estes serem mais realísticos. Considerando as variáveis preditoras utilizadas neste trabalho, as principais lacunas são:
  - Distância vertical gerado a partir do HAND multidirecional: regiões acima de 50m;
  - Altitude: entre 400 e 1000m e acima de 1100m;
  - Orientação de vertente: leste (90°) e oeste (270°);
  - Declividade: acima de 35%;
  - Distância horizontal: acima de 550m;
- c) Realizar levantamento de outras variáveis ambientais que estejam relacionadas com as limitações de distribuição de *E. edulis* e que sejam compatíveis com a escala espacial das subparcelas ou parcelas. Considerando as subparcelas variáveis como luz, características de solo, presença de subosque, localização da micro-drenagem, variáveis relacionadas à micro-topografia, entre outras, são importantes para estimarem a distribuição da densidade de *E. edulis*. Para o detalhamento das parcelas sugerem-se o levantamento de variáveis do microclima, vento e temperatura, por exemplo. Essas variáveis ambientais devem ser obtidas no interior das parcelas e ao longo do PESM para serem feitas as predições de distribuição de densidade de *E. edulis* ao longo do gradiente altitudinal do parque;

- d) Outro desenho amostral que pode ser aplicado em estudos que considerem o gradiente altitudinal é localizar as parcelas de 1ha ao longo linhas transversais em relação as curvas de nível, que podem ser escolhidas a partir da variável distância vertical em relação a drenagem mais próxima gerados a partir do HAND multidirecional.
- e) Utilizar outros modelos de regressão, como as de Gorpemtzt ou logística, onde criam assíntotas tanto nos valores mínimos quanto nos máximos; ou quadrática, que cria um pico (máximo) de densidade *E. edulis*, desde que sejam realizados melhoras dos dados de entrada, principalmente no número de amostras nas regiões onde ocorreram ausências de dados.

## **CAPÍTULO 3**

### **MODELAGEM PREDITIVA DE DISTRIBUIÇÃO DE ESPÉCIES PARA O ESTUDO DA DISTRIBUIÇÃO DE PALMEIRAS NO BRASIL**

#### **3.1 INTRODUÇÃO**

Segundo Hutchinson (1957), os modelos baseados em nicho ecológico representam uma aproximação do nicho ecológico fundamental com as dimensões ambientais examinadas. O nicho fundamental da espécie consiste de um conjunto de todas as condições que permitem que a espécie sobreviva por um longo tempo. O nicho realizado é uma parte do nicho fundamental que a espécie ocupa atualmente, sendo seus limites flexíveis ao longo do tempo devido aos processos dinâmicos como competição, mudanças no clima, aparecimento de barreiras geográficas ou mudanças provocadas pelo homem (HUTCHINSON 1957).

No contexto dos modelos de distribuição de espécies baseados em nicho ecológico, as condições ambientais nas localidades de ocorrência da espécie podem ser consideradas como representações do nicho realizado. Os modelos baseados em nicho representam uma aproximação do nicho realizado, na área de estudo e com as dimensões ambientais consideradas (PHILLIPS et al., 2006). A modelagem do nicho ecológico apresenta-se como uma alternativa para suprir as dificuldades de uma amostragem completa da riqueza e distribuição da biodiversidade.

Para a modelagem de distribuição de espécies baseada em nicho, são necessários os dados de presença da espécie, sendo que para alguns algoritmos dados de ausência também são necessários, e um conjunto de variáveis ambientais associadas às restrições fisiológicas da espécie. Como resultado tem-se um mapeamento da distribuição potencial da espécie, representando o nicho fundamental no espaço geográfico.

Os modelos preditivos de distribuição de espécies são importantes ferramentas para estudos de biogeografia, evolução, ecologia, conservação e gerenciamento de recursos

naturais e de espécies invasoras (ANDERSON et al., 2003). Entre os algoritmos disponíveis para modelagem preditiva da distribuição de espécies baseada em nicho ecológico, os algoritmos de Entropia Máxima (Maxent) e *Genetic Algorithm for Rule Set Production* (GARP) são os mais frequentemente utilizados, por necessitarem apenas da presença das espécies como dados de entrada do modelo (PHILLIPS et al., 2006; ELITH et al., 2006, 2011; IWASHITA, 2008; ANDERSON et al., 2003; AMARAL et al., 2007; SVENNING et al.; 2008b).

Na ausência de um desenho amostral de coleta de campo específico para a modelagem de distribuição, os dados provenientes de coleções de história natural (CHN) constituem uma alternativa consistente para a formação de um banco de dados de ocorrências das espécies. Nos registros das CHN, apesar dos esforços de coletas serem geralmente tendenciarem para algumas áreas, seguindo cursos d'água e estradas (HOPKINS, 2007; SCHULMAN et al., 2007), as coleções reúnem informações diversificadas, provenientes de diferentes áreas geográficas e iniciativas de coletas, proporcionando assim informações úteis para a modelagem em escalas regionais. Outra vantagem reside no fato das coleções terem sido revisadas por especialistas dos diferentes grupos taxonômicos e pela crescente disponibilidade de dados acompanhando os avanços da tecnologia da informação (GRAHAM et al., 2004).

O conjunto de variáveis ambientais necessário para a modelagem do nicho ecológico está diretamente relacionado à ecologia e fisiologia da espécie ou do grupo a ser estudado. Assim, a escolha das variáveis ambientais que serão usadas para a modelagem da distribuição potencial do nicho ecológico é dependente da espécie a ser estudada.

As palmeiras são plantas monocotiledôneas que pertencem a família Arecaceae, que é dividida em 5 subfamílias: Calamoideae, Nypoideae, Coryphoideae, Ceroxyloideae e Arecoideae (ASMUSSEN et al., 2006; DRANSFIELD et al., 2005; APGIII, 2009). Essa família está relacionada às paisagens tropicais, com distribuição quase que exclusivamente nos trópicos (HENDERSON et al., 1995). No Brasil, as Arecaceae estão distribuídas por todo o território, em todos os Biomas e em diferentes habitats (HENDERSON et al., 1995; PINTAUD et al., 2008). Na floresta, muitas espécies de

palmeiras são essenciais para a alimentação e sobrevivência das aves e outros animais (LORENZI et al., 2004; PIZO; VIEIRA, 2004). Giulietti et al. (2005) estimam que no Brasil existam cerca de 36 gêneros com 195 espécies. Para o homem, esta família apresenta grande importância econômica pela grande variedade de produtos que são explorados: todas as partes da planta, desde folha, fruto, tronco, meristema, etc., podem ser utilizadas (JOLY, 1983; LORENZI et al., 2004). No Brasil, a *Euterpe edulis* Mart., por exemplo, encontrada na Mata Atlântica, é amplamente conhecida devido ao palmito juçara e, mais recentemente, ao açaí de juçara. Existem outras espécies de palmeiras distribuídas no mundo e que podem servir de fonte de alimentação, sobrevivência e de matéria prima para as indústrias (HENDERSON et al., 1995; JOLY, 1983; LORENZI et al., 2004).

Historicamente, as palmeiras se apresentam como um grupo de plantas bastante antigo, sendo datado de cerca de 100 milhões de anos atrás (HARLEY, 2006; JANSSEN; BREMER, 2004). A ampla distribuição das palmeiras foi datada para o último Cretáceo ao início do Eoceno, quando o clima global estava mais quente e úmido (EISERHARDT et al., 2011; KAHN; GRANVILLE, 1992). Para Svenning et al. (2008a) a variação da distribuição geográfica e a diversificação das palmeiras no Novo Mundo se deu principalmente no Terciário, próximo ao equador pela persistência de áreas relativamente quentes e úmidas nessas regiões. Kristiansen et al. (2011) observaram que no oeste da Amazônia, a variabilidade da diversidade entre as diferentes paisagens na região está relacionada com o clima atual e a estabilidade do habitat a longo prazo, reforçando a ideia de que em escalas espaciais continentais a dinâmica da história da região é um fator importante. A disponibilidade de água, junto com características de solo e processos históricos, podem controlar a distribuição de riqueza das palmeiras pelas Américas (BJORHOLM et al., 2006).

Diferentes variáveis ambientais podem ser relacionadas com a distribuição das palmeiras dependendo da escala espacial, ou da extensão geográfica de observação do fenômeno. A escala espacial de observação é um fator importante para a escolha de variáveis ambientais relacionadas ao nicho ecológico da espécie, pois para uma mesma região as variáveis que influenciam na estrutura e dinâmica da comunidade podem ou

não ser diferentes (KRISTIANSEN et al., 2011; SALM et al., 2007; SVENNING, 2001). Jardim et al. (2007) e Montufar e Pintaud (2006) propõem que numa escala regional as diferenças das comunidades de palmeiras em distintas regiões da floresta Amazônica estão relacionadas a mudanças ecológicas locais como topografia, drenagem, fluxo hídrico, umidade, qualidade do solo e incidência luminosa, além de alguns elementos biogeográficos. Fisch (2009) e Monteiro e Fisch (2005) relacionam as distribuições de riqueza e abundância de palmeiras com as variações topográficas locais na Mata Atlântica do litoral norte de São Paulo. Em escala continental, Salm et al. (2007) encontraram que a pressão de vapor é a variável que explica a maior variância na riqueza (53%) de palmeiras, seguida de forma negativa pela amplitude dos ciclos anuais das temperaturas máximas e as médias das temperaturas máximas registradas por mês. Para Svenning (2001) os modelos de diversidade e abundância das palmeiras são modulados pelas sazonalidades de precipitação e temperatura, seguidas pelas condições edáficas, pois grande diversidade de palmeiras encontra-se em solos bem drenados, não alagados e férteis. O estudo de Salm et al. (2007) corrobora esta afirmação ao registrar altos valores de riqueza de palmeiras associados às menores sazonalidades de temperaturas máximas e precipitação. A disponibilidade de água é de modo geral um fator condicionante para a distribuição de palmeiras (BJORHOLM et al., 2006; BLACH-OVERGAARD et al., 2010)

As componentes ambientais, em diferentes escalas de detalhamento são os principais fatores responsáveis pela composição e estrutura da comunidade de palmeiras. Os processos biogeográficos podem também estar relacionados à distribuição de algumas espécies de palmeiras na atualidade, sejam eles acontecimentos antigos como a formação de estruturas geológicas antigas (ex. formação das cordilheiras) ou fenômenos recentes (ex. formação de um rio) (MONTUFAR; PINTAUD, 2006).

### 3.2 OBJETIVOS

Este trabalho propõe o uso da modelagem preditiva de distribuição potencial de espécies (MDE) com dados de sensoriamento remoto para estudar a distribuição de palmeiras no Brasil. O objetivo principal é discutir a utilidade do uso dos MDE para representar a distribuição das espécies em estudos biogeográficos.

Para este objetivo parte-se do pressuposto que a modelagem preditiva de distribuição de espécies pode ser usada para representar a distribuição geográfica atual das Arecaceae segundo Henderson et al (1995), assumindo-se que um conjunto de condições ambientais mínimo é suficiente para a modelagem do grupo, considerando sua distribuição no território brasileiro.

Como objetivos específicos propõem-se:

- seleção de variáveis ambientais e climáticas mínimas para a modelagem da distribuição potencial da família Arecaceae no Brasil;
- geração de modelos de distribuição potencial (MDE), baseado em nicho ecológico para as espécies de Arecaceae que contenham registros de herbário suficientes (mínimo de 10 ocorrências);
- avaliação dos MDE tomando-se por referência as descrições de ocorrência das espécies conhecidas e descritas por Henderson et al. (1995);
- discutir os resultados obtidos considerando a biogeografia do grupo.

### 3.3 MATERIAL E MÉTODOS

#### 3.3.1 Dados de presença

Para a formação do banco de dados de ocorrências de palmeiras no Brasil, partiu-se do pressuposto de que informações de coleções de história natural (CHNs) podem ser utilizadas para o conhecimento da diversidade, taxonomia e distribuição da biodiversidade (GRAHAM et al., 2004). O banco de dados com registros de palmeiras (família *Arecaceae* ou *Palmae*) foi construído a partir de dados existentes na *web* em alguns dos principais herbários nacionais e internacionais entre os anos de 2007 a 2008. Foram consultados os herbários do Instituto Nacional de Pesquisas Amazônicas (INPA), da Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia (CEN), Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (IBGE), Instituto Agrônomo (IAC), Jardim Botânico do Rio de Janeiro (RB), Jardim Botânico de Nova Iorque (NY), Jardim Botânico de Missouri (MO), Jardim Botânico Real *KEW* (K), Jardim Tropical *Fairchild* (FTG) entre outros e ainda o herbário da Universidade do Acre (UFACPZ). Além dessas coleções, foram levantados os registros dos programas SpeciesLink<sup>2</sup> e do PPBio, os quais concentram dados de diversos herbários e projetos. As coleções dos herbários do Instituto de Botânica de São Paulo - IBt (SP) e Museu Paraense Emílio Goeldi (MG) foram adquiridos pelo contato direto com os curadores.

No total foram obtidos 2637 registros com coordenadas geográficas corretas, que foram organizados em um banco de dados geográficos (ARASATO et al., 2008), usando o sistema TerraView (TerraView 3.6.0, 2010). Deste banco, foram separadas 58 espécies de palmeiras que apresentaram 10 ou mais registros para a geração dos modelos potenciais de distribuição de espécies. Para cada espécie, foram separados aleatoriamente 75% dos registros para a construção do modelo (amostras de treinamento) e os 25% restantes foram utilizados para a avaliação do mesmo (amostras de teste). A Tabela 3.1, apresenta o número de registros usados na modelagem potencial de distribuição de cada espécie de palmeira.

---

<sup>2</sup> <http://splink.cria.org.br>

### 3.3.2 Variáveis ambientais

A ecofisiologia das espécies e do grupo das palmeiras como um todo orientou a seleção das variáveis ambientais para a modelagem. A distribuição e diversidade das Arecaceae dependem principalmente da disponibilidade de água, tanto no ar quanto no solo, da temperatura e da topografia (BJORHOLM et al., 2006; SALM et al., 2007; MORTARA, 2000; MORTARA; VALERIANO, 2001; MARCOS; MATOS, 2003). A distribuição da família também está relacionada a altas temperaturas com médias anuais de cerca de 10°C, e lugares úmidos, sendo intolerantes a geadas (EISERHARDT et al., 2011; GREENWOOD; WING, 1995).

Para a caracterização de todo o gradiente climático encontrado no Brasil, as variáveis climáticas e bioclimáticas foram obtidas a partir do projeto WordClim (HIJMANS et al., 2005) com resolução espacial de 30 segundos de arco (aproximadamente 1 km). O conjunto de variáveis foi selecionado segundo as necessidades ambientais da família Arecaceae descritas na literatura e a partir de testes anteriores, evitando-se a escolha de variáveis correlacionadas. Para a caracterização das temperaturas que influenciam a distribuição das palmeiras foram selecionadas as variáveis de temperatura mínima do mês de junho (tmin6) e temperatura máxima do mês de outubro (tmax10). As precipitações do mês de fevereiro (prec2) e novembro (prec11), também foram selecionadas, por apresentar comportamento diferenciado entre si e em relação ao Brasil, além de serem variáveis que relacionadas à necessidade da presença de água pelas palmeiras (BJORHOLM et al., 2005; PINTAUD et al., 2008). Também foram selecionadas 4 variáveis bioclimáticas que representam condições de sazonalidade e estações climáticas: sazonalidade de temperatura (bio4), temperatura média do trimestre mais frio (bio11), sazonalidade da precipitação (bio15) e precipitação do trimestre mais seco (bio17).

Para a caracterização da topografia foram utilizados os dados de altitude e declividade, provenientes do SRTM (*Shuttle Radar Topography Mission*)<sup>3</sup>, com resolução de 30 segundos de arco ou 0,0083 graus (aproximadamente 1 km no equador).

O dado de distância vertical em relação à drenagem mais próxima gerado a partir do algoritmo HAND (*Height Above the Nearest Drainage* ou distância vertical à drenagem mais próxima) está associado à hidrografia e relevo. Esta variável foi selecionada para atender ao requisito de que a distribuição das palmeiras depende da disponibilidade de água. A distância vertical – HAND baseia-se nos dados de SRTM-DEM, e descreve a distância vertical de cada ponto à drenagem mais próxima (RENNÓ et al. 2008). Esta distância é detectada remotamente através da topografia da cobertura vegetal proveniente de dados de SRTM-DEM. Esse dado se apresenta em coordenadas geográficas, datum WGS84 e resolução de 30 segundos de arco (aproximadamente 1 km no equador). Um limiar de 100, ou seja, uma área de contribuição mínima de 100 pontos foi considerada para a geração da rede de drenagem de referência. A partir de testes preliminares foi escolhido o fluxo unidirecional para descrever o caminho preferencial da água até a drenagem, pois estes mostraram que na escala regional a descrição da distância vertical em relação à drenagem mais próxima não apresenta diferença se gerada pelo fluxo unidirecional ou multidirecional. Como o tempo de processamento para a geração da variável distância vertical com a abordagem unidirecional é menor, esta abordagem foi a utilizada neste trabalho.

As variáveis ambientais (Figura B.1 no Apêndice B) utilizadas neste trabalho estão disponíveis no site AMBDATA<sup>4</sup>, em coordenadas geográficas (projeção LatLong), datum WGS84, com resolução de 1 km (aproximadamente). Os recortes utilizados para o Brasil foram: 5°16'16,5"N e 33°45'13,5"S de latitude e 73°59'16,5"W e 32°23'16,5"W de longitude.

---

<sup>3</sup> <http://srtm.usgs.gov/>

<sup>4</sup> <http://www.dpi.inpe.br/Ambdata/index.php>

### 3.3.3 Algoritmo

Neste trabalho, para a modelagem da distribuição potencial das palmeiras no Brasil optou-se pela utilização do algoritmo de entropia máxima, o Maxent, disponível no software de mesmo nome Maxent<sup>5</sup>. O Maxent é um algoritmo determinístico que converge para uma distribuição de probabilidade ótima, ou de máxima entropia, quando não se conhece a real distribuição de probabilidade da espécie (PHILLIPS et al., 2006). Para os dados de entrada, são necessários somente os dados de presença da espécie, além do conjunto de variáveis ambientais relacionadas com a eco-fisiologia da espécie (ELITH et al., 2011; PHILLIPS et al., 2004, 2006). Além disso, na comparação de Phillips et al. (2006) o Maxent apresenta uma performance melhor em relação ao GARP (*Genetic Algorithm for Rule-Set Prediction*), quando analisadas a área abaixo da curva ROC (*receiver operating characteristic*), a AUC (*area under curve*). A curva ROC é a relação entre a ausência de erros de omissão (taxa de verdadeiros positivos) e os erros de comissão (taxa de falsos positivos) e a AUC indica a discriminação das áreas favoráveis e não favoráveis para o estabelecimento da espécie analisada, ou seja, fornece o desempenho de um modelo para todos os limites possíveis através de um único número (PHILLIPS et al., 2004; 2006). Outra vantagem do algoritmo Maxent é apresentar como resultado uma superfície contínua com valores entre 0 e 1 de probabilidade, segundo a distribuição de probabilidade de entropia máxima. O algoritmo GARP não foi utilizado por prover como resultado valores de predições discretos e inteiros, e dependentes do número de simulações realizadas para a geração do modelo final, uma vez que é um modelo estocástico. O menor tempo de processamento para a geração dos modelos no Maxent, em testes realizados anteriores comparando-se ao GARP, também foi determinante para a escolha desse algoritmo, considerando-se o número de espécies estudadas.

Para o algoritmo Maxent foram mantidos os parâmetros padrões do algoritmo, com o máximo de 500 iterações, limite de convergência igual a 0,00001, e 10.000 pontos no máximo como background. Para avaliação do modelo (*Test sample file*), foram usados os dados de ocorrência selecionados aleatoriamente (25%) do conjunto de ocorrência

---

<sup>5</sup> <http://www.cs.princeton.edu/~schapire/maxent/>

disponíveis para cada espécie. O dado de saída é um arquivo no formato *raster*, ou seja, uma superfície com valores contínuos de probabilidade das condições ambientais favoráveis para o estabelecimento da espécie.

### **3.3.4 Avaliação dos Modelos de distribuição potencial de palmeiras**

Os modelos de distribuição potencial de palmeiras (MDE – modelos de distribuição potencial de espécies) criados a partir do algoritmo Maxent são superfícies (*raster*) de probabilidade das condições ambientais de ocorrência da espécie.

Para avaliar os resultados obtidos, os MDEs foram classificados qualitativamente de forma comparativa com as descrições de ocorrência de cada espécie segundo Henderson et al. (1995). Os MDEs foram separados em: adequado (bom), razoável e inadequado (ruim).

Os MDEs foram classificados como adequados (bom) quando a superfície de probabilidade gerada apresentou os limites das áreas de potencial de ocorrência de nicho ecológico da espécie estudada muito semelhantes às áreas de ocorrência da espécie descrita por Henderson et al. (1995).

A classificação dos MDEs em razoável foi devido as superfícies de probabilidade indicarem algumas áreas com baixa probabilidade de ocorrência do nicho ecológico da espécie fora das áreas descritas por Henderson et al. (1995) ou por terem suas áreas de nicho ecológico ampliadas em relação as ocorrências determina na literatura.

Para as superfícies de probabilidade, os MDEs, que não foram capazes de expressarem os nichos ecológicos da espécie nas mesmas áreas de ocorrência descritas por Henderson et al. (1995) foram classificados como inadequados (ruins).

As espécies também foram separadas segundo as 3 regiões de ocorrências que podem ser observadas no Brasil segundo Henderson et al. (1995): região Central (caatinga, cerrado e pantanal), Amazônica ou Costa Atlântica (Figura 3.1).

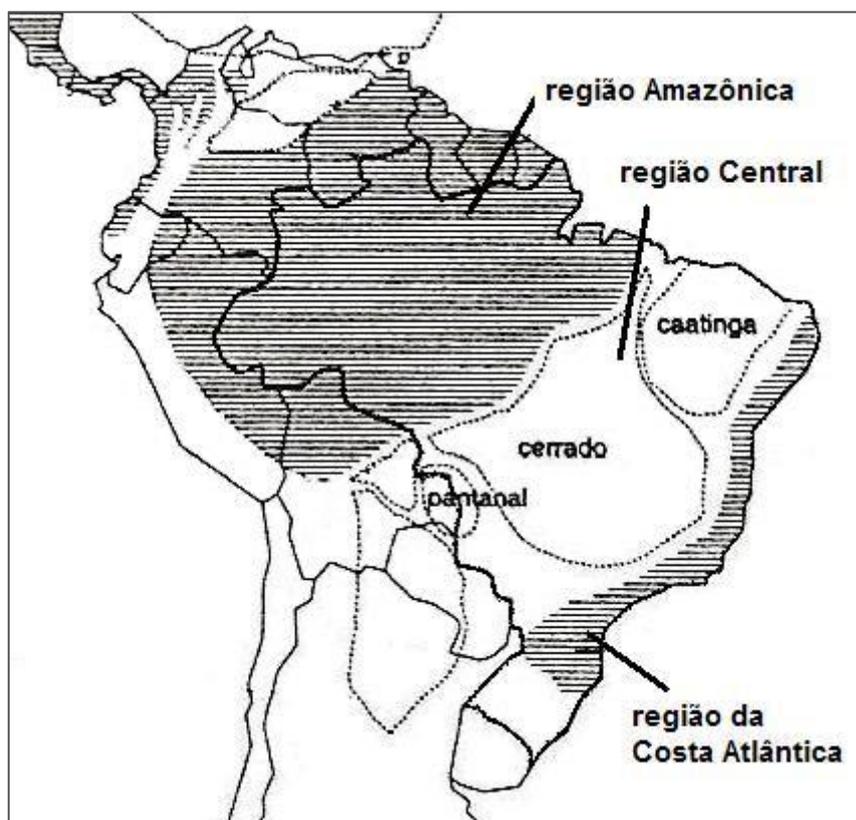


Figura 3.1 – Regiões continentais de ocorrências de palmeiras no Brasil definidas por Henderson et al. (1995).  
Fonte: Henderson et al. (1995).

### 3.4 RESULTADOS E DISCUSSÃO

#### 3.4.1 Modelos potenciais de distribuição das palmeiras no Brasil

Conforme metodologia descrita acima, foram gerados modelos potenciais de distribuição (MDE – modelo de distribuição de espécie) para 58 espécies de palmeiras no Brasil (Tabela 3.1) pertencentes a 16 gêneros (Tabela 3.2). Como explicado anteriormente, esses MDEs são superfícies que representam o potencial de existir o nicho ecológico da espécie, ou seja, os locais com maiores valores de distribuição de probabilidade de máxima entropia são as áreas onde o nicho ecológico é mais favorável para estabelecimento da espécie, considerando as variáveis ambientais utilizadas.

Esses MDEs foram comparados de forma qualitativa/descritiva e classificados em: adequado (bom), razoável e inadequado (ruim), conforme a semelhança dos valores de maior potencial de ocorrência nas superfícies de MDE aos limites de distribuição de ocorrência conhecida para cada espécie.

Tabela 3.1 – Espécies modeladas pertencentes a família Arecaceae (DRANSFIELD et al., 2005), suas regiões de ocorrência segundo Henderson et al. (1995) e qualidade dos modelos de distribuição potencial de distribuição de espécies (MDE) a partir do algoritmo Maxent. Região de ocorrência: Central (CE); Amazônica (AM); e Costa Atlântica (CA). Espécies endêmicas do Brasil marcadas com “\*”.

Espécies	nº de ocorrências total	Região de ocorrência segundo Henderson et al. (1995)	Qualidade do MDE	Variáveis preditoras que apresentam mais de 10% de contribuição relativa para o modelo
<i>Mauritia flexuosa</i> L. f.	12	CE	ruim	hand100
<i>Mauritiella aculeata</i> (Kunth) Burret	11	AM	ruim	bio11, bio4 e prec11
<i>Mauritiella armata</i> (Mart.) Burret	17	AM	ruim	bio17, bio4, bio15 e prec11
<i>Allagoptera campestris</i> (Mart.) Kuntze	37	CE	razoável	altitude e bio11
<i>Allagoptera leucocalyx</i> (Drude) Kuntze	18	CE	ruim	bio17, tmin6 e prec11

Tabela 3.1 – Continuação

Espécies	n° de ocorrências total	Região de ocorrência segundo Henderson et al. (1995)	Qualidade do MDE	Variáveis predictoras que apresentam mais de 10% de contribuição relativa para o modelo
<i>Attalea dubia</i> (Mart.) Burret*	15	CA	razoável	tmax10, prec2, bio4 e prec11
<i>Attalea eichleri</i> (Drude) A. J. Hend.	33	CE	razoável	bio17 e bio4
<i>Attalea geraensis</i> Barb. Rodr.	20	CE	razoável	tmin6, bio17 e bio11
<i>Attalea humilis</i> Mart. ex Sprengel*	21	CA	ruim	tmax10 e altitude
<i>Attalea maripa</i> (Aubl.) Mart.	10	AM	ruim	altitude, prec2 e declividade
<i>Attalea oleifera</i> Barb. Rodr.*	14	CA	ruim	prec2
<i>Attalea phalerata</i> Mart. ex Spreng.	12	CE	ruim	bio17 e tmax10
<i>Butia capitata</i> (Mart.) Becc.	13	CE	ruim	altitude, prec2 e hand100
<i>Butia paraguayensis</i> (Barb. Rodr.) L. H. Bailey	18	CE	razoável	bio11, bio17 e tmin6
<i>Lytocaryum hoehnei</i> (Burret) Toledo*	16	CA	bom	tmax10, bio11 e declividade
<i>Syagrus cocoides</i> Mart.*	12	CE	razoável	bio11 e bio17
<i>Syagrus comosa</i> (Mart.) Mart.*	39	CE	razoável	altitude, bio17, prec11 e bio4
<i>Syagrus harleyi</i> Glassman*	12	CE	razoável	prec2 e altitude
<i>Syagrus microphylla</i> Burret*	13	CE	razoável	prec2 e altitude
<i>Syagrus oleracea</i> (Mart.) Becc.	73	CE	razoável	tmin6, altitude, bio4 e bio15
<i>Syagrus petraea</i> (Mart.) Becc.	41	CE	ruim	altitude, bio17 e prec11
<i>Syagrus pseudococos</i> (Raddi) Glassman*	14	CA	ruim	tmax10, prec11 e declividade
<i>Syagrus romanzoffiana</i> (Cham.) Glassman	209	CA	ruim	bio11, bio4 e tmin6

Tabela 3.1 – Continuação

<b>Espécies</b>	<b>n° de ocorrências total</b>	<b>Região de ocorrência segundo Henderson et al. (1995)</b>	<b>Qualidade do MDE</b>	<b>Variáveis preditoras que apresentam mais de 10% de contribuição relativa para o modelo</b>
<i>Acrocomia aculeata</i> (Jacq.) Lodd. Ex Mart.	66	CE	ruim	bio11, bio4, tmax10, bio15 e prec2
<i>Astrocaryum aculeatissimum</i> (Schott.) Burret*	22	CA	bom	tmax10 e altitude
<i>Astrocaryum campestre</i> Mart.	12	CE	razoável	bio17 e declividade
<i>Astrocaryum gynacanthum</i> Mart.	17	CE	ruim	tmin6 e bio11
<i>Astrocaryum vulgare</i> Mart.	10	AM	ruim	bio11, bio15 e bio4
<i>Bactris acanthocarpa</i> Mart.	27	AM e CA	ruim	tmin6, altitude e prec11
<i>Bactris concinna</i> Mart.	10	AM	razoável	prec11, bio4 e altitude
<i>Bactris elegans</i> Barb.Rodr.	10	AM	ruim	altitude, bio4 e bio11
<i>Bactris hatschbachii</i> Noblick ex A.J. Hend.*	19	CA	razoável	tmax10, altitude e prec2
<i>Bactris hirta</i> Mart.	69	AM e CA	bom	bio17 e tmin6
<i>Bactris maraja</i> Mart.	40	AM	razoável	bio4, bio17 e hand100
<i>Bactris oligocarpa</i> Barb.Rodr.	11	AM	ruim	tmin6 e prec11
<i>Bactris pickelii</i> Burret*	10	CA	razoável	prec2, tmax10 e bio4
<i>Bactris setosa</i> Mart.*	46	CA	bom	tmax10, bio4, bio17 e prec2
<i>Desmoncus orthacanthos</i> Mart.	19	AM, CE e CO	ruim	bio15, tmin6 e tmax10
<i>Desmoncus polyacanthos</i> Mart.	28	AM, CE e CO	razoável	bio4, declividade, altitude e prec11
<i>Barcella odora</i> (Trail) Drude*	10	AM	bom	prec2 e bio11
<i>Socratea exorrhiza</i> (Mart.) H. Wendl.	23	AM	ruim	bio4, hand100 e prec11

Tabela 3.1 – Conclusão

Espécies	nº de ocorrências total	Região de ocorrência segundo Henderson et al. (1995)	Qualidade do MDE	Variáveis preditoras que apresentam mais de 10% de contribuição relativa para o modelo
<i>Chamaedorea pauciflora</i> Mart.	16	AM	ruim	bio15, prec11, bio4 e hand100
<i>Chamaedorea pinnatifrons</i> (Jacq.) Oerst.	12	AM	ruim	prec11, hand100 e bio4
<i>Euterpe edulis</i> Mart.	62	CA	bom	tmax10 e bio4
<i>Euterpe oleracea</i> Mart.	15	AM	razoável	prec2, prec11, bio4 e bio11
<i>Euterpe precatoria</i> Mart.	16	AM	razoável	bio4, prec11 e altitude
<i>Geonoma brevispatha</i> Barb. Rodr.	39	CE	ruim	altitude, tmin6 e tmax10
<i>Geonoma brongniartii</i> Mart.	16	AM	razoável	bio15, bio4, bio17, prec11 e prec2
<i>Geonoma camana</i> Trail	12	AM	razoável	prec11, hand100 e bio15
<i>Geonoma deversa</i> (Poit.) Kunth	45	AM	ruim	bio4, bio17, hand100 e prec11
<i>Geonoma gamiova</i> Barb. Rodr.*	37	CA	bom	bio4, tmax10, bio15 e bio17
<i>Geonoma leptospadix</i> Trail	15	AM	razoável	tmin6, altitude e bio4
<i>Geonoma macrostachys</i> Mart.	46	AM	razoável	bio17, prec11, hand100 e bio4
<i>Geonoma maxima</i> (Poit.) Kunth	32	AM	razoável	bio17 e bio4
<i>Geonoma pauciflora</i> Mart.*	47	CA	razoável	bio4, bio17 e tmax10
<i>Geonoma pohliana</i> Mart.*	33	CA	razoável	bio4, tmax10, altitude e bio17
<i>Geonoma schottiana</i> Mart.*	61	CA	bom	tmax10, bio11 e prec2
<i>Geonoma stricta</i> (Poit.) Kunth	76	AM	razoável	bio17, prec11 e bio4

Tabela 3.2 – Classificação taxonômica, segundo DRANSFIELD et al. (2005), das espécies de palmeiras utilizadas para a modelagem da distribuição do nicho ecológico a partir do algoritmo Maxent.

Subfamília	Tribo	Sub-tribo	Gênero
Calamoideae	Lepidocaryeae	Mauritiinae	Mauritia
			Mauritiella
Arecoideae	Cocoseae	Attaleinae	Allagoptera
			Attalea
			Butia
			Lytocaryum
		Bactridinae	Syagrus
			Acrocomia
			Astrocaryum
		Elaeidinae	Bactris
			Desmoncus
		Iriarteae	Chamaedoreae
Socratea			
Chamaedorea			
Euterpe			
Geonomateae			Geonoma

Os MDE gerados para *Euterpe edulis* Mart. (Figura 3.2a), *Barcella odora* (Trail) Drude. (Figura 3.3a) e *Bactris setosa* Mart. (Figura 3.4a), foram considerados adequados para a definição dos limites do nicho ecológico da espécie, ou seja, os locais indicados como de maior potencial para ocorrência da espécie (cores quentes representam valores mais próximos a 1 nos MDEs) corresponderam às áreas de ocorrência descritas na literatura (HENDERSON et al., 1995). A *E. edulis* é típica da Mata Atlântica (figura 3.2b) e pode se encontrada desde o nível do mar até 1000m de altitude (HENDERSON et al., 1995). A *B. odora* é endêmica da região Amazônica no Brasil (Figura 3.3b) e é encontrada ao norte do Rio Negro, nas áreas de solo arenoso nas campinaranas (HENDERSON et al., 1995; PINTAUD et al., 2008). A ocorrência de *B. setosa* (Figura 3.4b) está relacionada a regiões úmidas e de baixas altitudes, na região da Mata Atlântica em floresta e lugares

abertos (HENDERSON et al., 1995; OLIVEIRA-FILHO; FONTES, 2000; TOLEDO; FISCH, 2006).

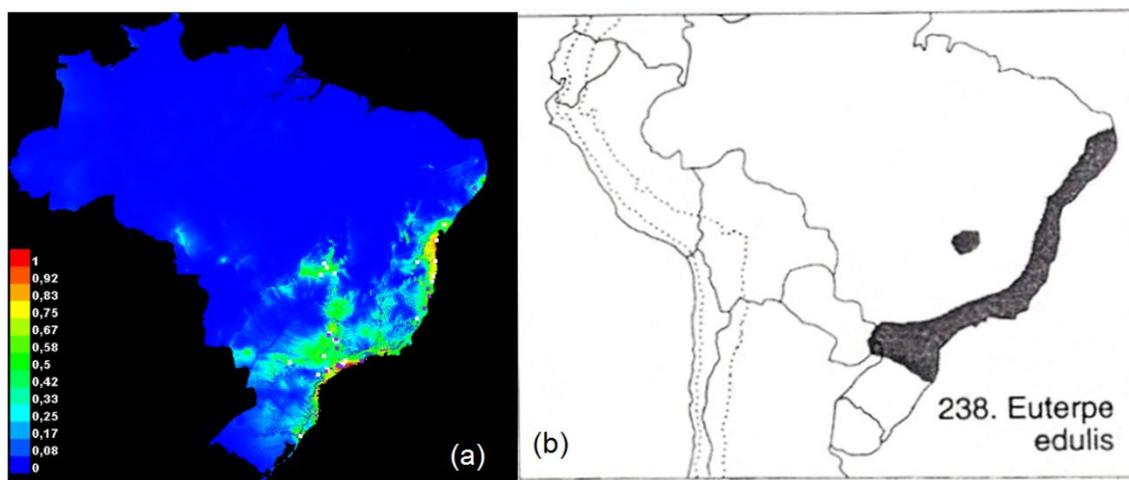


Figura 3.2 – (a) Modelo potencial de distribuição (MDE) de *Euterpe edulis* Mart. gerado pelo algoritmo Maxent e (b) distribuição de *E. edulis* nas Américas, segundo Henderson et al. (1995).

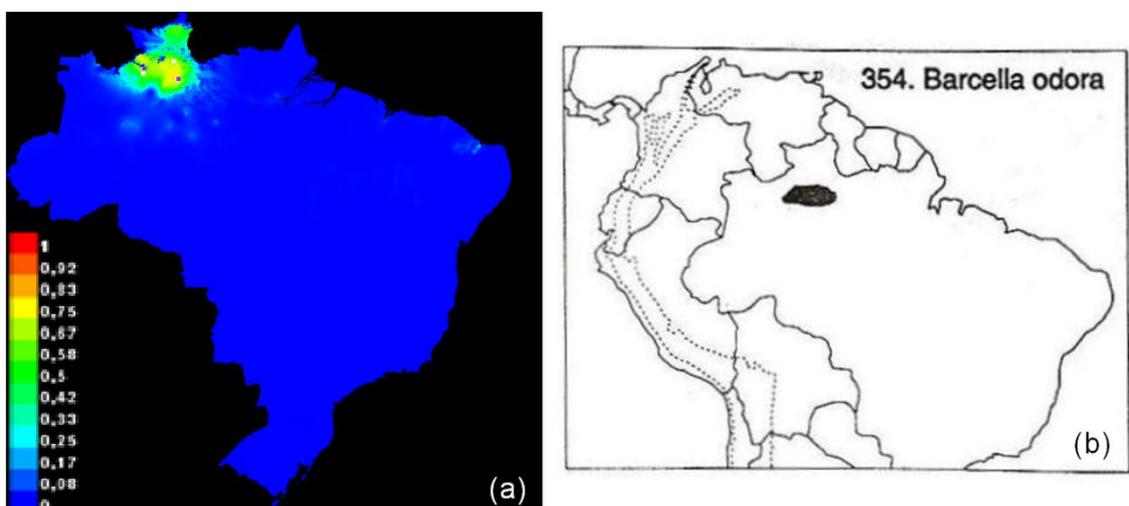


Figura 3.3 – (a) Modelo potencial de distribuição (MDE) de *Barcella odora* (Trail) Drude gerado pelo algoritmo Maxent e (b) distribuição de *B. odora* nas Américas, segundo Henderson et al. (1995).

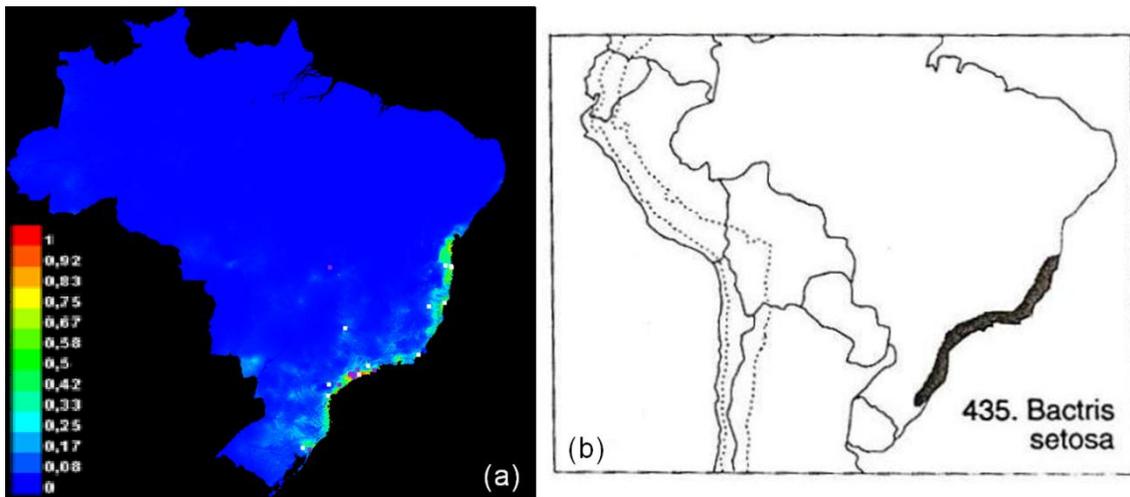


Figura 3.4 – (a) Modelo potencial de distribuição (MDE) de *Bactris setosa* Mart. gerado pelo algoritmo Maxent e (b) distribuição de *B.setosa* nas Américas, segundo Henderson et al. (1995).

Nestes casos, o conjunto de variáveis ambientais definidas para a modelagem foi adequado para a determinação do nicho ecológico da espécie. A identificação das variáveis que mais contribuíram para o modelo resultante baseou-se nos valores dos testes da porcentagem de contribuição da variável para o modelo e dos valores do teste Jackknife (ELITH et al., 2011). Para *E. edulis* as variáveis tmax10 (temperatura máxima do mês de outubro) e bio4 (sazonalidade de temperatura) foram as variáveis predictoras mais importantes para o MDE. As variáveis prec2 (precipitação do mês de fevereiro) e bio11 (temperatura média do trimestre mais frio) foram as mais importantes para o MDE de *B. odora*. Para *B. setosa*, as variáveis tmax10, bio4, bio17 (precipitação do trimestre mais seco) e prec2, nesta ordem, foram as que apresentaram contribuições acima de 10% para o modelo, bem como, implicaram em grandes alterações de desempenho quando retiradas e/ou utilizadas isoladamente para geração dos modelos, na análise Jackknife. Este resultado de contribuição de variáveis está de acordo com o esperado, uma vez que a distribuição das riquezas de espécies de palmeiras são relacionadas à disponibilidade de água (BJORHOLM et al., 2005), e essas espécies tendem a ocorrer em regiões de altas temperaturas e umidade (GREENWOOD; WING, 1995; SVENNING et al., 2008a).

Do mesmo modo que para *E. edulis*, *B. odora* e *B. setosa*, os resultados do processo de modelagem foram adequados em representar a distribuição geográfica de acordo com o que se conhece da literatura (Figura C.1, Apêndice C): *Lytocaryum hoehnei* (Burret) Toledo, *Astrocaryum aculeatissimum* (Schott.) Burret, *Bactris hirta* Mart., *Geonoma gamiova* Barb. Rodr. e *Geonoma schottiana* Mart.. Para estas espécies, os resultados dos modelos foram considerados bons, pela compatibilidade entre a distribuição de probabilidade gerada e as ocorrências descritas, sendo que as variáveis de maior contribuição para a maioria dos MDE foram a tmax10, prec2 e bio4.

Para 26 espécies de palmeiras (Tabela 3.1, qualidade de MDE = razoável) os MDE não identificaram as regiões potenciais de presença da espécie da mesma forma como para as espécies citadas anteriormente. Para algumas espécies como *Attalea dubia* (Mart.) Burret (Figura 3.5), o MDE indicou regiões favoráveis de nicho ecológico compatível com sua distribuição descrita, mas também apontou outras áreas potenciais, de características biofísicas semelhantes nas regiões norte e central, onde a espécie não ocorre (HENDERSON et al., 1995). Talvez outros processos não incluídos entre as variáveis disponíveis para modelagem, como acesso e relações interespecíficas (competição, por exemplo), sejam limitantes da ocorrência.

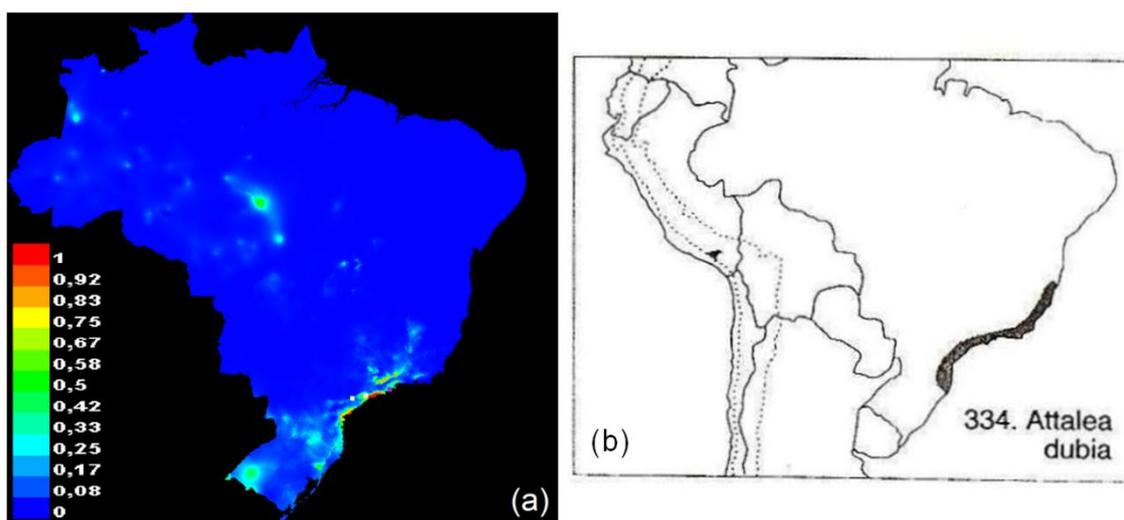


Figura 3.5 – (a) Modelo potencial de distribuição de *Attalea dubia* (Mart.) Burret gerado pelo algoritmo Maxent e (b) distribuição de *A. dubia* nas Américas, segundo Henderson et al. (1995).

Para outras espécies, como *Euterpe oleracea* Mart. (Figura 3.6), os MDEs indicou uma grande área de probabilidade de ocorrência da espécie, por toda bacia Amazônica (valores próximos a 0,5, correspondentes a tons de verde na Figura 3.6a). Contudo somente os valores mais altos do modelo, iguais ou maiores que 0,75 (cores mais quentes) correspondem às áreas onde a espécie ocorre, segundo Henderson et al. (1995). Pode-se supor também nestes casos que as variáveis ambientais selecionadas indicam potencial distribuição muito mais ampla que a ocorrência real da espécie, e que outros fatores, não considerados entre as variáveis utilizadas restringem sua distribuição a estas áreas altamente favoráveis.

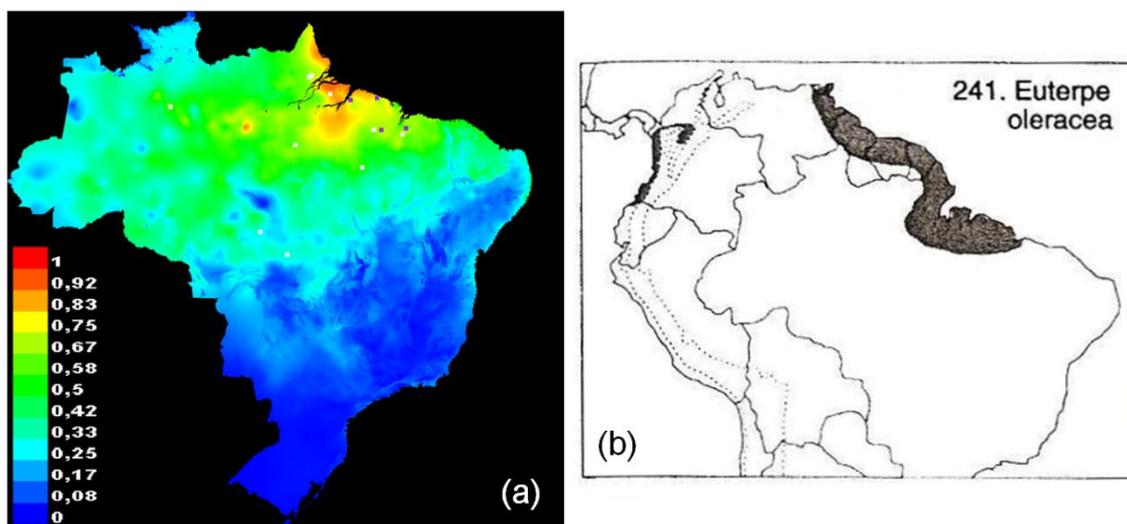


Figura 3.6 – (a) Modelo potencial de distribuição de *Euterpe oleracea* Mart. gerado pelo algoritmo Maxent e (b) distribuição de *E. oleracea* nas Américas, segundo Henderson et al. (1995).

Além de *A. dubia* e *E. oleracea*, outras espécies apresentaram resultados de MDE com avaliação semelhante (Tabela 3.1; Figura C.2, Apêndice C): *Allagoptera campestris* (Mart.) Kuntze, *Attalea eichleri* (Drude) A. J. Hend., *Attalea geraensis* Barb. Rodr., *Butia paraguayensis* (Barb. Rodr.) L. H. Bailey, *Syagrus cocoides* Mart., *Syagrus comosa* (Mart.) Mart., *Syagrus harleyi* Glassman, *Syagrus microphylla* Burret, *Syagrus oleracea* (Mart.) Becc., *Astrocaryum campestre* Mart., *Bactris concinna* Mart., *Bactris hatschbachii* Noblick ex A.J. Hend., *Bactris maraja* Mart., *Bactris pickelii* Burret, *Desmoncus polyacanthos* Mart., *Euterpe oleracea* Mart., *Euterpe precatória* Mart., *Geonoma brongniartii* Mart., *Geonoma camana* Trail, *Geonoma leptospadix* Trail,

*Geonoma macrostachys* Mart., *Geonoma maxima* (Poit.) Kunth, *Geonoma pauciflora* Mart., *Geonoma pohliana* Mart., *Geonoma stricta* (Poit.) Kunth. Os MDE resultantes para estas espécies foram considerados razoáveis, pois as áreas com maiores potenciais de ocorrência correspondem à distribuição descrita para a espécie. Estes MDE podem ser usados para representar a distribuição destas espécies desde que sejam considerados apenas os locais correspondentes aos valores de probabilidade maior ou igual a 0,75. Obteve-se ainda um subgrupo de espécies para os quais os MDE não definiram regiões com alta probabilidade, como no caso da *Attalea phalerata* Mart. ex Spreng. (Figura 3.7a). Henderson et al. (1995) descrevem a distribuição de *A. phalerata* ao longo da periferia da região sudeste da Amazônia, chegando até o planalto do Brasil (Figura 3.7b). Talvez o número de ocorrência de *Attalea phalerata* disponível (12 ocorrências) não tenha sido suficiente para modelar a distribuição de seu nicho potencial. Considerando ainda que os limites de sua distribuição incluem áreas fora do Brasil, o modelo obtido neste trabalho não representou toda variabilidade ambiental da espécie para prever sua ocorrência potencial.

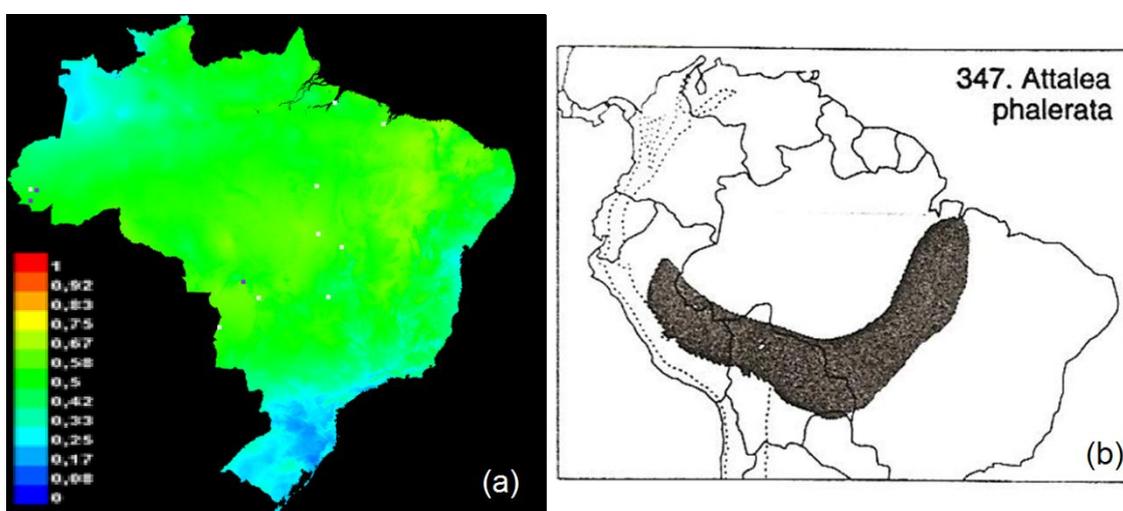


Figura 3.7 – (a) Modelo potencial de distribuição de *Attalea phalerata* Mart. ex Spreng gerado pelo algoritmo Maxent e (b) distribuição de *A. phalerata* segundo Henderson et al. (1995).

No caso da espécie *Attalea oleifera* Barb. Rodr., o MDE obtido também não representou adequadamente a distribuição do nicho ecológico da espécie (Figura 3.8a). Na região de Mata Atlântica (região costeira do Brasil) onde a ocorrência é descrita, os

potenciais foram menores que os potenciais obtidos para a região Amazônica, onde a espécie não ocorre.

A espécie *Syagrus romanzoffiana* (Cham.) Glassman tem ampla distribuição na região sudeste o que não foi representado no MDE respectivo (Figura 3.8b). A concentração dos pontos de ocorrência de *S. romanzoffiana* no estado de São Paulo foi limitante para indicar as áreas potenciais como restritas para este estado.

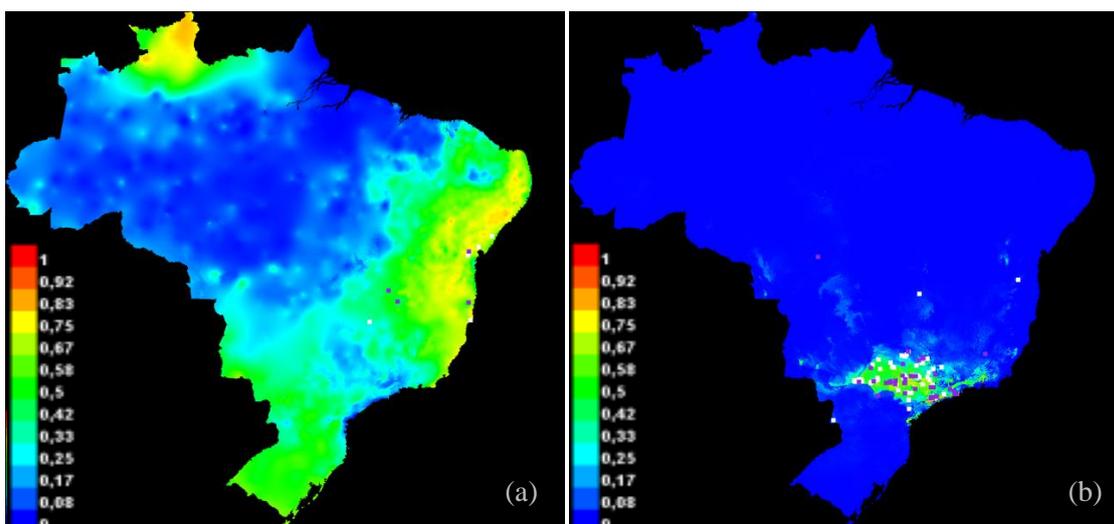


Figura 3.8 – Modelo potencial de distribuição de (a) *Attalea oleifera* Barb. Rodr. e de (b) *Syagrus romanzoffiana* (Cham.) Glassman, gerados pelo algoritmo Maxent.

Outras espécies também apresentaram MDE inadequados (Tabela 3.1; Figura C.3, Apêndice C), ou seja, MDE indicando áreas potenciais de ocorrência da espécie muito diferentes dos padrões de distribuição da espécie conhecido e descritos na literatura (HENDERSON et al., 1995): *Mauritia flexuosa* L. f., *Mauritiella aculeata* (Kunth) Burret, *Mauritiella armata* (Mart.) Burret, *Allagoptera leucocalyx* (Drude) Kuntze, *Attalea humilis* Mart. ex Sprengel, *Attalea maripa* (Aubl.) Mart., *Butia capitata* (Mart.) Becc., *Syagrus petraea* (Mart.) Becc., *Syagrus pseudococos* (Raddi) Glassman, *Acrocomia aculeata* (Jacq.) Lodd. Ex Mart., *Astrocaryum gynacanthum* Mart., *Astrocaryum vulgare* Mart., *Bactris acanthocarpa* Mart., *Bactris elegans* Barb.Rodr., *Bactris oligocarpa* Barb.Rodr., *Socratea exorrhiza* (Mart.) H. Wendl., *Chamaedorea*

*pauciflora* Mart., *Chamaedorea pinnatifrons* (Jacq.) Oerst., *Geonoma brevispatha* Barb. Rodr. e *Geonoma deversa* (Poit.) Kunth. As variáveis ambientais foram selecionadas a partir das restrições fisiológicas genéricas da família, o que certamente impossibilitou a predição de ocorrência potencial de espécies com restrições particulares, como por exemplo, a *Allagoptera leucocalyx* que tem preferência por solos arenosos, e é genericamente mais resistente a condições de seca e frio. Outra questão importante é a distribuição das espécies em relação à escala: há palmeiras que se estendem por todo o bioma de cerrado ou floresta amazônica, cujas distribuições podem ser modeladas com dados de resolução de 1 km, como as variáveis ambientais deste trabalho. Há, contudo espécies típicas de ecossistemas de menor extensão, como o buriti (*Mauritia flexuosa*) e a buritirana (*Mauritiella aculeata*) que formam os buritizais, nas veredas. Apesar de poderem acompanhar o curso de rios por grandes extensões no cerrado, as veredas apresentam, analogamente às matas ciliares, pequena largura, o que torna o estudo da distribuição de suas palmeiras típicas, incompatível com a resolução deste estudo.

Das espécies endêmicas do Brasil (18 espécies), apenas três (*Attalea oleifera*, *Attalea humilis* e *Syagrus pseudococos*) obtiveram MDEs considerados inadequados em relação a sua distribuição conhecida, indicando que as variáveis ambientais selecionadas foram de modo geral, suficientes para descrever o gradiente ambiental para as espécies neste recorte geográfico.

No caso da espécie *Attalea oleifera* não foi possível associar o padrão de alta probabilidade, “erroneamente” apresentado em seu MDE (Figura 3.8a), a nenhuma das variáveis ambientais utilizadas (Apêndice B). A *Attalea humilis* é uma espécie endêmica da região central-sudeste da Mata Atlântica (LORENZI et al., 2004) e seu MDE (Figura C.3e, Apêndice C) apresentou áreas potenciais de ocorrência na Amazônia Ocidental, onde ela não ocorre, concordantes com valores elevados para a variável *prec11* (Figura B.1b, Apêndice B). A *Syagrus pseudococos* é endêmica da região sudeste, de ocorrência no Espírito Santo, São Paulo e Rio de Janeiro, na Mata Atlântica (LORENZI et al., 2004), e também apresentou um MDE localidades pontuais (Figura C.3w, Apêndice C) nas regiões norte e centro oeste com altos valores de ocorrência potencial, também

presentes na variável prec11 (Figura B.1b, Apêndice B). Estes resultados sugerem que a variável prec11 deve ser reavaliada para a modelagem destas espécies endêmicas.

Para as espécies não endêmicas cujos MDEs não foram adequados para representar sua distribuição, deve-se considerar que apenas parte do seu gradiente ambiental foi informado para a construção dos modelos. Como discutido para *Attalea phalerata*, por não conter toda a variabilidade ambiental da espécie, a representação da distribuição destas espécies no Brasil foi comprometida. Por sua vez, para as espécies que ocorrem em condições ambientais muito específicas, como no exemplo anterior das veredas no cerrado, ou de distribuições restritas, as variáveis selecionadas para a família não deram conta das particularidades de cada espécie.

Os MDE avaliados de bom a razoável, correspondem às espécies de distribuição relacionadas a uma das 3 grandes regiões de endemismo definidos por Henderson et al. (1995): região Amazônica, região Central (Cerrado, Caatinga e Pantanal) e região da Costa Atlântica Brasileira. Pode-se então afirmar que a modelagem de distribuição potencial de espécies, com o conjunto de variáveis ambientais disponíveis, é uma ferramenta que permite representar a distribuição de espécies e contribuir para a discussão da distribuição das palmeiras em escalas abrangentes, como o território brasileiro. Dentre os MDEs gerados, as espécies com limites de ocorrência na região Costa Atlântica (CA) apresentou um número maior de MDEs bons e razoáveis (11 espécies) em relação aos considerados ruins (4 espécies). Para as espécies Amazônicas (AM) e Central (CE) o número de espécies com MDEs bons e razoáveis (11 e 10) foi muito próximo do número de espécies de MDEs classificados como inadequados (10 e 8 em ambos os casos). Estes resultados indicam a necessidade de se incluir variáveis que representem a variabilidade ambiental das regiões Amazônica e Central.

MDEs mais compatíveis com a distribuição conhecida das espécies seriam obtidos com a escolha de diferentes conjuntos de variáveis particularmente relevantes para cada espécie, pois as espécies possuem necessidades ecológicas e fisiológicas próprias, e, conseqüentemente, diferentes necessidades ambientais. Outras estratégias que poderiam melhorar a representação da distribuição potencial das espécies nos MDE seria incluir

variáveis relacionadas aos biomas ou as regiões de ocorrência proposto por Henderson et al (1995), ou tipos de habitat (alagados, secos, baixos, montanhosos, etc) específico e referentes às condições de solo; ou ainda considerar a modelagem não por espécie, mas por outros agrupamentos taxonômicos (como gênero ou tribo), ou formas de vida, incluindo modo de dispersão ou estrato preferencial, por exemplo.

#### **4.2 Biogeografia das palmeiras no Brasil**

As 58 espécies modeladas representam cerca de apenas 30%, das 195 espécies de palmeiras estimadas para o Brasil (GIULIETTI et al., 2005). Por isso, este tópico não tem a pretensão de discutir a biogeografia da família Arecaceae para o Brasil, mas de incluir as questões históricas para a compreensão da ocorrência e distribuição das espécies estudadas. Entre as monocotiledôneas, a família Arecaceae é considerada umas das mais antigas, datada do início do Cretáceo, há cerca de 100 milhões de anos (JANSSEN; BREMER, 2004). Apresenta importante diversidade de espécies nos trópicos, sendo que os maiores clados (grupos de espécies que apresentam fortes semelhanças) se diversificaram principalmente durante o Terciário (65-62 milhões de anos atrás) (BJORHOLM et al., 2006; JANSSEN; BREMER, 2004; SVENNING et al.; 2008a). Para Svenning et al. (2008a) os padrões geográficos da riqueza de palmeiras no novo mundo (América) parece ser predominantemente o resultado de elevadas taxas de diversificação (evolução) na direção do equador e em climas quentes e úmidos, sustentados ao longo do Terciário (SVENNING et al.; 2008a). Além disso, a flora atual de palmeira do novo mundo, onde o Brasil está incluído, provavelmente originou-se pela combinação da dispersão das espécies para novas regiões com os eventos de vicariância como quebras de antigos limites devido à criação de barreiras pela tectônica de placas, orogenia, etc, dentro de áreas de baixa-latitude e das variações climáticas históricas e atuais (BJORHOLM et al., 2005, 2006).

Henderson et al. (1995) sugerem que atualmente, as palmeiras nas Américas estão restritas e/ou mais diversificadas em 7 grandes regiões do continente americano, sendo que no Brasil existem 3 regiões principais: Amazônica, Brasil Central (Cerrado, Pantanal e Caatinga, principalmente) e Floresta da Costa Atlântica. Portanto, os padrões

biogeográficos de diversidade de palmeiras refletem tanto as condições ambientais quanto a biogeografia histórica de suas espécies pelo continente.

Além da classificação dos resultados dos MDE das espécies estudadas em relação às distribuições descritas na literatura, a Tabela 3.1 apresenta a taxonomia destas espécies na família Arecaceae, e suas respectivas regiões de distribuição definidas por Henderson et al. (1995).

Dentre as 18 espécies endêmicas do Brasil (Tabela 3.1), 13 tem ocorrência na região da Costa Atlântica, seguindo a tendência de alto grau de endemismo de espécies da região (HENDERSON et al., 1995). A distribuição biogeográfica da maioria das espécies modeladas se estendem para áreas adjacentes ao Brasil, em regiões tropicais dos países vizinhos.

Com exceção de *Mauritia flexuosa* L. f., *Mauritiella aculeata* (Kunth) Burret., *Mauritiella armata* (Mart.) Burret, que pertencem a subfamília Calamoideae, todas as demais espécies modeladas pertencem à subfamília Arecoideae. Essas duas subfamílias, Calamoideae e Arecoideae, têm sua rota de dispersão relacionada às terras do Gondwana, principalmente, nas áreas que deram origem à América do Sul (BJORHOLM et al., 2006).

A subfamília Calamoideae é uma linhagem (um grupo) de palmeiras que apresenta como centro de riqueza de espécies as regiões Amazônicas do Brasil, Colômbia e Venezuela (BJORHOLM et al., 2006). As espécies *M. flexuosa*, *M. aculeata*, *M. armata* estão dentro da subtribo Mauritiinae (subfamília Calamoideae, tribo Lepidocaryeae), que hoje é restrita à América do Sul (BJORHOLEM et al., 2006). Essa subtribo, Muritiinae, tem longa história de ocorrência, principalmente, na América do Sul, mas também possui registros na África, durante o final do Cretáceo e início do Terciário (HARLEY, 2006; RULL, 2001). Hoje no Brasil, a *M. flexuosa* é amplamente distribuída e abundante na região do Cerrado (Brasil Central), e em algumas regiões na Amazônia principalmente em área alagadas ou úmidas, em altitudes de aproximadamente 500m (HENDERSON et al., 1995; RABELO et al., 2010). O registro fóssil mostra que as flutuações climáticas do Terciário e Quaternário afetaram a distribuição geográfica da

*M. flexuosa*, e potencialmente, o padrão filogeográfico (HENDERSON et al., 1995). Rabelo et al. (2010) verificaram que, apesar de existir tendências de agrupamentos por localidades nas análises filogenéticas, estes não sustentam a hipótese de que as principais bacias formam quebras filogeográficas importantes para a distribuição das linhagens maternas. Também não há sinal de retração recente no tamanho das subpopulações seguidos por expansão (RABELO et al., 2010). *M. aculeata* é encontrada nas áreas acima do rio negro, ao longo das margens inundadas dos córregos e rios de águas negras, a baixas elevações (HENDERSON et al., 1995). Já *M. armata* é amplamente distribuída na região amazônica em uma variedade de habitats, como savanas, margens de rios, florestas de galeria e terras baixas (HENDERSON et al., 1995). Os MDE gerados para as espécies da subfamília Calamoideae, não foram concordantes com as distribuições descritas em literatura, provavelmente devido às diferentes condições de habitats e história de ocupação das espécies que exigem diferentes conjuntos de variáveis ambientais atuais. Contudo, seria interessante adequar o conjunto de variáveis ambientais, principalmente relacionados ao clima, para se conseguir bons MDE atuais para *M. flexuosa*, *M. aculeata*, *M. armata*. Estudos futuros que com variáveis ambientais melhor relacionadas à biogeografia dessas espécies, poderiam simular MDE com cenários passados e observar a relação desses MDE com a história de clima, geografia e geologia da Terra. As 3 espécies da subfamília Calamoideae não são encontradas somente no Brasil, suas distribuições se estendem para os países vizinhos às áreas das regiões Amazônica e Central do Brasil (HENDERSON et al., 1995), devendo-se, portanto incluir a América do Sul para um estudo biogeográfico dessas espécies.

A subfamília Arecoideae é amplamente distribuída pelas regiões tropicais e subtropicais (BAKER et al., 2011) e sua origem está relacionada ao continente Gondwana (HAHN, 2002). Na América do Sul, a subfamília Arecoideae tem registros de ocorrência e de diversidade desde o início do Terciário (BJORHOLM et al., 2006). Entre as 5 subfamílias de palmeiras (Calamoideae, Nypoideae, Coryphoideae, Ceroxyloideae e Arecoideae), a Arecoideae é a maior e mais diversa (BAKER et al., 2011; BJORHOLM et al., 2006; DRANSFIELD et al., 2005). Esta subfamília possui cerca de 60% dos

gêneros de palmeiras e mais de 50% das espécies de palmeiras. (BAKER et al., 2011). Das 58 espécies modeladas, 55 pertencem à subfamília Arecoideae e estão divididas em 14 gêneros, o que corresponde à cerca de 39% dos 36 gêneros estimados para o Brasil (GIULIETTI et al., 2005). As Arecoideae são encontradas principalmente nas florestas úmidas, mas também podem ocorrer em menor frequência, em locais sazonalmente secos (BAKER et al., 2011). Os maiores valores de riqueza de espécies das Arecoideae no novo mundo se encontram em diferentes áreas da Amazônia (BJORHOLM et al., 2006). A subtribo Bactridinae (subfamília Arecoideae) tem estado presente na América do Sul por pelo menos 40 milhões de anos, sendo que o fóssil mais antigo é associado ao Eoceno médio, quando o clima global era mais quente e úmido (EISERHARDT et al., 2011). Das espécies modeladas, estão neste grupo das Bactridinae, os gêneros *Acrocomia*, *Astrocaryum*, *Bactris* e *Desmoncus*, com ocorrências nas regiões Amazônica, Central e Costa Atlântica no Brasil (EISERHARDT et al., 2011; HENDERSON et al., 1995). Os gêneros *Bactris* e *Astrocaryum* desta subtribo Bactridinae, junto com o gênero *Geonoma*, são os gêneros mais especializados na região da Amazônia (HENDERSON et al., 1995). As espécies *Desmoncus orthacanthos* Mart. e *Desmoncus polyacanthos* Mart., incluídas na subtribo Bactridinae, têm ampla distribuição de ocorrência no Brasil, isto é, nas 3 regiões, Amazônica, Central e Costa Atlântica; mas não ocorrem na região sul do país (HENDERSON et al., 1995). O gênero *Desmoncus* é o único gênero da família *Arecaceae* com hábito lianescente<sup>6</sup> (EISERHARDT et al., 2011). A distribuição das espécies da subtribo Bactridinae reflete a evolução geomorfológica e a história de evolução climática ocorrida na América do Sul após o período Eoceno, quando as temperaturas diminuíram a partir do final do Eoceno (EISERHARDT et al., 2011).

Tanto para a subtribo Bactridinae, quanto para a família *Arecaceae*, a distribuição geográfica das espécies e a diversificação dos grupos estão relacionadas com climas quentes e úmidos na América do Sul (EISERHARDT et al., 2011; SVENNING et al., 2008a). No processo de modelagem, segundo as análises de porcentagem de importância e Jackknife, as variáveis, bio4, bio17 e tmax10 relacionadas com o clima,

---

<sup>6</sup> trepadeiras lenhosas

foram as variáveis ambientais que apresentaram os maiores valores de importâncias para os MDEs.

No Brasil, na região oeste da Amazônia, de Manaus a Santarém, estão as regiões de maior riqueza de espécies de palmeiras (BJORHOLM et al., 2005, 2006). A maioria das espécies modeladas (25 espécies) neste trabalho tem sua ocorrência relacionada a esta região na Amazônia (HENDERSON et al., 1995).

Na região Central Brasileira existem cerca de 11 gêneros e 45 espécies de palmeiras (HENDERSON et al., 1995). No cerrado, a maioria das palmeiras são baixas e com caules subterrâneos, sendo que os gêneros encontrados são *Acrocomia*, *Allagoptera*, *Astrocaryum*, *Attalea*, *Butia* e *Syagrus* (HENDERSON et al., 1995). A *Attalea phalerata*, cujo MDE não correspondeu à sua distribuição conhecida (a área potencial de ocorrência da espécie foi muito ampliada), é uma das poucas palmeiras que ocorrem no pantanal (HENDERSON et al., 1995). Cerca de metade das espécies (11 espécies) que tem sua ocorrência descrita para essa região apresentaram os MDE avaliados como ruins. O que enfatiza a variáveis ambientais de melhor resolução que permitam descrever as variações de habitats nessa região para melhorar as predições da distribuição potencial de palmeiras e, a discussão da distribuição atual, no Brasil Central. O endemismo de espécies de palmeiras na região Costeira Atlântica é alto, com aproximadamente 40 espécies e 10 gêneros de palmeiras (HENDERSON et al., 1995; PINTAUD et al., 2008). Foram modelados os potenciais de distribuição de cerca de 37% (15) das espécies encontradas na região, sendo que para 11 dessas espécies os modelos foram avaliados como bons ou razoáveis. Nas encostas íngremes, a *Euterpe edulis* Mart. e várias espécies de *Bactris*, *Geonoma* e *Attalea* são comuns (HENDERSON et al., 1995).

A *Bactris hirta* Mart. e *Bactris acanthocarpa* Mart. são duas das poucas espécies da família *Arecaceae* que apresentam disjunção na sua distribuição, ou seja, ocorrem na região Atlântica e Amazônica sem continuidade na região Central do Brasil. Este fato enfatiza a probabilidade de ter existido uma ligação no passado entre essas duas florestas (HENDERSON et al., 1995). Henderson et al. (1995) sugerem que no

continente Americano a família Arecaceae apresenta suas distribuições restritas a alguma das 7 regiões definidas pelos autores: região do México, América Central, Caribe, Amazônica, Andina, Central do Brasil e Costa Atlântica. As duas espécies de *Bactris*, *B. hirta* e *B. acanthocarpa*, junto com a *D. orthacanthos* e *D. polyacanthos*, são exemplos de algumas das exceções a essa regra, pois apresentam seu limites de ocorrência registradas em mais de uma dessas regiões de Henderson et al. (1995). Contudo, é necessário melhorar a qualidade dos MDEs para estas espécies, pois somente para *B. hirta*, o MDE representou as áreas potenciais de ocorrência com ampla distribuição em diferentes regiões, definidas por Henderson et al. (1995) como existentes no Brasil.

De modo geral, a família Arecaceae tem ampla distribuição por todo o Brasil, e a distribuição das espécies está relacionada com a história de dispersão e ocorrência dessa família na América do Sul (BJORHOLM et al., 2005, 2006; PINTAUD et al., 2008, SVENNING et al., 2008a).

### 3.5 CONCLUSÕES E RECOMENDAÇÕES

As informações sobre a presença de palmeiras no Brasil provenientes de coleções naturais (herbários e museus) foram suficientes para este experimento inicial de modelagem das *Arecaceae*, constituindo uma fonte alternativa de dados para a geração de modelos preditivos de distribuição de espécies. No entanto, para a utilização desta fonte de dados provenientes das coleções naturais, é necessário fazer uma revisão dos espécimes com relação a identificação e taxonomia, bem como, a verificação e correções das coordenadas geográficas fornecidas.

A escolha de um conjunto único de variáveis ambientais para modelar a distribuição potencial de todas as espécies da família *Arecaceae*, permitiu representar adequadamente metade da distribuição potencial das espécies para as quais havia dados de ocorrência disponíveis no banco de dados. Contudo, para o estudo de biogeografia e ecologia das *Arecaceae* na escala espacial estudada, é necessário refinar os modelos de distribuição para aquelas espécies de palmeiras cujas distribuições não foram adequadamente representadas nos MDEs.

As seguintes questões devem ser consideradas para o subgrupo de espécies cujos MDEs foram classificados como inadequados:

- rever a distribuição dos pontos de ocorrência de espécies, evitando concentração em função de diferentes esforços de coleta em uma mesma região;
- considerar agrupar as espécies de acordo com suas exigências ambientais específicas e histórias biogeográficas e filogenéticas, como grupos funcionais, gêneros ou tipo de dispersão, aumentando o número de ocorrência para construção dos modelos.
- verificar as restrições fisiológicas das espécies com distribuição restrita para escolha de variáveis adicionais;
- no caso das espécies de ampla distribuição, considerar a ampliação da área de estudo para a América do Sul, de modo a incluir todo o gradiente ambiental da espécie;

- considerar a construção de um conjunto de variáveis ambientais com resolução espacial mais detalhada para modelar a distribuição de espécies restritas a ambientes particulares (como por exemplo, as espécies de veredas);
- considerar um conjunto de variáveis ambientais que estejam relacionadas aos biomas ou as regiões de ocorrência de palmeiras proposta por Henderson et al (1995);
- considerar a inclusão de variáveis ambientais relacionadas às restrições de solo, e variáveis que associadas ao processo biogeográfico, como clima passado, por exemplo.

Tomando-se em conta as discussões dos resultados e considerando as ressalvas apresentadas, pode-se afirmar que os modelos de distribuição de espécies baseados em nicho ecológico são uma ferramenta útil para representação espacial da ocorrência de espécies de palmeiras compatível com a escala espacial para estudos relacionados à biogeografia. MDEs permitem também discutir as variáveis ambientais relacionadas à distribuição atual do grupo. Os MDEs avaliados como adequados para representar a distribuição da espécie permitem uma representação cartográfica consistente com as condições ambientais do território e indicam os limites geográficos de ocorrência das espécies ou do grupo de palmeiras.

Analisar os MDEs considerando-se a taxonomia e a história de dispersão do grupo ampliaram a utilidade da modelagem de distribuição potencial de espécies, na medida em que permitiu o questionamento sobre as variáveis importantes, a inclusão de variáveis históricas e a suposição de novos experimentos. Uma vez que sejam obtidos MDEs adequados para representar a distribuição de todas as espécies de Arecaceae, será possível discutir espacialmente as formas de distribuição de riqueza e os processos biogeográficos que condicionam a ocorrência da família no Brasil.

## CAPÍTULO 4

### 4.1 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Este trabalho apresentou o uso de técnicas de modelagem espacial para estudo de distribuição de palmeiras em diferentes abordagens para duas escalas espaciais: o estudo de *Euterpe edulis* na Mata Atlântica e a distribuição das espécies da família Arecaceae no Brasil. A escala de observação e os tipos de dados de entrada condicionaram a definição da metodologia e a questão colocada para cada abordagem. Dados adquiridos em parcelas de 1 ha, ao longo de um gradiente altitudinal permitiram discutir a autocorrelação espacial da densidade de *E.edulis* e verificar quais variáveis ambientais poderiam estar relacionadas com sua distribuição espacial na Mata Atlântica. Dados de ocorrência de espécie obtidos a partir de herbários, por não terem a mesma exatidão de posicionamento e critério amostral, não permitiriam o mesmo tipo de análise e discussão. Em contrapartida, possibilitam a representação das distribuições espaciais atuais das espécies, desde que modelos adequados sejam produzidos. Considerando o Brasil como extensão de escala e os dados climáticos provenientes do sensoriamento remoto, os MDEs podem ser úteis para discutir biogeografia, desde que sejam consideradas as limitações e recomendações descritas neste trabalho.

De maneira mais específica, do estudo da densidade de *E.edulis* na Mata Atlântica, pode-se ressaltar as seguintes contribuições:

- para uso da variável distância vertical gerada pelo HAND na área de estudo, o PESM, foi feita uma mudança no algoritmo original, utilizando-se a direção de fluxo multidirecional para descrever o caminho preferencial da água no terreno que é necessário para a determinação da conexão hidrológica entre os pontos da grade e a rede de drenagem. Originalmente, o algoritmo HAND foi gerado utilizando-se o fluxo unidirecional, contudo, em terrenos mais acidentados, verificou-se uma grande melhora na descrição dos fluxos e nos resultados finais, ao se utilizar a abordagem multidirecional;

- no interior das parcelas de 1 ha, foi verificada a presença da autocorrelação espacial significativa, principalmente, para a primeira classe de distância para os dados de densidade de *E. edulis* considerando as subparcelas (100m<sup>2</sup>) como unidades amostrais. Assim, a componente espacial de autocorrelação deve ser sempre verificada nos estudos que utilizem a densidade das palmeiras e consideradas as unidades amostrais de 100 m<sup>2</sup> dispostas em grade regular;

- a variável mais importante para a predição da densidade da *E. edulis*, tanto nos modelos de regressão simples quanto os múltiplos foi a variável distância vertical - HAND multidirecional.

Novos estudos para esta escala de observação local poderiam ser realizados selecionando de forma aleatória as subparcelas para aumentar o número de amostras de entrada para os modelos, desde que sejam consideradas as restrições verificadas neste trabalho para garantir a independência entre essas unidades amostrais. Para tanto deve-se também aumentar a resolução espacial das variáveis ambientais disponíveis a partir do sensoriamento remoto, ou realizar levantamentos para gerar variáveis com maior detalhamento de informação de modo a expandir as predições para o PESM. Para a geração dos modelos, também seria necessário complementar a amostragem em regiões não amostradas no gradiente ambiental, como em algumas faixas altitudinais, intervalos de HAND, etc. A ausência de informação em alguns intervalos do gradiente ambiental gera muitas áreas de incerteza nas predições realizadas a partir dos modelos gerados.

Quanto ao uso de modelos potenciais de distribuição de espécies, utilizando o algoritmo Maxent, para estudo da distribuição de Arecaceae no Brasil, ressaltam-se as seguintes contribuições:

- a seleção de variáveis ambientais a partir das restrições fisiológicas/ambientais genéricas da família Arecaceae (prec2, prec11, tmin6, tmax10, bio4, bio11, bio15, bio17, altitude, declividade e HAND) para modelar a distribuição das (58) espécies disponíveis gerou modelos (MDEs) compatíveis com a descrição da literatura para aproximadamente metade das espécies estudadas (8 bons, 26 razoáveis, 24 inadequados);

- os fatores relacionados à falta de correspondência entre os MDEs gerados e a distribuição da espécie descrita na literatura foram discutidos. Como esperado, espécies de hábitos e restrições fisiológicas muito diferentes dos elencados para a família não obtiveram MDEs adequados. Espécies de ocorrência restrita, pelo limite de resolução (~1km) das variáveis ambientais, e espécies de distribuição ampla com limites externos ao Brasil, cujos modelos não incluíram todo o gradiente ambiental da espécie, também obtiveram MDEs inadequados;

- a maioria das espécies endêmicas e de Mata Atlântica apresentaram MDEs avaliados como bons ou razoáveis, o que evidencia a necessidade de se selecionar e incluir outras variáveis que incorporem a variabilidade de preferência ambiental das palmeiras na Amazônia e da região Central do Brasil;

- a análise biogeográfica das *Arecaceae* no Brasil, tomando-se por base a representação da distribuição das espécies a partir de MDEs, apesar de simples e preliminar introduz e exemplifica o tipo de análise que deverá ser completada com o refinamento dos MDEs considerados inadequados. Contudo, pôde-se verificar que a abordagem de MDEs na escala adotada (Brasil) contribui para apresentar e discutir os padrões biogeográficos de família.

Dentre as recomendações e trabalhos futuros listados no capítulo 3, a inclusão do processo históricos na modelagem de distribuição de espécies é a questão mais importante e difícil de ser implementada. Incluir novas variáveis para melhorar e refinar os MDEs inadequados é por sua vez, a próxima tarefa que permitirá completar a discussão sobre biogeografia das *Arecaceae* no Brasil.

A distribuição atual das palmeiras depende dos processos históricos e ecológicos que ocorreram em diferentes escalas espaciais e temporais. As duas abordagens de modelagem da distribuição de palmeiras apresentadas neste trabalho, consideradas as respectivas limitações contribuem para entendimento sobre as variáveis ambientais relacionadas à distribuição geográfica das palmeiras em diferentes escalas no Brasil.

Como trabalhos futuros recomenda-se:

- Adquirir variáveis ambientais com resolução adequada para descrever variações no interior das parcelas de 1ha e ao longo do PESM, para que se possa prever a densidade de *E. edulis*, nesta escala de observação considerando as subparcelas e suas variabilidades ambientais;
- Modificar o desenho amostral para aquisição de novos dados de campo, de forma que as subparcelas (de 10x10m) não sejam dependentes entre si, como observados no interior das parcelas para a densidade de *E. edulis*. Desta forma seria possível utilizar as subparcelas como unidades amostrais, e modelos com maior número de amostras de entrada poderiam ser elaborados, desde que também sejam levantadas variáveis ambientais com detalhamento compatível com a escala espacial das subparcelas;
- Testar modelos que considerem outras formas de regressão como de Gompertz, logístico ou a quadrática, pois para valores extremos, os modelos de regressão na forma linear resultaram em densidades de *E. edulis* negativas para os valores iniciais e aumentam até o infinito, fatos que não ocorrem na natureza;
- Para a discussão da biogeografia das palmeiras, deve-se melhorar a qualidade dos modelos para que representem a distribuição de ocorrência de muitas espécies cujos modelos obtidos foram inadequados;
- Aprofundar os estudos da biogeografia histórica das espécies de palmeiras, relacionando as distribuições potenciais das espécies com os eventos biogeográficos da Terra e com a filogenia atual das Arecaceae.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

AB'SABER, A. N. **Os domínios de natureza do Brasil: potencialidades paisagísticas**. 1. ed. São Paulo: Atelie Editorial, 2003. 160 p.

ALONSO, M. T. A. Vegetação. In: Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (IBGE) (Ed.). **Geografia do Brasil: região sudeste**. Rio de Janeiro: SERGRAF-IBGE, 1977. p. 91-118.

ALVES, L. F.; VIEIRA, S. A.; MARTINELLI, L. A.; CAMARGO, P.B.; TAMASHIRO, J.Y.; JOLY, C.A.; SANTOS, F.A. M.; ROCHELE, A.; VIRILLO, C.; CORRÊA, C.E.; RAMOS, E.; MELIS, J.V.; VEIGA, L.G.; SCARANELLO, M.A.S.; CAMPOS, M.C.R.; BAKKER, Y.V.; GOMES, J.A.M.A.; PEREIRA, L.S.; PADGURSCHI, M.C.. A estrutura da Floresta Ombrófila Densa Atlântica. In: JOLY, C. A.; MARTINELLI, L. A. **3º relatório do projeto temático biota gradiente funcional: composição florística, estrutura e funcionamento da Floresta Ombrófila Densa dos núcleos Picinguaba e Santa Virgínia do Parque Estadual da Serra do Mar, Estado de São Paulo, Brasil**, 2008. p. 11-15.

ALVES, L. F.; VIEIRA, S. A.; SCARANELLO, M. A.; CAMARGO, P.B.; SANTOS, F.A.M.; JOLY, C.A.; MARTINELLI, L.A.. Forest structure and live aboveground biomass variation along an elevational gradient of tropical Atlantic moist forest (Brazil). **Forest Ecology and Management**, v. 260, n. 5, p. 679-691, 2010.

AMARAL, S.; COSTA, C. B.; RENNÓ, C. D. Normalized Difference Vegetation Index (NDVI) improving species distribution models: an example with the neotropical genus *Coccocypselum* (Rubiaceae). In: SIMPÓSIO BRASILEIRO DE SENSORIAMENTO REMOTO, 13. (SBSR), 2007, Florianópolis. **Anais...** São José dos Campos: INPE, 2007. p. 2275-2282. CD-ROM; On-line. ISBN 978-85-17-00031-7. (INPE-14684-PRE/9658). Disponível em: <<http://urlib.net/dpi.inpe.br/sbsr@80/2006/11.15.14.30>>. Acesso em: 17 nov. 2008.

AMARASEKARE, P. Spatial dynamics of multitrophic communities. In: CANTRELL, S.; COSNER, C.; RUAN, S. (Eds.). **Spatial Ecology**. London: Chapman e Hall Book, 2010. p. 15-31.

ANDERSON, R.P.; LEW, D.; PETERSON, A.T. Evaluating predictive models of species distributions: criteria for selecting optimal models. **Ecological Modelling**, v. 162, p. 211-232, 2003.

ANSELIN, L. **Spatial econometrics: methods and models**. Netherlands: Kluwer Academic Publisher, 1988. 289 p.

ANSELIN, L. Spatial econometrics. In: BALTAGI, B. H. (Ed.); **A Companion to theoretical econometrics**. Basil Blackwell, 2001. p. 310-330.

ANSELIN, L. Spatial econometrics. In: MILLS, T.C.; PATTERSON, K. (Eds.); **Palgrave handbooks of econometrics**: vol. 1 econometric theory. Basingstoke: Palgrave Macmillan, 2006. p. 901-969.

APG III. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 161, n. 2, p. 105-121, 2009.

ARASATO, L. S.; AMARAL, S.; COSTA, C. B. Banco de dados de palmeiras para modelagem de distribuição de espécies. In: CONFERÊNCIA CIENTÍFICA INTERNACIONAL: AMAZÔNIA EM PERSPECTIVA - CIÊNCIA INTEGRADA PARA UM FUTURO SUSTENTÁVEL. 2008, Manaus. **Anais...** 2008, resumo ID: 15, On-line. Disponível em: <<http://lba.inpa.gov.br/conferencia/apresentacoes/resumos/15.html>>. Acesso em: 21 fev. 2010.

ARASATO, L. S.; AMARAL, S.; RENNÓ, C. D. Detecting individual palm trees (Arecaceae family) in the Amazon rainforest using high resolution image classification. In: SIMPÓSIO BRASILEIRO DE SENSORIAMENTO REMOTO, 15 (SBSR), 2011, Curitiba. **Anais...** São José dos Campos: INPE, 2011, p. 7628-7635. Disponível em: <<http://www.dsr.inpe.br/sbsr2011/files/p0751.pdf>>. Acesso em: 16 jun. 2011.

ASMUSSEN, CONNY B.; DRANSFIELD, JOHN; DEICKMANN, V.; BARFOD, A. S.; PINTAUD, J.C.; BAKER, W.J.. A new subfamily classification of the palm family (Arecaceae): evidence from plastid DNA phylogeny. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 151, n. 1, p. 15-38, 2006.

BAILEY, T. C.; GATRELL, A. C. **Interactive spatial data analysis**. 1st ed., Edinburgh: Longman, 1995. 413 p.

BAKER, WILLIAM J.; NORUP, M. V.; CLARKSON, J. J.; et al. Phylogenetic relationships among arecoid palms (Arecaceae: Arecoideae). **Annals of Botany**, p. 1-16, 2011.

BAROT, S.; GIGNOUX, J. Neighbourhood analysis in the savanna palm *Borassus aethiopum*: interplay of intraspecific competition and soil patchiness. **Journal of Vegetation Science**, v. 14, n. 1, p. 79-88, 2003.

BASTOS NETO, A. T.; FISCH, S. T. V. Comunidade de palmeiras no entorno de escorregamentos no Parque Estadual da Serra do Mar–Núcleo Santa Virgínia, SP. **Revista Ambiente & Água**, v. 2, n. 2, p. 21-32, 2007

BECKER, A.; KÖRNER, C.; BRUN, J.J.; GUIGAN, A.; TAPPEINER, U. Ecological and Land Use Studies Along Elevational Gradients. **Mountain Research and Development**, v. 27, n. 1, p. 58-65, 2007.

BENAVIDES-MARTINEZ, I. F.; BURBANO-MARTINEZ, D. L.; URBANO-APRÁEZ, S. M.; SOLARTE-CRUZ, M. E. The effect of the altitudinal gradient on autoecological features of *Espeletia pycnophylla* ssp. *angelensis* *cuatrec.* (Asteraceae) in the Páramo el Infiernillo (Nariño-Colombia). **Actu Biol**, v. 29, n. 86, p. 41–53, 2007.

BHATTACHARJEE, A.; JENSEN-BUTLER, C. Estimation of spatial weights matrix, with an application to diffusion in housing demand. Centre for Research into Industry, Enterprise, Finance and the Firm. **CRIEFF Discussion Papers**, v. 0519, p. 1-42, 2006. Disponível em: <<http://www.st-andrews.ac.uk/institutes/crieff/papers/dp0519.pdf>>. Acesso em: 26 mai. 2011.

BIVAND, R.; ALTMAN, M.; ANSELIN, L.; ASSUNÇÃO, R.; BERKE, O.; BERNAT, A.; BLANCHET, G.; BLANKMEYER, E.; CARVALHO, M.; CHRISTENSEN, B.; CHUN, Y.; DORMANN, C.; DRAY, S.; HALBERSMA, R.; KRAINSK, E.; LEWIN-KOH, N.; LI, H.; MILLO, J.M.G.; MUELLER, W.; ONO, H.; PIRAS, P.P.N.G.; REDER, M.; TIEFELSDORF, M.; YU, D. **SPDEP: Spatial Dependence: weighting schemes, statistics and models**. Versão: 0.5-33. 2011. Disponível em: <<http://cran.r-project.org/package=spdep>>. Acesso em: 27 mai. 2011.

BIVAND, R. S.; PEBESMA, E. J.; GÓMEZ-RUBIO, V. **Applied spatial data analysis with R**. New York: Springer, 2008. 374 p.

BJORHOLM, S.; SVENNING, J.C.; BAKER, W.J.; SKOV, F.; BALSLEV, H. Historical legacies in the geographical diversity patterns of New World palm (Arecaceae) subfamilies. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 151, n. 1, p. 113-125, 2006.

BJORHOLM, S.; SVENNING, J.C.; SKOV, F.; BALSLEV, H. Environmental and spatial controls of palm (Arecaceae) species richness across the Americas. **Global Ecology and Biogeography**, v. 14, n. 5, p. 423-429, 2005.

BLACH-OVERGAARD, A.; SVENNING, J.C.; DRANSFIELD, J.; GREVE, M.; BALSLEV, H. Determinants of palm species distributions across Africa: the relative roles of climate, non-climatic environmental factors, and spatial constraints. **Ecography**, v. 33, p. 380-391, 2010.

BOLL, T.; SVENNING, J.; VORMISTO, J; et al. Spatial distribution and environmental preferences of the piassaba palm (Arecaceae) along the Pastaza and Urituyacu rivers in Peru. **Forest Ecology and Management**, v. 213, n. 1-3, p. 175-183, 2005.

BORCARD, D.; LEGENDRE, P.; AVOIS-JACQUET, C.; TUOMISTO, H. Dissecting the spatial structure of ecological data at multiple scales. **Ecology**, v. 85, n. 7, p. 1826–1832, 2004.

BURNHAM, R. J.; JOHNSON, K. R. South American palaeobotany and the origins of neotropical rainforests. **Philosophical transactions of the Royal Society of London: Series B, Biological sciences**, v. 359, n. 1450, p. 1595-610, 2004.

CÂMARA, G.; CARVALHO, M. S.; CRUZ, O. G.; CORREA, V. Análise espacial de áreas. In: DRUCK, S.; CARVALHO, MARÍLIA SÁ; CÂMARA, G.; MONTEIRO, A. M. V. (Eds.); **Análise espacial de dados geográficos**. Brasília: EMBRAPA, 2004, p. 157-208. Disponível em: <<http://www.dpi.inpe.br/gilberto/livro/analise/>>. Acesso em: 01 out. 2009.

CAPOBIANCO, J. P. R. **Dossiê Mata Atlântica**. Instituto Socioambiental. São Paulo: Iphis Gráfica e Editora, 2001. 407 p.

CLIFF, A.D.; ORD, K. J. **Spatial processes: models and applications**. London: Pion Limited, 1981. 266 p.

COLWELL, R. K.; LEES, D. C. The mid-domain effect : geometric species richness. **TREE**, v. 15, n. 2, p. 70-76, 2000.

COUVREUR, T. L. P.; FOREST, F.; BAKER, WILLIAM J. Origin and global diversification patterns of tropical rain forests: inferences from a complete genus-level phylogeny of palms. **BMC biology**, v. 9, n. 1, p. 44, 2011.

DALE, M.R.T. **Spatial pattern analysis in plant ecology**. UK: Cambridge University Press. 2000. 326p.

DALE, M.R.T.; DIXON, P.; FORTIN, M.J.; LEGENDRE, P.; MYERS, D.E.; ROSENBERG, M.S.. Conceptual and mathematical relationships among methods for spatial analysis. **Ecography**, v. 25, n. 5, p. 558-577, 2002.

DINIZ, J.A.F.; BINI, L. M.; HAWKINS, B. A. Spatial autocorrelation and red herrings in geographical ecology. **Global Ecology and Biogeography**, v. 12, n. 1, p. 53-64. 2003.

DORMANN, C. F. Effects of incorporating spatial autocorrelation into the analysis of species distribution data. **Global Ecology and Biogeography**, v. 16, n. 2, p. 129-138, 2006.

DORMANN, C. F.; MCPHERSON, J. M.; ARAÚJO, M. B.; BIVAND, R.; BOLLIGER, J.; CARL, G.; DAVIES, R.G.; HIRZEL, A.; JETZ, W.; KISSLING, W.D.; KÜHN, I.; OHLEMÜLLER, R.; PERES-NETO, P.R.; REINEKING, B.; SCHRÖDER, B.; SCHURR, F.M.; WILSON, R.. Methods to account for spatial autocorrelation in the analysis of species distributional data: a review. **Ecography**, v. 30, n. 5, p. 609-628, 2007.

DRANSFIELD, J.; UHL, N. W.; ASMUSSEN, C.B.; BAKER, W.J.; HARLEY, M.M.; LEWIS, C.E. A new phylogenetic classification of the palm family, Arecaceae. **Kew Bulletin**, v. 60, n. 4, p. 559-569, 2005.

EISERHARDT, W. L.; PINTAUD, J.C.; ASMUSSEN-LANGE, C.; HAHN, W.J.; BERNAL, R.; BALSLEV, H.; BORCHSENIUS, F. Phylogeny and divergence times of Bactridinae (Arecaceae , Palmae) based on plastid and nuclear DNA sequences. **Taxon**, v. 60, p. 485-498, 2011.

ELITH, J; GRAHAM, C. H.; ANDERSON, R. P. DUDÍK, M.; FERRIER, S.; GUIBAN, A.; HIJMANS, R.J.; HUETTMANN, F.; LEATHWICK, J. R.; LEHMANN, A.; LI, J.; LOHMANN, L.G.; LOISELLE, B.A.; MANION, G.; MORITZ, C.; NAKAMURA, M.; NAKAZAWA, Y.; OVERTON, J.MCC.M.; PETERSON, A.T.; PHILLIPS, S.J.; RICHARDSON, K.; SCACHETTI-PEREIRA, R.; E. SCHAPIRE, R.; SOBERÓN, J.; WILLIAMS, S.; WISZ, M.S.; ZIMMERMANN, N.E.. Novel methods improve prediction of species distributions from occurrence data. **Ecography**, v. 29, n. 2, p. 129-151, 2006.

ELITH, J.; PHILLIPS, S.J.; HASTIE, T.; DUDÍK, M.; CHEE, Y.E.; YATES, C.J.. A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. **Diversity and Distributions**, v. 17, n. 1, p. 43-57, 2011.

FAGAN, W. F.; GRANT, E. H. C.; LYNCH, H. J.; UNMACK, P. J. Riverine landscapes: Ecology for an alternative geometry. In: CANTRELL, S.; COSNER, C.; RUAN, S. (Eds.); **Spatial ecology**. London: Chapman e Hall Book, 2010. p. 85-100.

FANTINI, A; GURIES, R. Forest structure and productivity of palmitero (*Euterpe edulis* Martius) in the Brazilian Mata Atlântica. **Forest Ecology and Management**, v. 242, n. 2-3, p. 185-194, 2007.

FAVRETO, R. **Aspectos etnoecológicos e ecofisiológicos de *Euterpe edulis* Mart. (Arecaceae)**. 2010. 143p. Tese (Doutorado em Ciências – Botânica) – Universidade Federal do Rio Grande de Sul, Porto Alegre, 2010. Disponível em: <<http://www.lume.ufrgs.br/handle/10183/26311>>. Acesso em: 31 jul 2011.

FERRAZ, D. K. **Ecologia de populações de *Lytocaryum hoehnei* (Burret) Toledo (Arecaceae) na Reserva Florestal do Morro Grande, Cotia, SP** **Ecologia de populações de *Lytocaryum hoehnei* (Burret) Toledo (Arecaceae) na Reserva Florestal do Morro Grande, Cotia, SP**. 2004. 118p. Tese (Doutorado em Biologia Vegetal) - Universidade Estadual de Campinas, Campinas, 2004. Disponível em: <<http://www.ib.unicamp.br/profs/fsantos/alunos/DR-DanielaFerraz.pdf>>. Acesso em: 21 jun. 2011.

FISCH, S. T. V. **Palmeiras da Floresta Ombrófila Densa Atlântica ao longo de um gradiente altitudinal**. In: WORKSHOP DO PROJETO TEMÁTICO BIOTA - GRADIENTE FUNCIONAL, 4º, 2009, Ubatuba – SP, 57 slides.

FORTIN, M.J.; DALE, M.R.T. **Spatial analysis: a guide for ecologists**. UK: Cambridge University Press, 2005. 365 p.

FORTIN, M.J.; DALE, M.R.T. Spatial autocorrelation in ecological studies: a legacy of solutions and myths. **Geographical Analysis**, v. 41, n. 4, p. 392–397, 2009.

FORTIN, M.J.; DALE, M.R.T.; HOEF, J.. Spatial analysis in ecology. **Environmetrics**, 4, p. 2051-2058, 2002.

FRANKLIN, J. Predictive vegetation modeling of biospatial patterns in relation to environmental gradients. **Progress in Physical Geography**, v. 19, n. 4, p. 474-499, 1995.

FREITAS, S. R.; HAWBAKER, T. J.; METZGER, J. P. Effects of roads, topography, and land use on forest cover dynamics in the Brazilian Atlantic Forest. **Forest Ecology and Management**, v. 259, n. 3, p. 410-417, 2010.

FUNDAÇÃO SOS MATA ATLÂNTICA/INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS ESPACIAIS (INPE). **Atlas dos remanescentes florestais da Mata Atlântica - Período 2005-2008**. São Paulo, 2009. 155 p.

FUNDAÇÃO SOS MATA ATLÂNTICA/INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS ESPACIAIS (INPE). **Atlas dos remanescentes florestais da Mata Atlântica: período 2008-2010**. São Paulo, 2011. 122p. Disponível em: <<http://mapas.sosma.org.br/dados/>>. Acesso em: 12 jul. 2011.

GALETTI, M.; ALEIXO, A. Effects of palm heart harvesting on avian frugivores in the Atlantic rain forest of Brazil. **Journal of Applied Ecology**, v. 35, n. 2, p. 286-293, 1998.

GATTI, M. G.; CAMPANELLO, P. I.; MONTTI, L. F.; GOLDSTEIN, G. Frost resistance in the tropical palm *Euterpe edulis* and its pattern of distribution in the Atlantic Forest of Argentina. **Forest Ecology and Management**, v. 256, n. 4, p. 633-640, 2008.

GILLMAN, M. **An introduction to mathematical models in ecology and evolution: time and space**. 2. ed. Oxford, UK: Wiley-Blackwell, 2009. 168 p.

GIRAUDOUX, P. **pgirmess: data analysis in ecology**. Versão: 1.5.1, 2011. Disponível em: <<http://cran.r-project.org/package=pgirmess>>. Acesso em: 27 mai. 2011.

GIULIETTI, A. M.; HARLEY, R. M.; WANDERLEY, M. D. G. L.; VAN DEN BERG, C. Biodiversidade e conservação das plantas no Brasil. **Megadiversidade**, v. 1, n. 1, p. 52-61, 2005.

GOODCHILD, M. F. **Spatial autocorrelation ecology**. Norwich: Geo Books, 1986. 57p

GRAHAM, C. H.; FERRIER, S.; HUETTMAN, F.; MORITZ, C.; PETERSON, A T. New developments in museum-based informatics and applications in biodiversity analysis. **Trends in ecology & evolution**, v. 19, n. 9, p. 497-503, 2004.

- GREENWOOD, D. R.; WING, S. L. Eocene continental climates and latitudinal temperature gradients. **Geology**, v. 23, n. 11, p. 1044-1048, 1995.
- HAHN, W. J. A phylogenetic analysis of the Arecoïd Line of palms based on plastid DNA sequence data. **Molecular phylogenetics and evolution**, v. 23, n. 2, p. 189-204, 2002.
- HARLEY, MADELINE M. A summary of fossil records for Arecaceae. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 151, n. 1, p. 39-67, 2006.
- HENDERSON, A.; GALEANO, G.; BERNAL, R. **Palms of the Americas**. New Jersey: Princeton University Press, 1995. 256 p.
- HIJMANS, R. J.; CAMERON, S. E.; PARRA, J. L.; JONES, P. G.; JARVIS, A. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. **International Journal of Climatology**, v. 25, n. 15, p. 1965-1978, 2005.
- HOPKINS, MICHAEL J. G. Modelling the known and unknown plant biodiversity of the Amazon Basin. **Journal of Biogeography**, v. 34, n. 8, p. 1400-1411, 2007.
- HUTCHINSON, G. E. Concluding remarks. **Ecology**, v. 22, p. 415-427, 1957.
- INSTITUTO BRASILEIRO DE ESTATÍSTICA (IBGE). Comentários. **Produção da extração vegetal e silvicultura**, Rio de Janeiro, v. 21, p.10-21, 2006.
- INSTITUTO FLORESTAL. **Plano de manejo do PE Serra do Mar**. São Paulo: Instituto Florestal, 2006. Disponível em: <[http://www.iflorestal.sp.gov.br/Plano\\_de\\_manejo/PE\\_SERRA\\_MAR/index.asp](http://www.iflorestal.sp.gov.br/Plano_de_manejo/PE_SERRA_MAR/index.asp)>. Acesso em: 18 ago. 2010.
- INSTITUTO DE PERMACULTURA E ECOVILAS DA MATA ATLÂNTICA (IPEMA). **Juçara e a preservação da mata Atlântica**. 2008. Disponível em: <<http://www.ipemabrasil.org.br/noticiaspda.htm>>. Acesso em: 4 de nov de 2008.
- IWASHITA, F. **Sensibilidade de modelos de distribuição de espécies a erros de posicionamento de dados de coleta**. 2007. 103 p. (INPE-15174-TDI/1291). Dissertação (Mestrado em Sensoriamento Remoto) - Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais, São José dos Campos, 2007. Disponível em: <<http://urlib.net/sid.inpe.br/mtc-m17@80/2007/06.13.12.04>>. Acesso em: 10 jul. 2011.
- JANSSEN, T.; BREMER, K. The age of major monocot groups inferred from 800+ rbcL sequences. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 146, n. 4, p. 385-398, 2004.
- JANZEN, D. H. Why mountain passes are higher in the tropics. **The American Naturalist**, v. 101, n. 919, p. 233-249, 1967.

JARDIM, M. A. G.; SANTOS, G. C.; MEDEIROS, T. D. S.; COSTA FRANCEZ, D. DA. Diversidade e estrutura de palmeiras em floresta de várzea do estuário amazônico. **Amazônia: Ci. e Desenv. Belém**, v. 2, n. 4, p. 66–84, 2007.

JOLY, A. B. **Botânica**: introdução à toxonomia vegetal. São Paulo: Companhia Editora Nacional, 1983. 777p.

JOLY, C.A.; AIDAR, M. P. M.; KLINK, C. A.; MCGRATH, D.G.; MOREIRA, A.G.; MOUTINHO, P.; NEPSTAD, D.C.; OLIVEIRA, A.A.; POTT, A.; RODAL, M.J.N.; SAMPAIO, E.V.S.B.. Evolution of the Brazilian phytogeography classification systems: implications for biodiversity conservation. **Ciência e Cultura (São Paulo)**, v. 51, n. 5, p. 331–348. 1999. Disponível em: <<http://ecologia.ib.usp.br/ecovegetal/leituras/CienCultJolyet.pdf>>. Acesso em: 16 dez. 2009.

JOLY, C. A.; MARTINELLI, L. A. **Composição florística, estrutura e funcionamento da Floresta Ombrófila Densa dos Núcleos Picinguaba e Santa Virgínia do Parque Estadual da Serra do Mar**. 2004. 128 p. Disponível em: <[http://www2.ib.unicamp.br/projbiota/gradiente\\_funcional/ProjetoCompleto.pdf](http://www2.ib.unicamp.br/projbiota/gradiente_funcional/ProjetoCompleto.pdf)>. Acesso em: 14 set. 2009.

JOLY, C. A.; MARTINELLI, L. A. **1º Relatório do Projeto Temático Biota Gradiente Funcional**: composição estrutura e funcionamento da Floresta Ombrófila Densa dos Núcleos Picinguaba e Santa Virgínia do Parque Estadual da Serra do Mar , Estado de São Paulo , Brasil. 2006, 153 p.

JOLY, C. A.; MARTINELLI, L. A. **3º Relatório do Projeto Temático Biota Gradiente Funcional**: composição florística, estrutura e funcionamento da Floresta Ombrófila Densa dos Núcleos Picinguaba e Santa Virgínia do Parque Estadual da Serra do Mar, Estado de São Paulo, Brasil. 2008. 429 p.

KAHN, F.; CASTRO, A. DE. The Palm Community in a Forest of Central Amazonia, Brazil. **Biotropica**, v. 17, n. 3, p. 210-216, 1985.

KAHN, F.; GRANVILLE, J.-J. DE. **Palms in forest ecosystems of Amazonia**. Berlin: Springer-Verlag, 1992. 226 p.

KREFT, H.; SOMMER, J. H.; BARTHLOTT, W. The significance of geographic range size for spatial diversity patterns in Neotropical palms. **Ecography**, v. 29, n. 1, p. 21-30, 2006.

KRISTIANSEN, T.; SVENNING, J.C.; PEDERSEN, D.; EISERHARDT, W.L.; GRÁNDEZ, C.; BALSLEV, H. Local and regional palm (Arecaceae) species richness patterns and their cross-scale determinants in the western Amazon. **Journal of Ecology**, p. 1-15, 2011.

- LACERDA, M. S. **Composição florística e estrutura da comunidade arbórea num gradiente altitudinal da Mata Atlântica**. 2001. 137p. Tese (Doutorado em Biologia Vegetal). Instituto de Biologia - Universidade Estadual de Campinas (UNICAMP), Campinas, 2001. Disponível em: <<http://en.scientificcommons.org/14601911>>. Acesso em: 5 fev. 2010.
- LEGENDRE, P.; FORTIN, M.J.. Spatial pattern and ecological analysis. **Vegetatio**, v. 80, n. 2, p. 107-138, 1989.
- LEGENDRE, P; LEGENDRE, L. **Numerical Ecology**. Amsterdam: Elsevier, 1998. 853 p.
- LEITÃO FILHO, H. D. F.. Considerações sobre a florística de florestas tropicais e subtropicais do Brasil. **IPEF**, v. 35, n. 1972, p. 41-46, 1987.
- LI, H.; REYNOLDS, J. F. On Definition and Quantification of Heterogeneity. **Oikos**, v. 73, n. 2, p. 280-284, 1995.
- LIMA, A. L.; SOARES, J. J. Aspectos florísticos e ecológicos de palmeiras (Arecaceae) da Reserva Biológica de Duas Bocas, Cariacica, Espírito Santo. **Bol. Mus. Biol. Mello Leitão**, v. 16, p. 5–20, 2003.
- LIMA, C.N.; VOLTOLINI, J.C.; MEYER, D.; FAVRETTO, E.; HAVEROTH, I. Estudo da estrutura de uma população de *Euterpe edulis* em um fragmento de Mata Atlântica em Presidente Getúlio (SC, Brasil). In: CONGRESSO DE ECOLOGIA DO BRASIL, 9. (CEB) 2009, São Lourenço - MG. **Anais...** 2009. p. 1-4. On-line. Disponível em: <[http://www.seb-ecologia.org.br/2009/resumos\\_ixceb/482.pdf](http://www.seb-ecologia.org.br/2009/resumos_ixceb/482.pdf)>. Acesso em: 25 mai. 2011.
- LORENZI, H.; SOUZA, H. M.; COSTA, J.T.M.; CERQUEIRA, L.S.C.; FERREIRA, E. **Palmeiras brasileiras e exóticas cultivadas**. Nova Odessa – SP: Instituto Plantarum, 2004. 432 p.
- MARCOS, C.S.; MATOS, D.M.S. Estrutura de populações de palmitreiro (*Euterpe edulis* Mart.) em áreas com diferentes graus de impactação na floresta da Tijuca, RJ. **Floresta e Ambiente**, v. 10, n. 1, p. 27 - 37, 2003.
- MATOS, D.M.S.; FRECKLETON, R.P.; WATKINSON, A.R. The role of density dependence in the population dynamics of a tropical palm. **Ecology**, v. 80, n. 8, p. 2635-2650, 1999.
- MATOS, D.M.S.; WATKINSON, A.R. The Fecundity, Seed, and seedling ecology of the edible palm *Euterpe edulis* in Southeastern Brazil. **Biotropica**, v. 30, n. 4, p. 595-603, 1998.
- MONTEIRO, E. A.; FISCH, S. T. V. Estrutura e padrão espacial das populações de *Bactris setosa* Mart e *B. hatschbachii* Noblick ex A. Hend (Arecaceae) em um gradiente altitudinal, Ubatuba (SP). **Biota Neotropica**, v. 5, n. 2, p. 1-7, 2005.

MONTUFAR, R.; PINTAUD, J.C. Variation in species composition, abundance and microhabitat preferences among western Amazonian terra firme palm communities. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 151, n. 1, p. 127-140, 2006.

MORELLATO, L. P. C.; HADDAD, C. F. B. Introduction: The Brazilian Atlantic Forest1. **Biotropica**, v. 32, n. 4b, p. 786-792, 2000.

MORTARA, M. O. **Modelagem da distribuição potencial do palmitero (*Euterpe edulis* Martius) em região montanhosa a partir de variáveis topográficas**. 2000. 157 p. (INPE-8857-TDI/805). Dissertação (Mestrado em Sensoriamento Remoto) - Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais, São José dos Campos, 2000. Disponível em: <<http://urlib.net/dpi.inpe.br/lise/2002/10.01.11.23>>. Acesso em: 01 jun. 2011.

MORTARA, M. O.; VALERIANO, D. M. Modelagem da distribuição potencial do palmitero (*Euterpe edulis* Martius) a partir de variáveis topográficas. In: SIMPÓSIO BRASILEIRO DE SENSORIAMENTO REMOTO, 10. (SBSR), 2001, Foz do Iguaçu. **Anais...** São José dos Campos: INPE, 2001. p. 459-471. CD-ROM, On-line. ISBN 85-17-00016-1. (INPE-8292-PRE/4082). Disponível em:<<http://urlib.net/dpi.inpe.br/lise/2001/09.14.15.54>>. Acesso em: 01 jun. 2011.

MYERS, N.; MITTERMEIER, R. A; MITTERMEIER, C. G.; FONSECA, G. A DA; KENT, J. Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature**, v. 403, n. 6772, p. 853-858, 2000.

NETER, J.; KUTNER, M. H.; NACHTSHEIM, C. J.; WASSERMAN, W. **Applied linear statistical models**. 4. ed., Boston: WCB MacGraw-Hill, 1996. 1408 p.

ODUM, E. P. **Ecologia**. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 1988. 433 p.

OLIVEIRA-FILHO, A. T.; FONTES, M. A. Patterns of floristic differentiation among Atlantic forests in southeastern Brazil and the influence of climate. **Biotropica**, v. 32, n. 4b, p. 793-810, 2000.

OVERMARS, K. P.; KONING, G. H. J. DE; VELDKAMP, A. Spatial autocorrelation in multi-scale land use models. **Ecological Modelling**, v. 164, n. 2-3, p. 257-270, 2003

OZINGA, W. A; SCHAMINÉE, J. H. J.; BEKKER, R. M.; BONN, S; POSCHLOD, P; TACKENBERG, O; BAKKER, J.; GROENENDAEL, J.M.V. Predictability of plant species composition from environmental conditions is constrained by dispersal limitation. **Oikos**, v. 108, n. 3, p. 555-561, 2005.

PHILLIPS, S.; ANDERSON, R.; SCHAPIRE, R. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. **Ecological Modelling**, v. 190, n. 3-4, p. 231-259, 2006.

PHILLIPS, S. J.; DUDÍK, M.; SCHAPIRE, R. E. A maximum entropy approach to species distribution modeling. In: TWENTY-FIRST INTERNATIONAL CONFERENCE ON MACHINE LEARNING - ICML '04, Banf, Canadá. **Anais...** New York, USA: ACM Press, 2004, p. 655-662. On-line. Disponível em: <[http://www.cs.princeton.edu/~schapire/papers/maxent\\_icml.pdf](http://www.cs.princeton.edu/~schapire/papers/maxent_icml.pdf)>. Acesso em: 17 nov. 2008.

PICKETT, S. T.; CADENASSO, M. L. Landscape ecology: spatial heterogeneity in ecological systems. **Science**, v. 269, n. 5222, p. 331-4, 1995.

PINTAUD, J.C.; GALEANO, G.; BALSLEV, H.; BERNAL, R.; BORCHSENIUS, F.; FERREIRA, EVANDRO; DE GRANVILLE, J.J.; MEJÍA, K.; MILLÁN, B.; MORAES, M.; NOBLICK, L.; STAUFFER, F.W.; KAHN, F.. Las palmeras de América del Sur: diversidad, distribución e historia evolutiva. **Rev. peru. biol.**, v. 15, n. supl 1, p. 7-029, 2008.

PINTO, M. P.; BINI, L. M.; DINIZ-FILHO, J. A. F. Análise quantitativa da influência de um novo paradigma ecológico: autocorrelação espacial. **Acta Scientiarum: Biological Sciences**, v. 25, n. 1, p. 137-143, 2003.

PIZO, M. A; VIEIRA, E. M. Palm harvesting affects seed predation of *Euterpe edulis*, a threatened palm of the Brazilian Atlantic Forest. **Brazilian journal of biology**, v. 64, n. 3B, p. 669-676, 2004.

POULSEN, A. D.; TUOMISTO, H.; BALSLEV, H. Edaphic and Floristic Variation within a 1-ha Plot of Lowland Amazonian Rain Forest1. **Biotropica**, v. 38, n. 4, p. 468-478, 2006.

PRATA, E. M. B. **Estrutura e composição de espécies arbóreas em um trecho de Floresta Ombrófila Densa Atlântica no litoral norte do Estado de São Paulo e padrões de similaridade florística em escala regional**. 2009. 106 p. Dissertação (Mestrado em Biologia Vegetal) – Instituto de Biociência - Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”. Rio Claro, 2009. Disponível em <[http://www.athena.biblioteca.unesp.br/exlibris/bd/brc/33004137005P6/2009/prata\\_em\\_b\\_me\\_rcla.pdf](http://www.athena.biblioteca.unesp.br/exlibris/bd/brc/33004137005P6/2009/prata_em_b_me_rcla.pdf)>. Acesso em: 25 mar. 2011.

R DEVELOPMENT CORE TEAM. **R: a language and environment for statistical computing**. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing, 2011. Disponível em: <<http://www.r-project.org/>>, Acesso em: 25 de mai. 2011.

RABELO, S. G.; LIMA, N. E. DE; COLLEVATTI, R. G. Filogeografia do Buriti (*Mauritia flexuosa* L. f., Arecaceae): uma palmeira restrita a regiões alagáveis no Brasil Central. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE GENÉTICA, 56. (SBG), 2010, Guarujá-SP. **Anais...** 2010. p.81, On-line. ISBN 978-89109-06-2. Disponível em: <<http://web2.sbg.org.br/congress/sbg2008/pdfs2010/GP081-32786.pdf>>. Acesso em: 6 set. 2011.

RAHBEEK, C. The elevational gradient of species richness: a uniform pattern? **Ecography**, v. 18, n. 2, p. 200-205, 1995.

REDE JUÇARA. **A palmeira**. Brasil. 2011. Disponível em: <<http://www.redejucara.org.br/site/conteudo?pid=12&id=>>. Acesso em: 22 mai. 2011.

REIS, A. **Dispersão de sementes de *Euterpe edulis* Martius-(Palmae) em uma Floresta Ombrófila Densa Montana da encosta atlântica em Blumenau, SC**. 1995. 164p. Tese (Doutorado em Biologia Vegetal) – Universidade de Campinas. Campinas, 1995. Disponível em: < <http://en.scientificcommons.org/21556756>>. Acesso em: 1 mar. 2011.

REIS, M. S.; FANTINI, A. C.; NODARI, R.O.; REIS, A.; GUERRA, M.P.; MANTOVANI, A. Management and conservation of natural populations in Atlantic rain forest: the case study of palm heart (*Euterpe edulis* Martius). **Biotropica**, v. 32, n. 4b, p. 894-902, 2000.

RENNÓ, C.; NOBRE, A.; CUARTAS, L.; SOARES, J; HODNETT, M; TOMASELLA, J; WATERLOO, M. HAND, a new terrain descriptor using SRTM-DEM: Mapping terra-firme rainforest environments in Amazonia. **Remote Sensing of Environment**, v. 112, n. 9, p. 3469-3481, 2008.

RIBEIRO, J. E. L. S.; HOPKINS, M.J.G.; VICENTINI, A.; SOTHERS, C.A.; COSTA, M.A.S.; BRITO, J.M.; SOUZA, M.A.; MARTINS, L.H.; LOHMANN, L.G.; ASSUNÇÃO, P.A.C.L.; PEREIRA, E.C.; SILVA, C.F.; MESQUITA, M.R.; PROCÓPIO, L.C. **Flora da Reserva Ducke**: guia de identificação das plantas vasculares de uma floresta de terra-firme na Amazônia Central. Manaus: INPA, 1999. 816 p.

RIBEIRO, M. C.; METZGER, J. P.; MARTENSEN, A. C.; PONZONI, F. J.; HIROTA, MÁRCIA MAKIKO. The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. **Biological Conservation**, v. 142, n. 6, p. 1141-1153, 2009.

RICKLEFS, R. E. A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. **Ecology Letters**, v. 7, n. 1, p. 1-15, 2004.

RICKLEFS, R. E. Evolutionary diversification and the origin of the diversity-environment relationship. **Ecology**, v. 87, n. 7 (Suppl), p. S3-S13, 2006.

ROCHELLE, A. L. C. **Heterogeneidade Ambiental, Diversidade e Estrutura da Comunidade Arbórea de um trecho da Floresta Ombrófila Densa Atlântica**. 2008. 126 p. Dissertação (Mestrado em Biologia Vegetal) – Instituto de Biologia - Universidade Estadual de Campinas (UNICAMP). Campinas, 2008. Disponível em: <<http://cutter.unicamp.br/document/?code=vtls000442242,2008>>. Acesso em: 30 de jun. 2010.

ROSSI, J. P. Statistical tool for soil biology. XI Autocorrelogram and Mantel test. **European journal of soil biology**, v. 32, n. 4, p. 195, 1996.

ROSSI, M. **Fatores formadores da paisagem litorânea: a bacia do Guaratuba**, São Paulo-Brasil. 1999. 169 p. Tese (Doutorado em Geografia Física) – Departamento de Geografia – Faculdade de Filosofia, Letras e Ciências Humanas - Universidade de São Paulo. São Paulo, 1999; Disponível em: <<http://scholar.google.com/scholar?hl=en&btnG=Search&q=intitle:Fatores+formadores+da+paisagem+litoranea:+a+bacia+do+Guaratuba,+Sao+Paulo+-+Brasil#0>>. Acesso em: 31 mai. 2011.

RULL, V. A morphometric study of early Miocene Mauritiidites from Northern South America: Palaeoecological and evolutionary implications. **Grana**, v. 40, p. 163-167, 2001.

RUOKOLAINEN, K.; VORMISTO, J. Ecology the most widespread Amazonian palms tend to be tall and habitat generalists. **Basic and Applied Ecology**, v. 1, p. 97-108, 2000

SAIA, S.; PESSEDA, L.; GOUVEIA, S.; ARAVENA, R.; BENDASSOLLI, J. Last glacial maximum (LGM) vegetation changes in the Atlantic Forest, southeastern Brazil. **Quaternary International**, v. 184, n. 1, p. 195-201, 2008.

SALM, R.; SALLES, N. V. D.; ALONSO, W. J.; SCHUCK-PAIM, C. Cross-scale determinants of palm species distribution. **Acta Amazonica**, v. 37, n. 1, p. 17-25, 2007.

SÃO PAULO. **Decreto Nº 10.251, de 30 de agosto de 1977**. Cria o Parque Estadual Serra do Mar e dá providências correlatas. SIGAM (Sistema Integrado de Gestão Ambiental)/Secretaria Estadual de Meio Ambiente (SMA). 1977. Disponível em: <[http://www.sigam.ambiente.sp.gov.br/sigam2/repositorio/etmc/decreto\\_10251\\_77.htm](http://www.sigam.ambiente.sp.gov.br/sigam2/repositorio/etmc/decreto_10251_77.htm)>. Acesso em: 20 mai. 2011.

SÃO PAULO. **Decreto nº 13.313, de 6 de março de 1979**. Dá nova redação ao artigo 2.º do Decreto nº 10.251, de 30 de agosto de 1977, que dispõe sobre a criação do Parque Estadual da Serra do Mar, com a finalidade de incorporar ao seu perímetro área situada na região de. SIGAM (Sistema Integrado de Gestão Ambiental)/Secretaria Estadual de Meio Ambiente (SMA). 1979. Disponível em: <[http://www.sigam.ambiente.sp.gov.br/sigam2/repositorio/etmc/decreto\\_13313\\_79.htm](http://www.sigam.ambiente.sp.gov.br/sigam2/repositorio/etmc/decreto_13313_79.htm)>. Acesso em: 20 mai. 2011.

SCHULMAN, L.; TOIVONEN, T.; RUOKOLAINEN, K. Analysing botanical collecting effort in Amazonia and correcting for it in species range estimation. **Journal of Biogeography**, v. 34, n. 8, p. 1388-1399, 2007.

SECRETARIA DE ESTADO DO MEIO AMBIENTE (SMA/CPLA). **Atlas das unidades de conservação ambiental do estado de São Paulo. Parte1**. Litoral. São Paulo, 1996. 28 p.

SOKAL, R.R.; ODEN, N.L.. Spatial autocorrelation in biology 1. Methodology. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 10, n. 2, p. 199–228, 1978a.

SOKAL, R.R.; ODEN, N.L. Spatial autocorrelation in biology 2. Some biological implications and four applications of evolutionary and ecological interest. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 10, n. 2, p. 229-249, 1978b.

SOUSA, T. **Distribuição de palmeiras (Arecaceae) ao longo de gradientes ambientais no baixo Interflúvio Purus-Madeira, Brasil**. 2007. 33 p. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas) – Biologia Tropical e Recursos Naturais - Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia e Universidade Federal do Amazonas. Manaus, 2007. Disponível em: <[http://scholar.google.com/scholar?hl=en&btnG=Search&q=intitle:Distribuição+de+palmeiras+\(Arecaceae\)+ao+longo+de+gradientes+ambientais+no+baixo+interflúvio+Purus-Madeira,+Brasil#0](http://scholar.google.com/scholar?hl=en&btnG=Search&q=intitle:Distribuição+de+palmeiras+(Arecaceae)+ao+longo+de+gradientes+ambientais+no+baixo+interflúvio+Purus-Madeira,+Brasil#0)>. Acesso em: 17 jul. 2011.

STEVENS, P. F. **Angiosperm phylogeny website**. Versão 11. Universidade de Missouri e Jardim Botânico de Missouri, 2011. Disponível em: <<http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/>>. Acesso em: 8 jun. 2011.

STEWART, A. J. A.; JOHN, E. A.; HUTCHINGS, M. J. The world is heterogeneous: ecological consequences of living in a patchy environment. In: HUTCHINGS, M. J.; E. JOHN, A.; STEWART, A. J. A (Eds.). **The ecological consequences of environmental heterogeneity**. Sussex: University of Sussex, 23-25 March 1999. Blackwell Science, 2000. p.1-8. 40th symposium of the British Ecological Society.

SVENNING, J.C. Microhabitat specialization in a species rich palm community in Amazonian Ecuador. **Journal of Ecology**, v. 87, n. 1, p. 55-65, 1999.

SVENNING, J.C. Environmental heterogeneity, recruitment limitation and the mesoscale distribution of palms in a tropical montane rain forest (Maquipucuna, Ecuador). **Journal of Tropical Ecology**, v. 17, n. 1, p. 97-113, 2001.

SVENNING, J.C.; BORCHSENIUS, F.; BJORHOLM, S.; BALSLEV, H. High tropical net diversification drives the New World latitudinal gradient in palm (Arecaceae) species richness. **Journal of Biogeography**, v. 35, n. 3, p. 394-406, 2008a.

SVENNING, J.C; NORMAND, S.; KAGEYAMA, M. Glacial refugia of temperate trees in Europe: insights from species distribution modelling. **Journal of Ecology**, v. 96, n. 6, p. 1117-1127, 2008b.

TABARELLI, M.; MANTOVANI, W. Colonização de clareiras naturais na floresta atlântica no sudeste do Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 20, n. 1, p. 57-66, 1997.

TABARELLI, M.; PINTO, L. P.; SILVA, J. M. C.; HIROTA, M.M.; BEDÊ, L. C. Desafios e oportunidades para a conservação da biodiversidade na Mata Atlântica brasileira. **Megadiversidade**, v. 1, n. 1, p. 132–138. 2005. Disponível em: <[http://www.conservacaointernacional.org.br/publicacoes/files/18\\_Tabarelli\\_et\\_al.pdf](http://www.conservacaointernacional.org.br/publicacoes/files/18_Tabarelli_et_al.pdf)>. Acesso em: 1 abr. 2011.

INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS ESPACIAIS (INPE). **TerraView 3.6.0**. São José dos Campos, SP, 2010. Disponível em: <[www.dpi.inpe.br/terraview](http://www.dpi.inpe.br/terraview)>. Acesso em: 23 jan. 2011.

TOBLER, W. R. A Computer Movie Simulating Urban Growth in the Detroit Region. **Economic Geography**, v. 46, n. 2, p. 234-240, 1970.

TOLEDO, M. C. B. D.; FISCH, S. T. V. Bases cartográficas para armazenamento e análise espacial de dados da diversidade de palmeiras em um trecho de Mata Atlântica, Ubatuba-SP. **Biota Neotropica**, v. 6, n. 1, 2006.

TUOMISTO, H.; RUOKOLAINEN, K.; AGUILAR, M.; SARMIENTO, A. Floristic patterns along a 43-km long transect in an Amazonian rain forest. **Journal of Ecology**, v. 91, n. 5, p. 743-756, 2003.

TURNER, M. G. Landscape ecology: the effect of pattern on process. **Annual review of ecology and systematics**, v. 20, p. 171–197, 1989.

UHL, N. W.; DRANSFIELD, J. **Genera Palmarum: a classification of palm based on the word of Harold E. Moore, Jr. Kansas**. Lawrence: Allen Press, 1987. 610p.

VALERIANO, M. M. **TOPODATA: guia para utilização de dados**. São José dos Campos: Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais (INPE). 2008. Disponível em: <<http://www.dsr.inpe.br/topodata/>>. Acesso em: 13 out. 2009.

VELOSO, H. P.; RANGEL FILHO, A. L. R.; LIMA, J. C. A. **Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal**. Ministério da Economia, Fazenda e Planejamento, Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, Diretoria de Geociências, Departamento de Recursos Naturais e Estudos Ambientais. 1991. 123 p.

VORMISTO, J.; TUOMISTO, H.; OKSANEN, J. Palm distribution patterns in Amazonian rainforests: What is the role of topographic variation? **Journal of Vegetation Science**, v. 15, n. 4, p. 485-494, 2004.

WIENS, J. Ecological heterogeneity: an ontogeny of concepts and approaches. In: HUTCHINGS, M. J.; JOHN, E. A.; STEWART, A. J. A. (Eds.). **The ecological consequences of environmental heterogeneity**. Sussex: University of Sussex, 23-25 March 1999. Blackwell Science, 2000. p.9-31. 40th symposium of the British Ecological Society

ZAPATA, F. A.; GASTON, K. J.; CHOWN, S. L. The mid-domain effect revisited. **The American naturalist**, v. 166, n. 5, p. E144-E148, 2005.

## **APÊNDICES**

### **APÊNDICE A – Análise de autocorrelação espacial univariada**

A Tabela A.1 mostra os valores de índice de Moran (I) e o valor de significância (p) dos índices para todas as classes de distância dos correlogramas de todas as parcelas, de A a N.

Tabela A.1 – Valores de índice de Moran (I) e seus valores de significância (p) obtidos pela análise de correlograma para *Euterpe edulis* Mart, para todas as parcelas e classes de distância.

PARCELA	Classes de distância													
	1		2		3		4		5		6		7	
	I	p	I	p	I	p	I	p	I	p	I	p	I	p
<b>A</b>	0,1653	0,0005	0,1078	0,0057	0,0140	0,2869	0,0194	0,2120	0,0114	0,2813	0,0826	0,0196	-0,0233	0,6211
<b>B</b>	0,1065	0,0139	-0,0462	0,7830	-0,0226	0,6161	-0,0214	0,6219	-0,0635	0,9268	-0,0200	0,5882	0,0278	0,1862
<b>C</b>	0,0557	0,1085	0,0889	0,0165	0,0107	0,3123	0,0360	0,1047	0,0442	0,0712	0,0386	0,1383	0,0016	0,3926
<b>D</b>	0,1820	0,0001	0,1811	0,0000	0,0629	0,0418	0,0645	0,0202	-0,0708	0,9513	-0,0401	0,7505	-0,1471	0,9994
<b>E</b>	0,0666	0,0749	-0,0420	0,7544	0,0037	0,3725	0,0635	0,0225	-0,0023	0,4169	-0,0627	0,8804	-0,0482	0,8138
<b>F</b>	0,2782	0,0000	0,0638	0,0495	-0,0254	0,6454	-0,1005	0,9946	-0,0959	0,9919	-0,0987	0,9799	-0,0740	0,9394
<b>G</b>	0,0495	0,1310	-0,0245	0,6225	0,0553	0,0617	-0,0209	0,6158	-0,0322	0,7259	0,0014	0,3986	0,0078	0,3362
<b>H</b>	0,1992	0,0000	0,0762	0,0277	-0,0359	0,7337	0,0200	0,1995	-0,0003	0,3929	-0,0459	0,7949	-0,0662	0,9118
<b>I</b>	0,3121	0,0000	0,1342	0,0008	0,0313	1,6304	0,0231	0,1806	-0,0221	0,6280	-0,0233	0,6170	-0,0498	0,8261
<b>J</b>	0,1203	0,0074	-0,0469	0,7855	-0,0365	0,7320	-0,0937	0,9884	-0,0374	0,7688	-0,0085	0,4861	-0,0141	0,5367
<b>K</b>	0,1809	0,0002	0,0922	0,0138	-0,0050	0,4520	-0,0035	0,4284	-0,0831	0,9757	-0,0083	0,4843	0,0834	0,0145
<b>L</b>	0,1408	0,0024	-0,0597	0,8564	-0,0665	0,9065	0,0311	0,1321	0,0799	0,0077	0,0112	0,3179	-0,0306	0,6837
<b>M</b>	0,1951	0,0001	-0,0586	0,8517	-0,0355	0,7239	0,0044	0,3463	0,0331	0,1216	0,0067	0,3539	-0,0686	0,9138
<b>N</b>	0,1483	0,0015	-0,0131	0,5257	0,0336	0,1532	-0,0179	0,5834	-0,1261	0,9991	-0,1226	0,9939	-0,0288	0,6689

Tabela A.1 - Conclusão

PARCELA	Classes de distância													
	8		9		10		11		12		13		14	
	I	p	I	p	I	p	I	p	I	p	I	p	I	p
A	-0,1133	0,9838	-0,1279	0,9792	-0,1585	0,9893	-0,0330	0,5808	-0,1829	0,8962	-0,2683	0,8523	-0,7902	0,9903
B	-0,0421	0,7482	0,0425	0,1764	0,0786	0,0742	-0,0062	0,4602	-0,0868	0,7008	-0,0717	0,5564	0,3333	0,0884
C	-0,0455	0,7692	-0,1131	0,9631	-0,1594	0,9899	-0,2645	0,9976	-0,2210	0,9390	-0,2840	0,8671	-0,1667	0,5994
D	-0,1446	0,9976	-0,0817	0,8952	-0,1611	0,9913	-0,1201	0,8874	0,0943	0,1791	-0,1345	0,6760	-0,1682	0,6039
E	-0,0355	0,7015	-0,0108	0,5022	-0,0587	0,7701	-0,0894	0,8006	-0,0500	0,5886	0,1691	0,1586	-0,0784	0,4834
F	0,0459	0,1136	-0,0153	0,5341	0,0997	0,0327	0,1929	0,0060	-0,0035	0,4416	-0,1515	0,7201	-0,2121	0,9214
G	-0,0800	0,9280	0,0330	0,2228	-0,0380	0,6604	-0,0447	0,6340	0,1113	0,1475	-0,1645	0,7160	0,2133	0,1411
H	-0,0080	0,4824	0,0218	0,2806	-0,1803	0,9971	-0,3394	0,9999	-0,4527	0,9998	-0,2513	0,8489	0,1839	0,1576
I	-0,0867	0,9464	-0,1285	0,9811	-0,2357	0,9998	-0,0968	0,8277	-0,2907	0,9842	0,0927	0,2519	-0,1042	0,5174
J	0,0335	0,1827	0,0740	0,0709	0,0266	0,2708	0,1022	0,0910	-0,0833	0,6861	-0,4689	0,9771	-0,7088	0,9808
K	0,0599	0,0727	0,0215	0,2885	-0,0023	0,4385	-0,2930	0,9992	-0,2302	0,9494	-0,4612	0,9761	-0,4366	0,8756
L	0,0443	0,1296	-0,0370	0,6773	0,0008	0,4195	-0,2860	0,9989	-0,1756	0,8857	-0,1630	0,7096	-0,1333	0,5566
M	-0,0384	0,7219	-0,0792	0,8839	-0,1101	0,9396	-0,1776	0,9682	-0,2215	0,9412	0,0185	0,3829	-0,2327	0,6957
N	0,0125	0,3194	0,0151	0,3282	-0,0103	0,4889	0,0418	0,2591	0,1298	0,1195	-0,0932	0,5917	-0,3277	0,7809

**APÊNDICE B – Conjunto de variáveis ambientais utilizado para a modelagem potencial de distribuição de espécies das palmeiras no Brasil.**

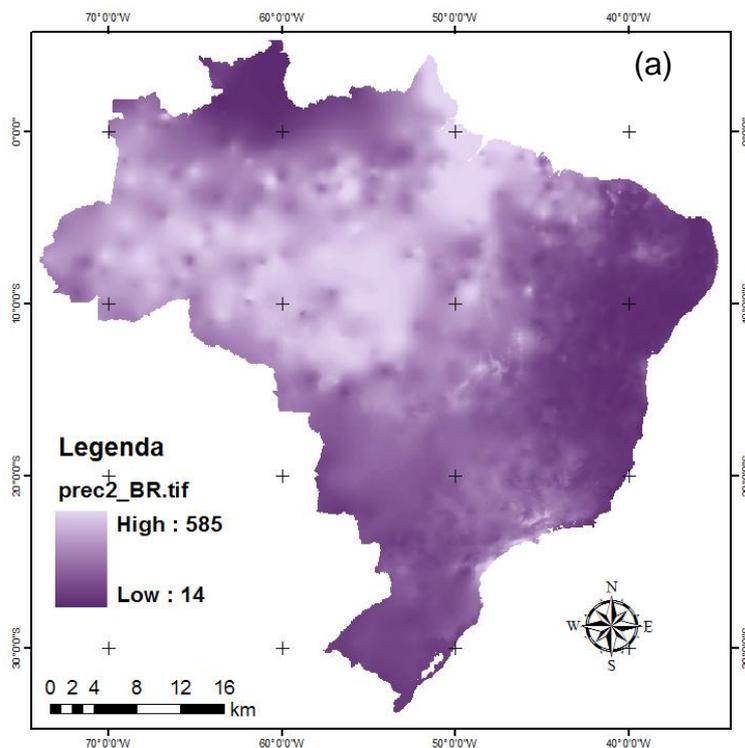


Figura B.1 – Variáveis ambientais utilizadas para a modelagem de distribuição de espécies. Projeção LatLong, datum WGS84 e resolução de 1km, aproximadamente. Precipitações do mês de fevereiro (a) e novembro (b); (c) temperatura máxima do mês de outubro (tmax10); (d) temperatura mínima do mês de junho (tmin6); (e) sazonalidade de temperatura (bio4); (f) temperatura média do trimestre mais frio (bio11); (g) sazonalidade da precipitação (bio15); (h) precipitação do trimestre mais seco (bio17); (i) altitude; (j) declividade; e (k) HAND.

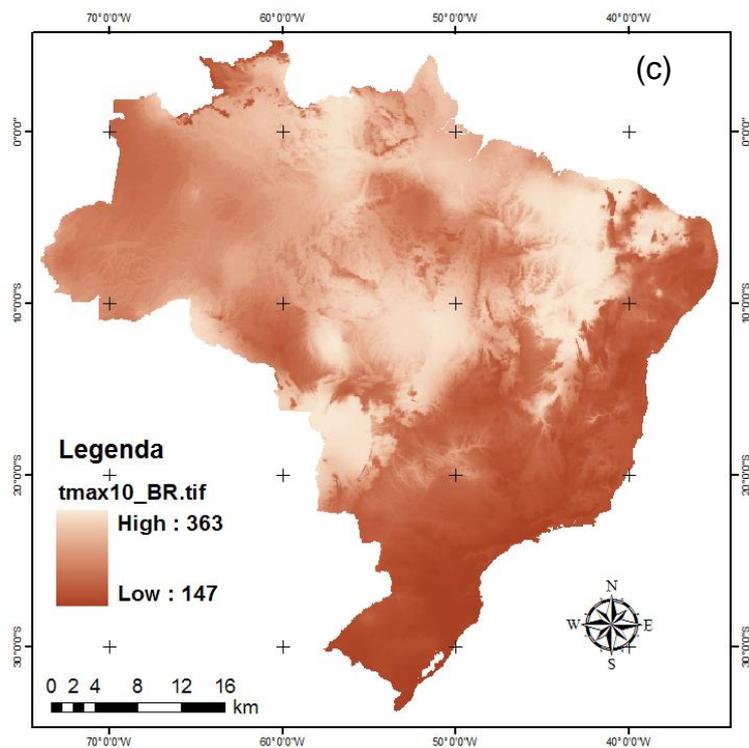
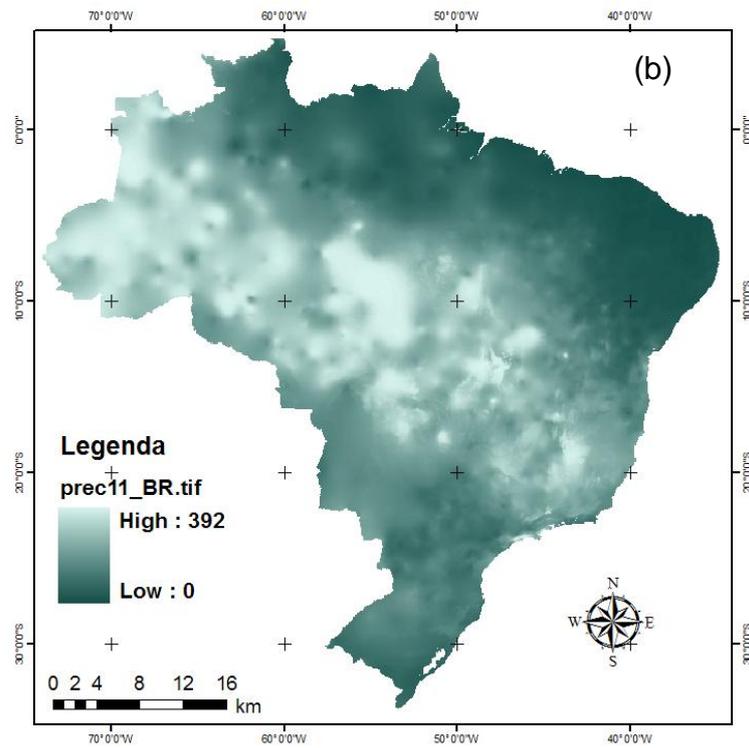


Figura B.1 – Continuação

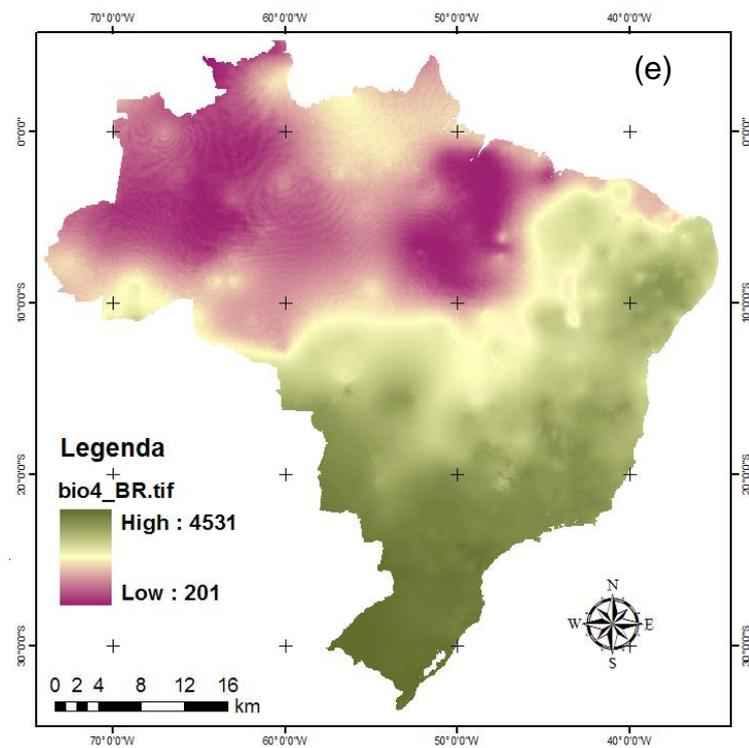
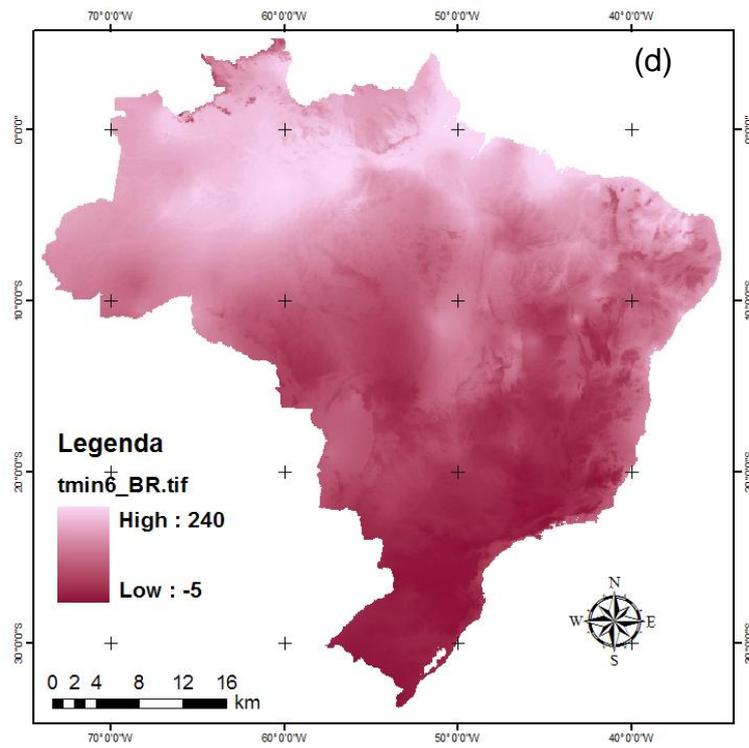


Figura B.1 – Continuação

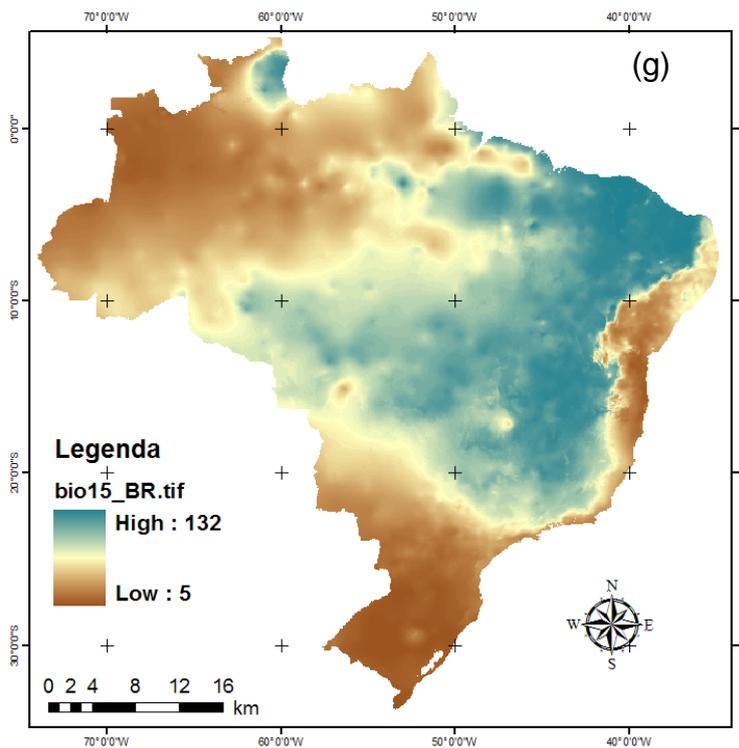
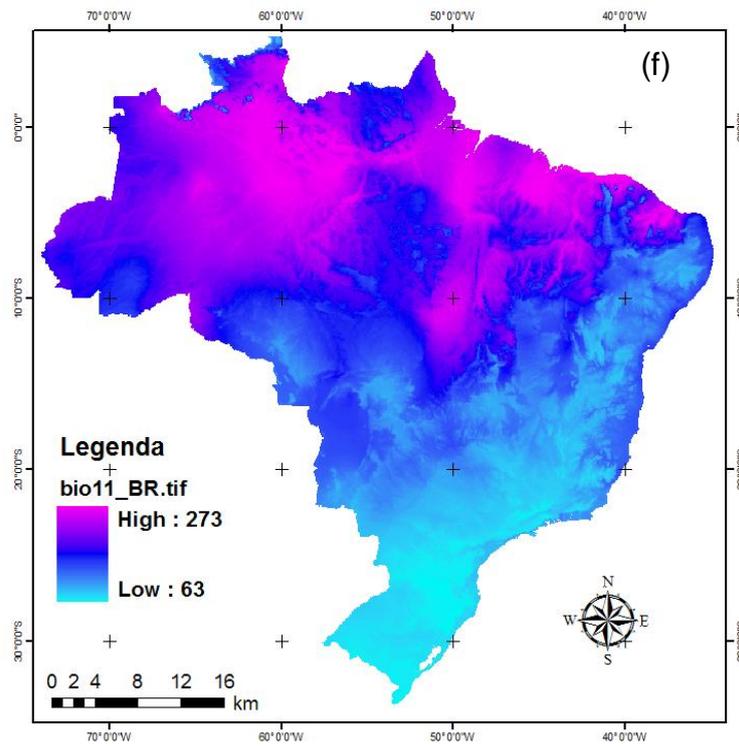


Figura B.1 – Continuação

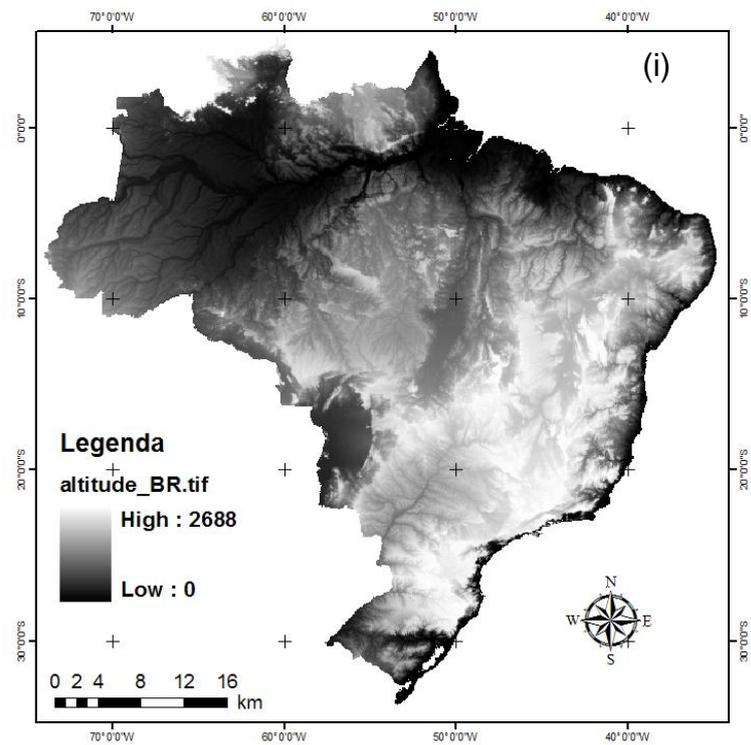
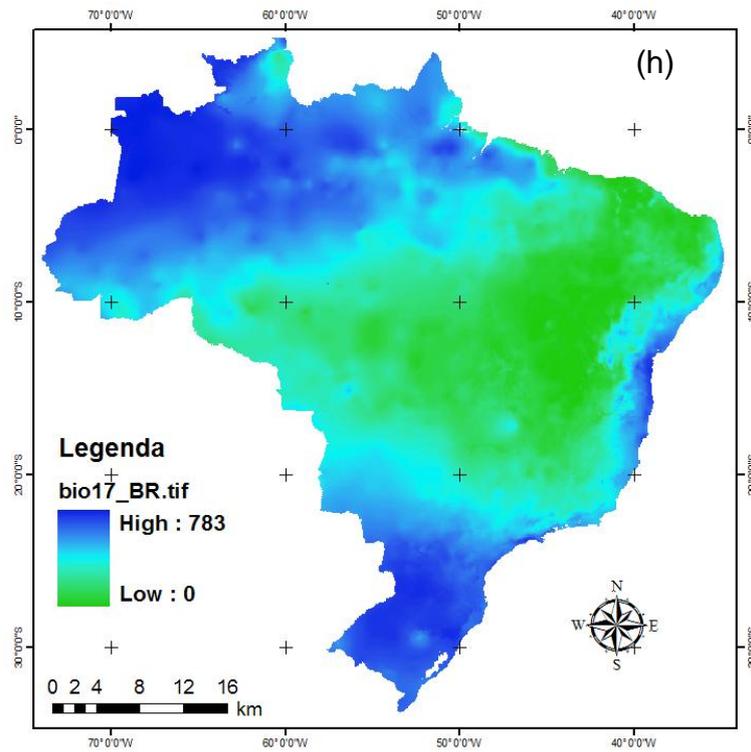


Figura B.1 – Continuação

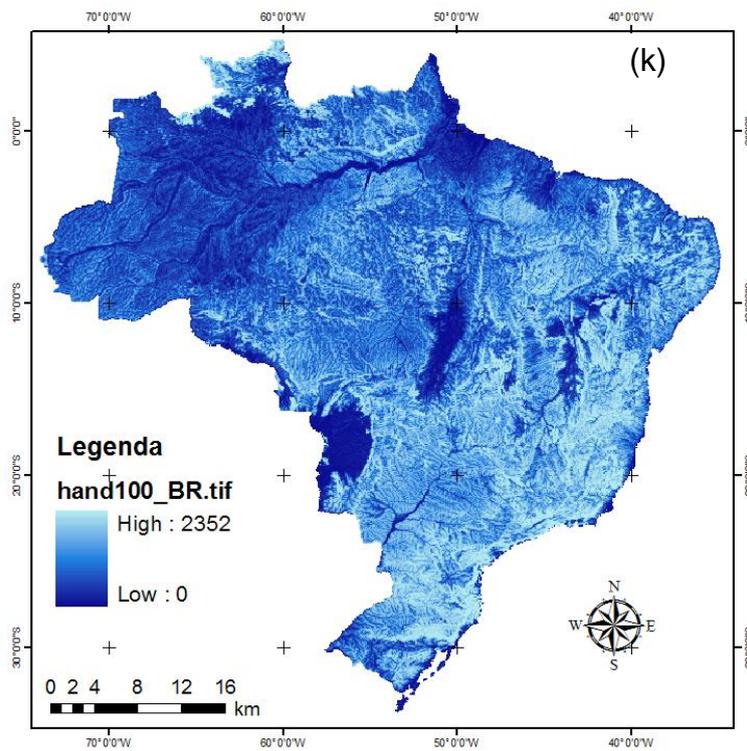
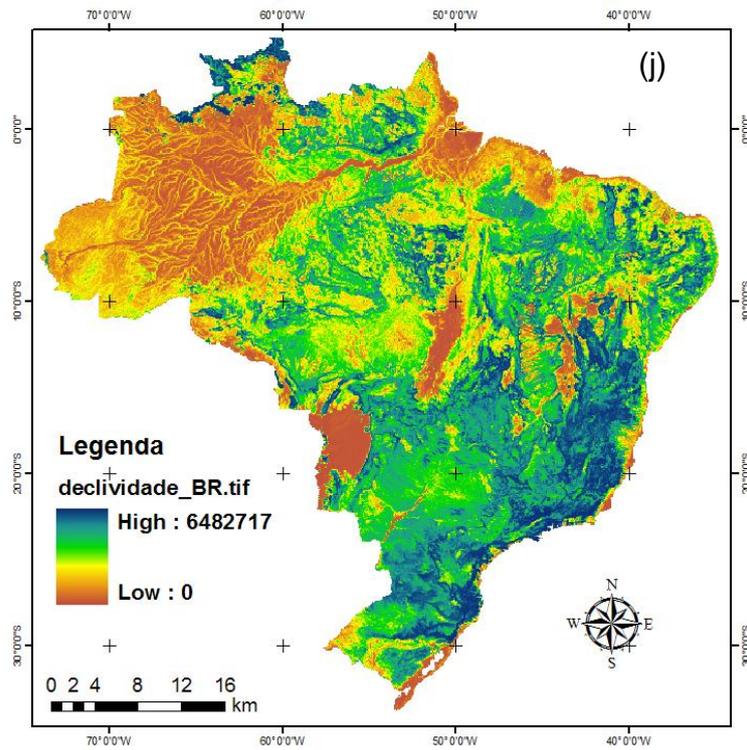


Figura B.1 – Conclusão

## APÊNDICE C – Modelos preditivos de distribuição de espécies de palmeiras

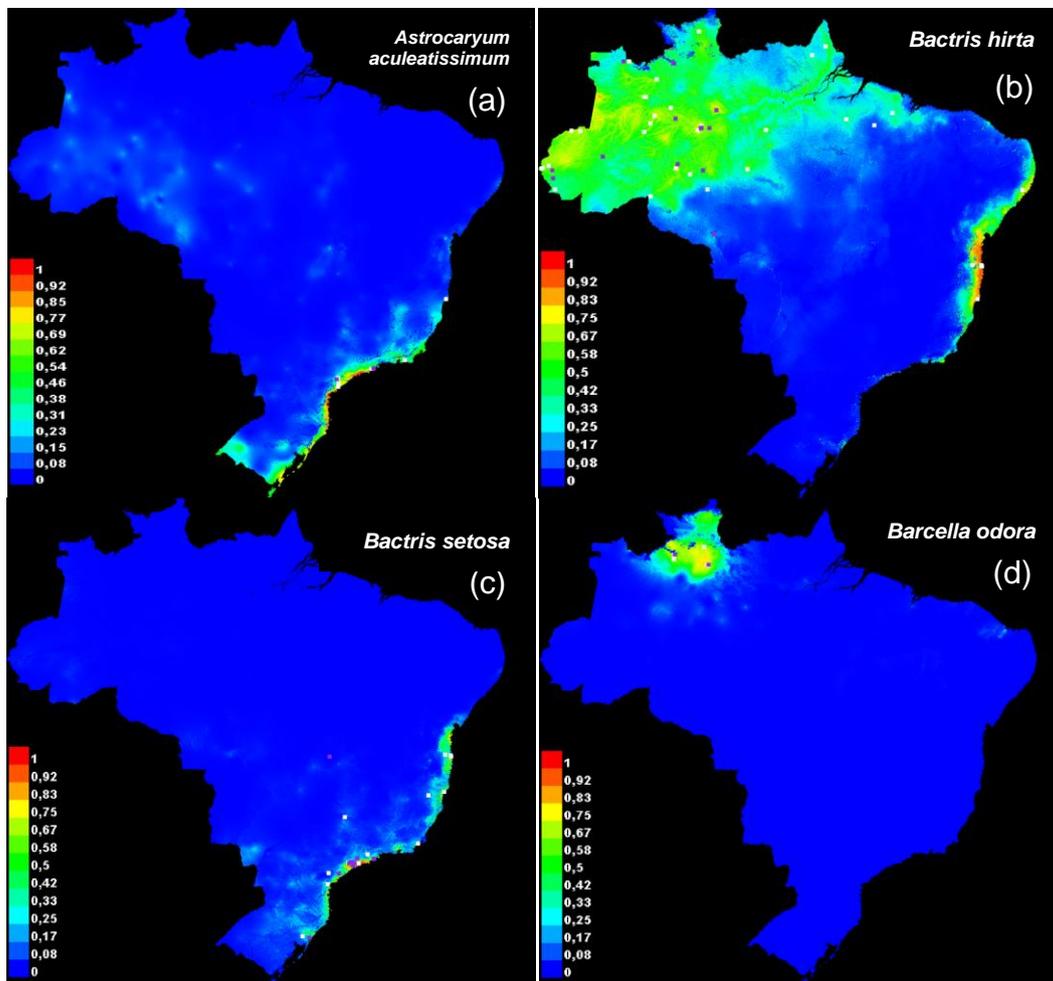


Figura C.1 – Modelos potenciais de distribuição de palmeiras (MDE) avaliados qualitativamente como **adequados (bons)** para descrever os limites de ocorrência da espécie, segundo Henderson et al. (1995): (a) *Astrocaryum aculeatissimum* (Schott.) Burret; (b) *Bactris hirta* Mart.; (c) *Bactris setosa* Mart.; (d) *Barcella odora* (Trail) Drude; (e) *Euterpe edulis* Mart.; (f) *Geonoma gamiova* Barb. Rodr.; (g) *Geonoma schottiana* Mart.; (h) *Lytocaryum hoehnei* (Burret) Toledo.

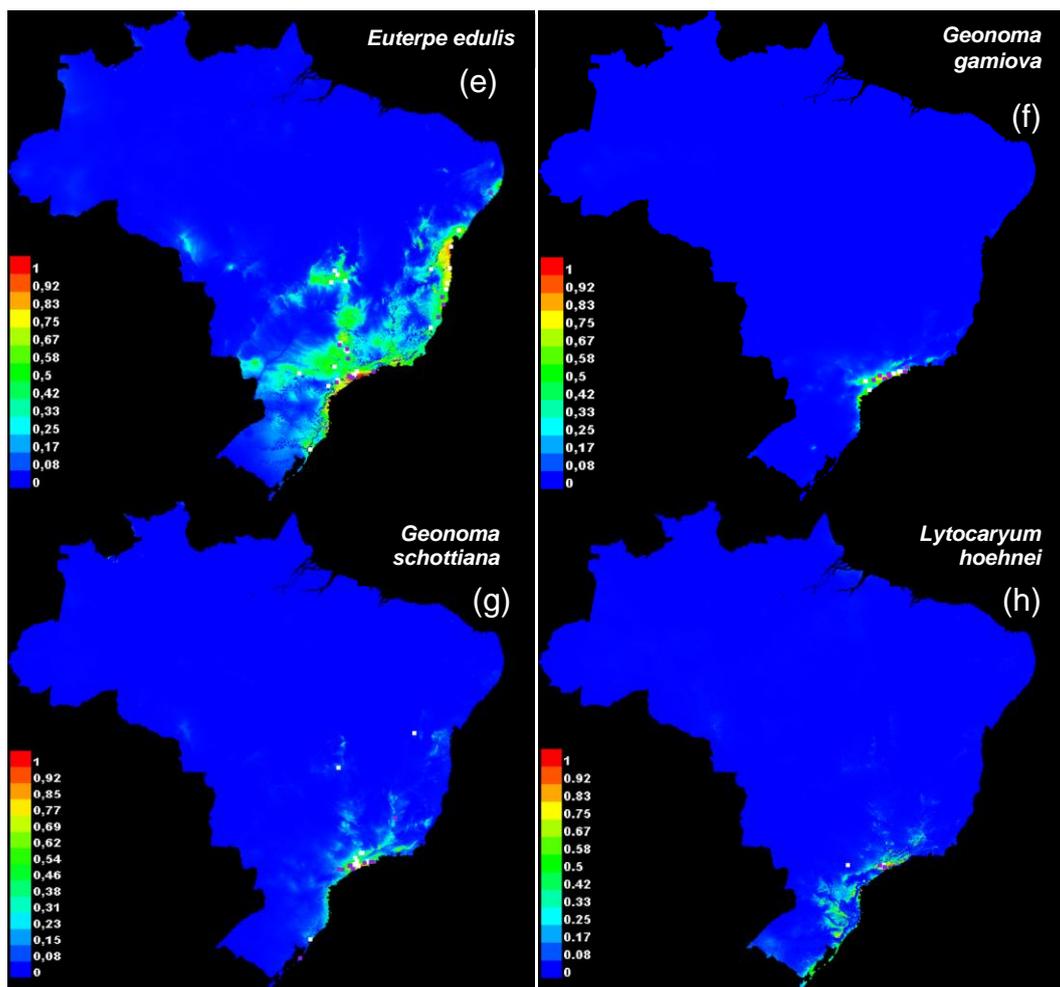


Figura C.1 – Conclusão

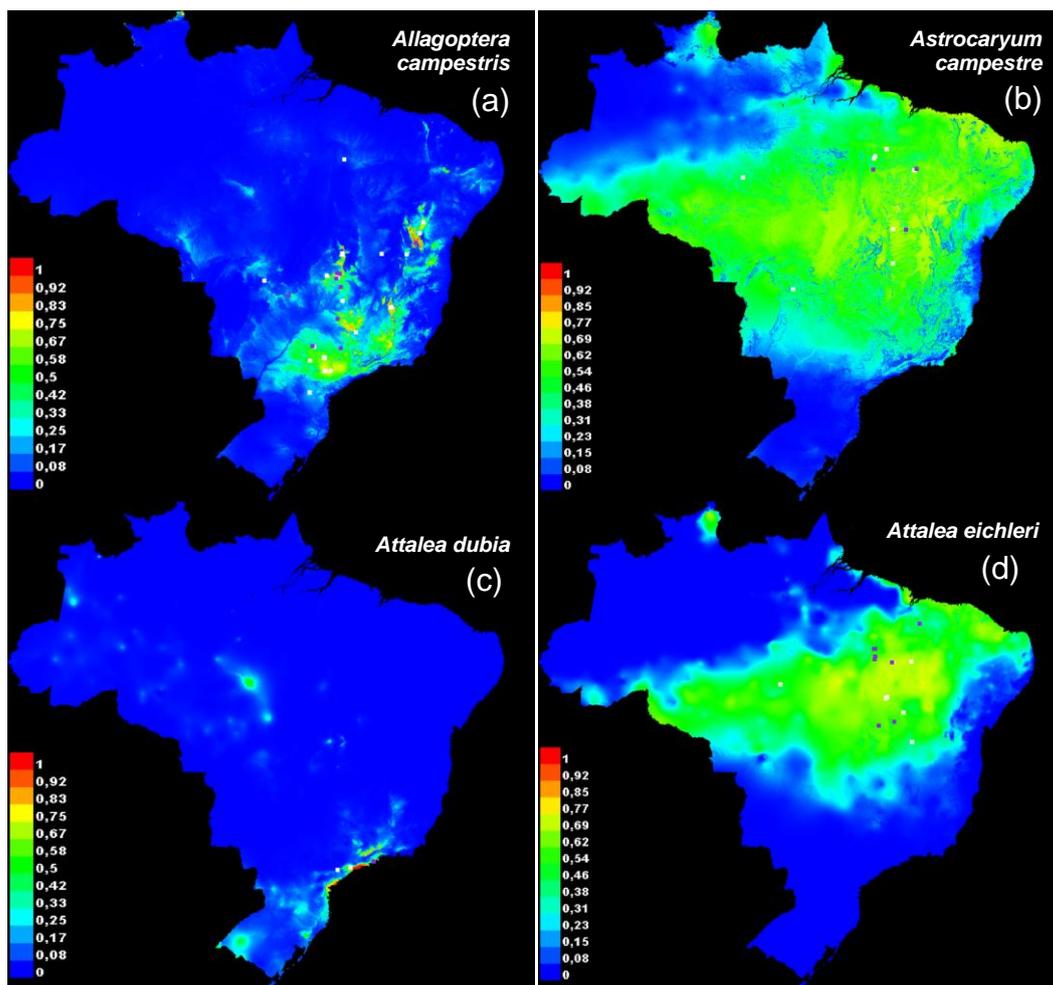


Figura C.2 – Modelos potenciais de distribuição de palmeiras (MDE) avaliados qualitativamente como **razoáveis** para descrever os limites de ocorrência da espécie, segundo Henderson et al. (1995): (a) *Allagoptera campestris* (Mart.) Kuntze; (b) *Astrocaryum campestre* Mart.; (c) *Attalea dubia* (Mart.) Burret; (d) *Attalea eichleri* (Drude) A. J. Hend.; (e) *Attalea geraensis* Barb. Rodr.; (f) *Bactris concinna* Mart.; (g) *Bactris hatschbachii* Noblick ex A.J. Hend.; (h) *Bactris maraja* Mart.; (i) *Bactris pickelii* Burret; (j) *Butia paraguayensis* (Barb. Rodr.) L. H. Bailey; (k) *Desmoncus polyacanthos* Mart.; (l) *Euterpe oleracea* Mart.; (m) *Euterpe precatoria* Mart.; (n) *Geonoma brongniartii* Mart.; (o) *Geonoma camana* Trail; (p) *Geonoma leptospadix* Trail; (q) *Geonoma macrostachys* Mart.; (r) *Geonoma maxima* (Poit.) Kunth; (s) *Geonoma pauciflora* Mart.; (t) *Geonoma pohliana* Mart.; (u) *Geonoma stricta* (Poit.) Kunth.; (v) *Syagrus cocoides* Mart.; (w) *Syagrus comosa* (Mart.) Mart.; (x) *Syagrus harleyi* Glassman; (y) *Syagrus microphylla* Burret; (z) *Syagrus oleracea* (Mart.) Becc..

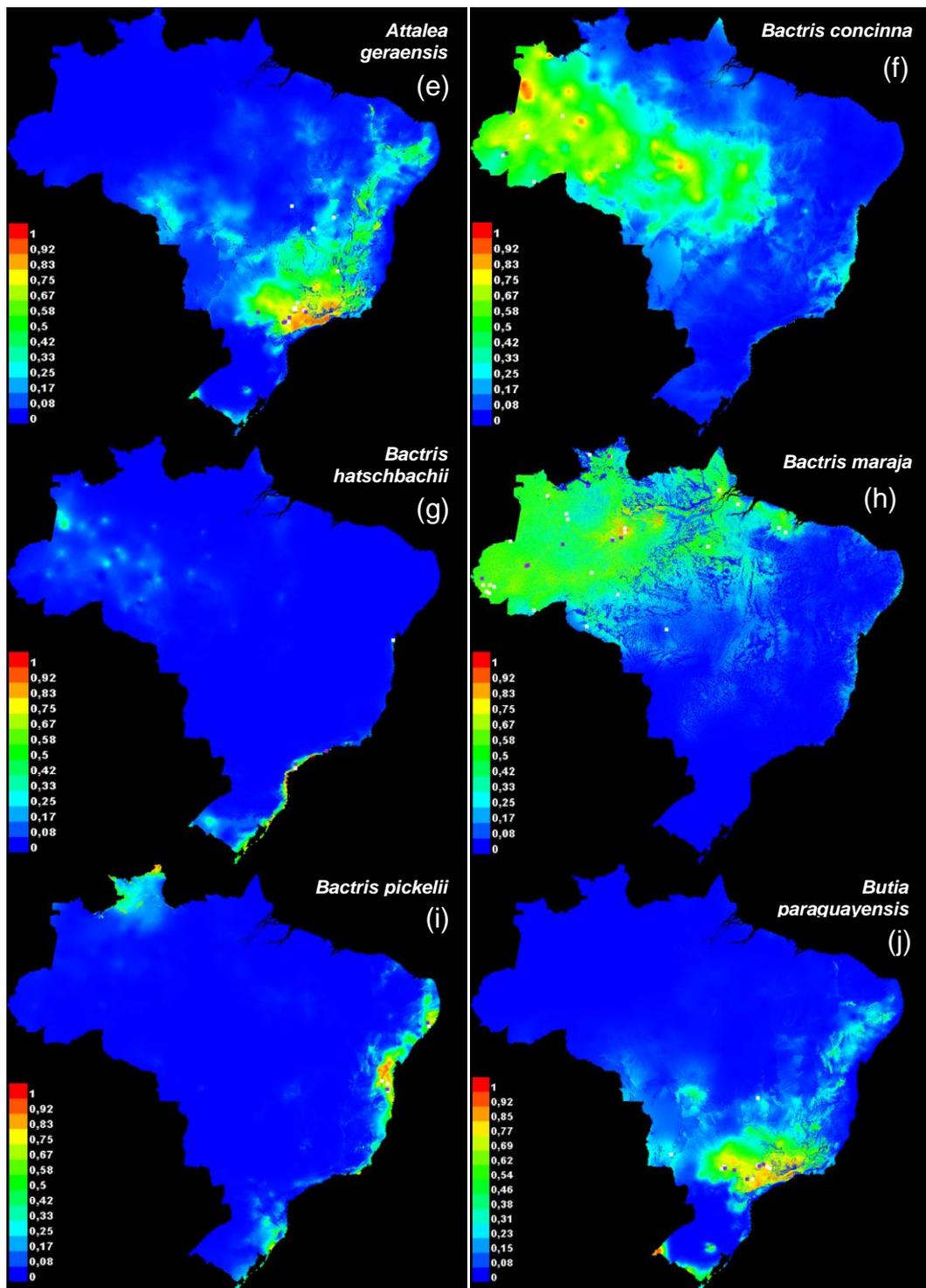


Figura C.2 - Continuação

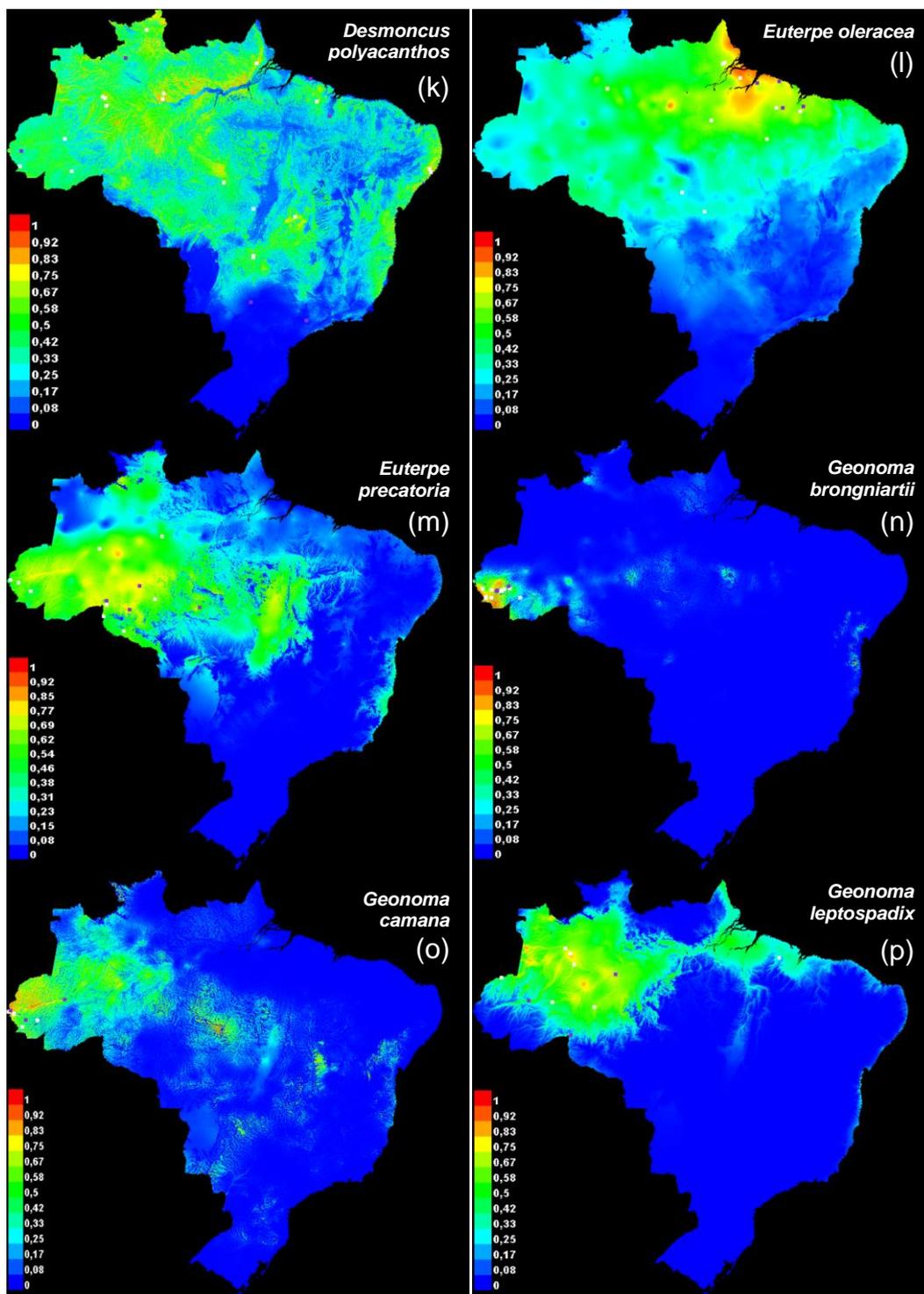


Figura C.2 - Continuação

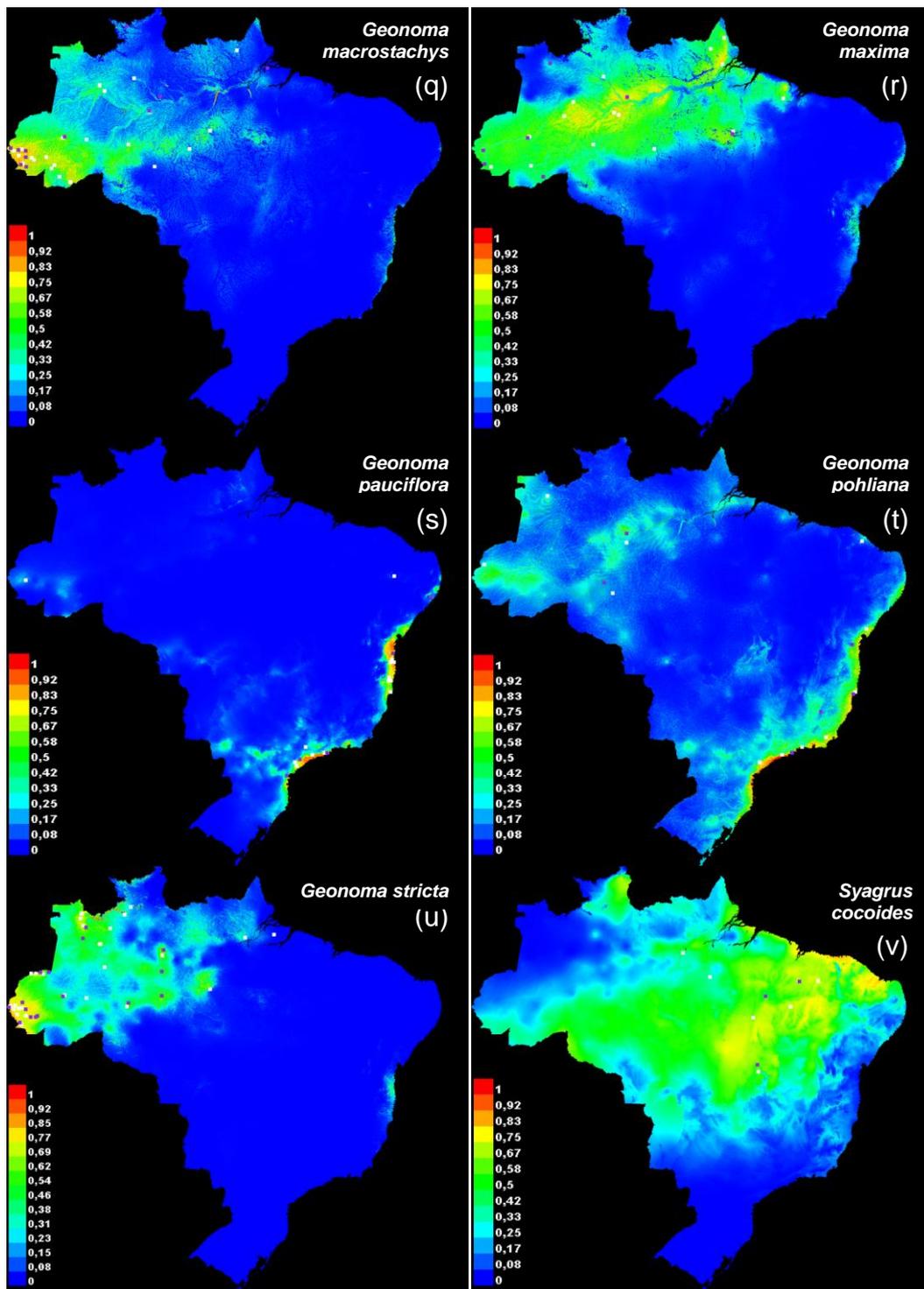


Figura C.2 - Continuação

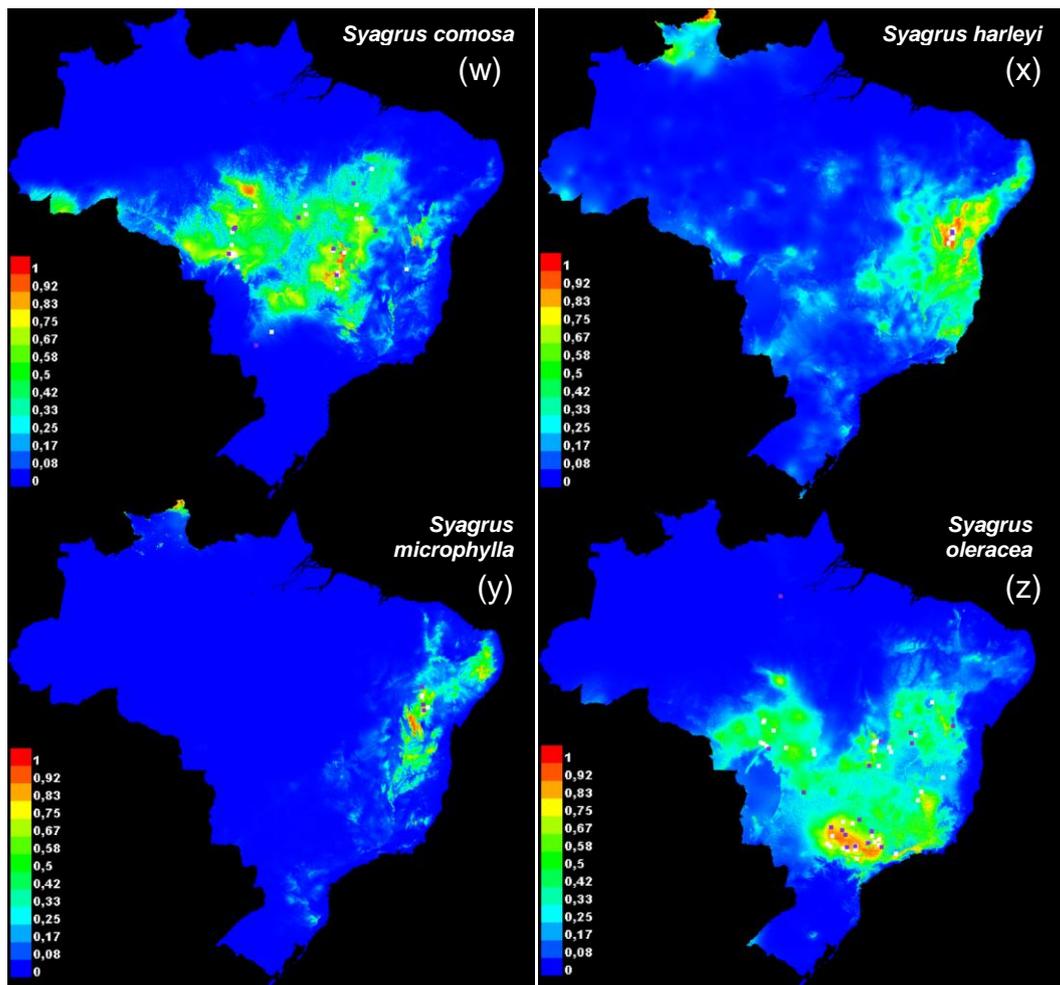


Figura C.2 - Conclusão

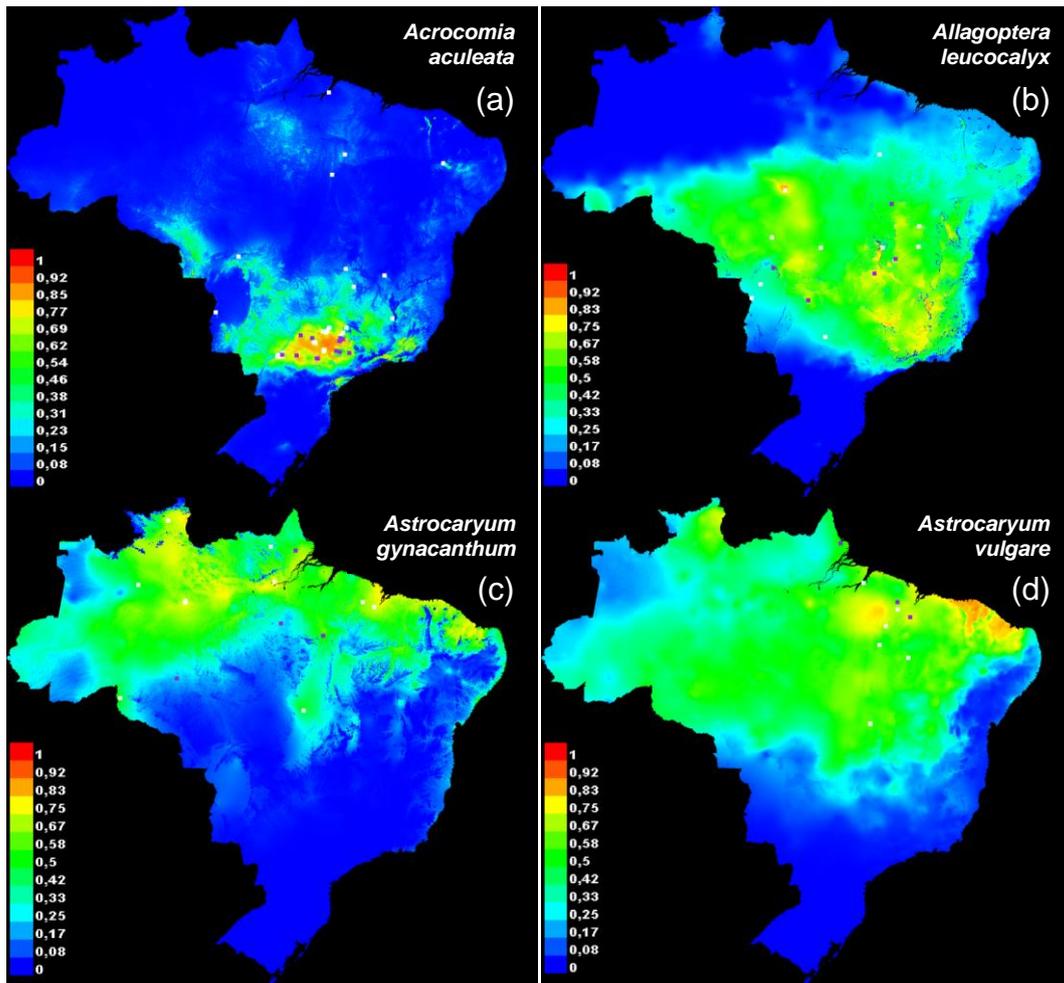


Figura C.3 – Modelos potenciais de distribuição de palmeiras (MDE) avaliados qualitativamente como **inadequados (ruins)** para descrever os limites de ocorrência da espécie: (a) *Acrocomia aculeata* (Jacq.) Lodd. Ex Mart.; (b) *Allagoptera leucocalyx* (Drude) Kuntze; (c) *Astrocaryum gynacanthum* Mart.; (d) *Astrocaryum vulgare* Mart.; (e) *Attalea humilis* Mart. ex Sprengel; (f) *Attalea maripa* (Aubl.) Mart.; (g) *Attalea oleifera* Barb. Rodr.; (h) *Attalea phalerata* Mart. ex Spreng.; (i) *Bactris acanthocarpa* Mart.; (j) *Bactris elegans* Barb.Rodr.; (k) *Bactris oligocarpa* Barb.Rodr.; (l) *Butia capitata* (Mart.) Becc.; (m) *Chamaedorea pauciflora* Mart.; (n) *Chamaedorea pinnatifrons* (Jacq.) Oerst.; (o) *Desmoncus orthacanthos* Mart.; (p) *Geonoma brevispatha* Barb. Rodr.; (q) *Geonoma deversa* (Poit.) Kunth; (r) *Mauritia flexuosa* L. f.; (s) *Mauritiella aculeata* (Kunth) Burret; (t) *Mauritiella armata* (Mart.) Burret; (u) *Socratea exorrhiza* (Mart.) H. Wendl.; (v) *Syagrus petraea* (Mart.) Becc.; (w) *Syagrus pseudococos* (Raddi) Glassman; (x) *Syagrus romanzoffiana* (Cham.) Glassman.

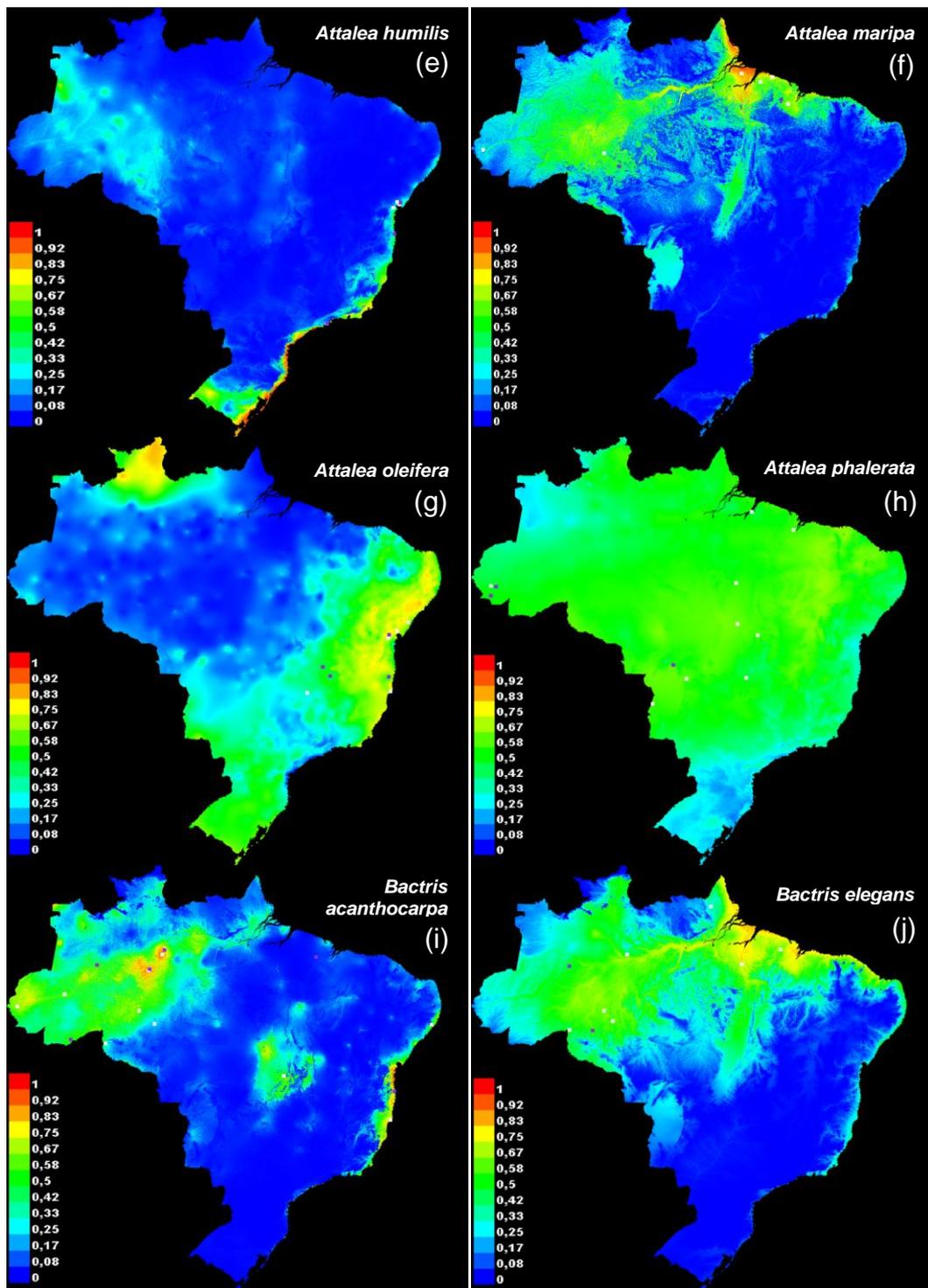


Figura C.3 - Continuação

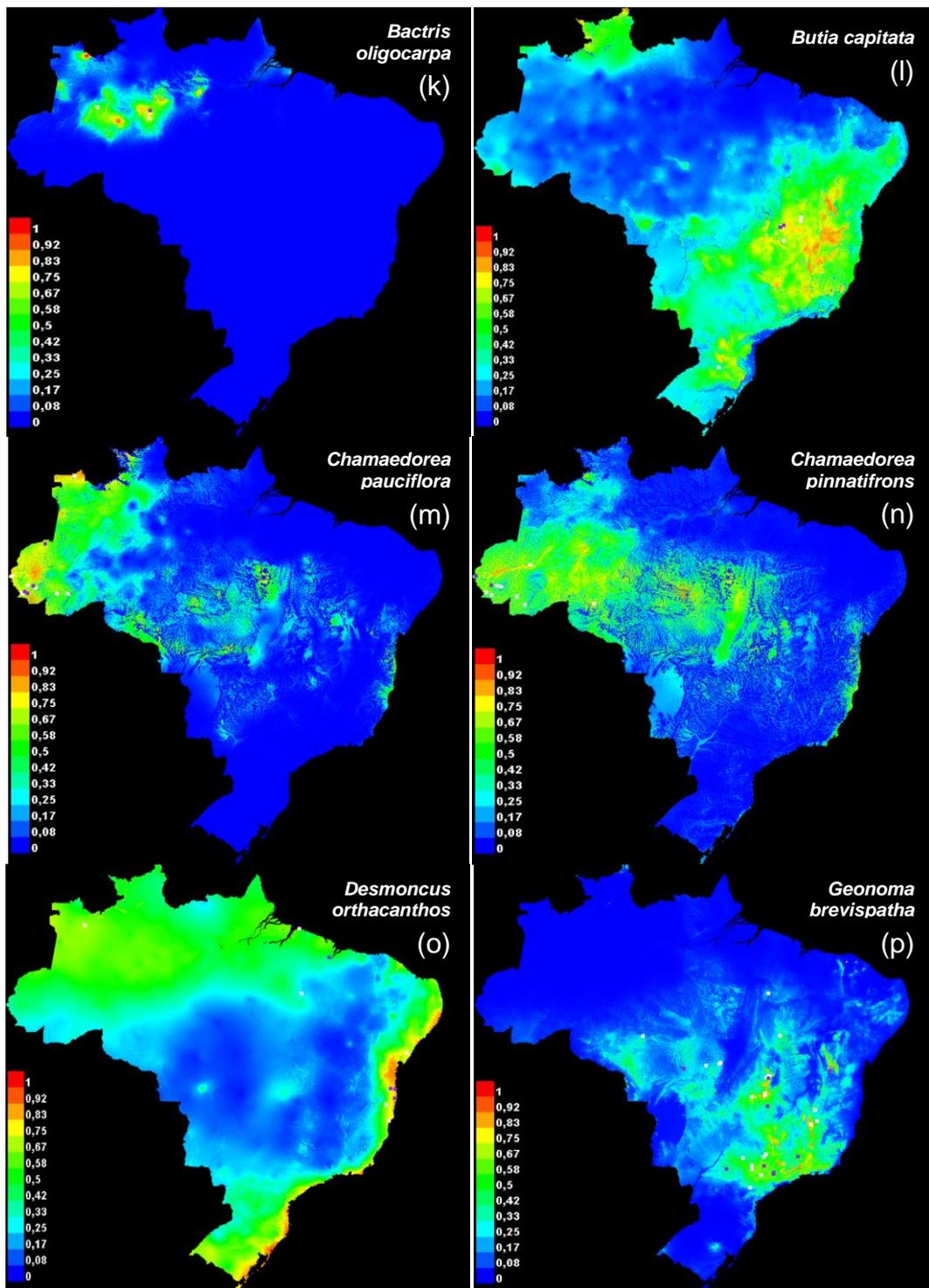


Figura C.3 - Continuação

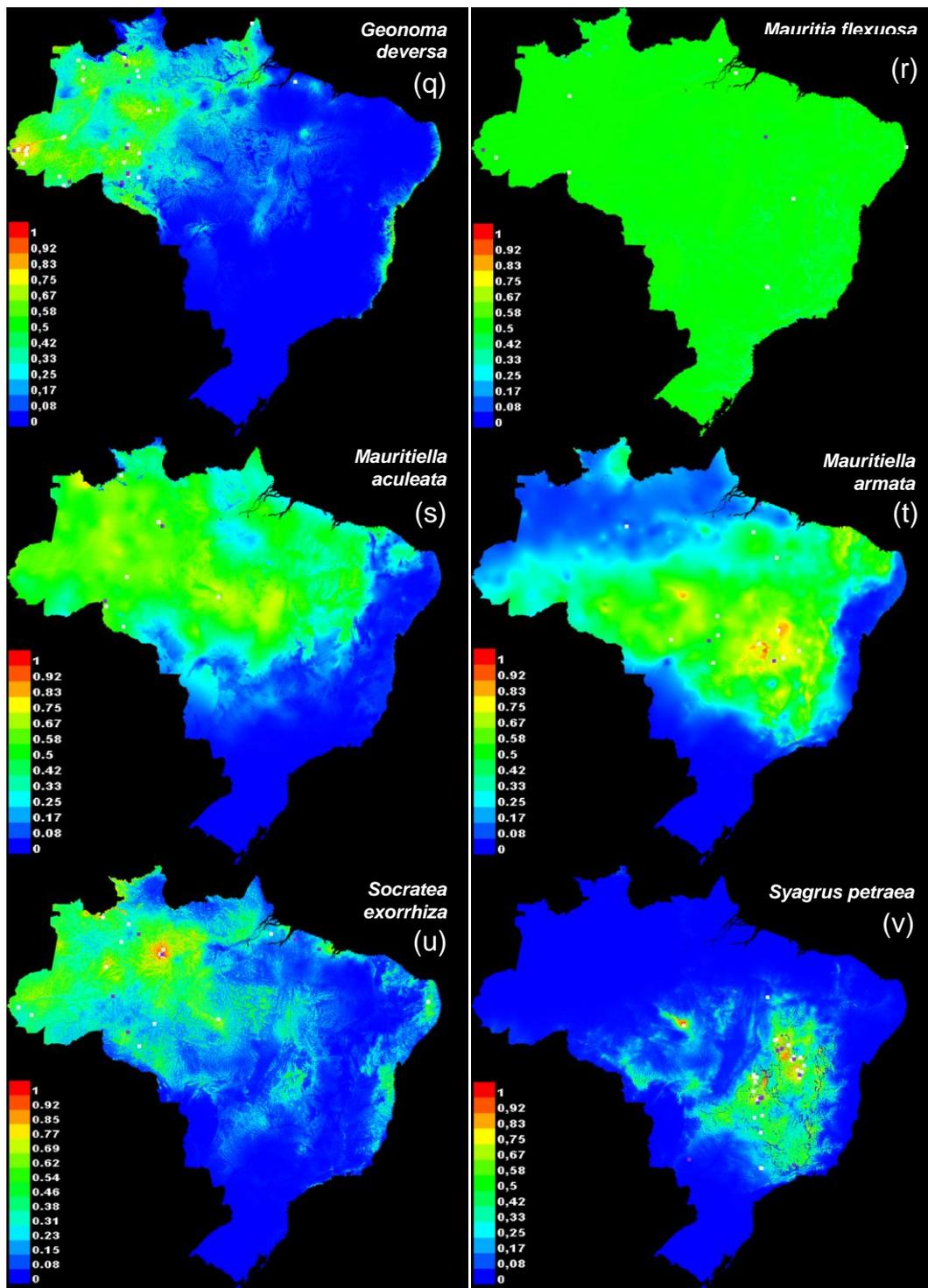


Figura C.3 - Continuação

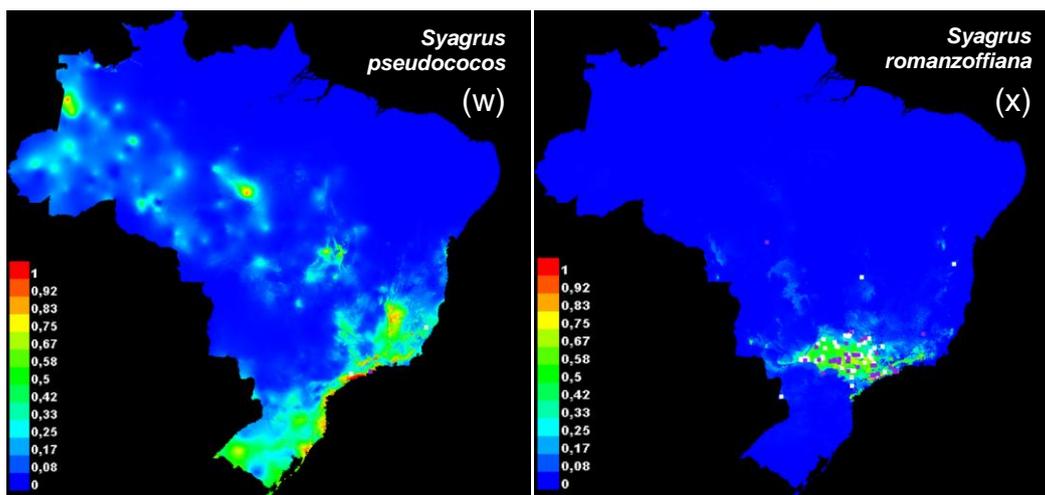


Figura C.3 – Conclusão