Universidade de São Paulo
Escola de Engenharia de São Carlos

Augusto Hashimoto de Mendonça

**Modelagem multi-hierárquica de distribuição potencial e seleção
de filtros ambientais de espécies invasoras no Estado de São
Paulo**

São Carlos

2015

Augusto Hashimoto de Mendonça

**Modelagem multi-hierárquica de distribuição potencial e seleção
de filtros ambientais de espécies invasoras no Estado de São
Paulo**

Tese apresentada à Escola de Engenharia de
São Carlos, da Universidade de São Paulo,
como parte dos requisitos para obtenção do
título de Doutor em Ciências da Engenharia
Ambiental

Orientadora: Profa. Giselda Durigan

São Carlos

2015

AUTORIZO A REPRODUÇÃO TOTAL OU PARCIAL DESTA TRABALHO,
POR QUALQUER MEIO CONVENCIONAL OU ELETRÔNICO, PARA FINS
DE ESTUDO E PESQUISA, DESDE QUE CITADA A FONTE.

Hashimoto de Mendonça, Augusto
Hm Modelagem multi-hierárquica de distribuição
potencial e seleção de filtros ambientais de espécies
invasoras no Estado de São Paulo / Augusto Hashimoto de
Mendonça; orientadora Giselda Durigan. São Carlos,
2015.

Tese (Doutorado) - Programa de Pós-Graduação em
Ciências da Engenharia Ambiental e Área de Concentração
em Ciências da Engenharia Ambiental -- Escola de
Engenharia de São Carlos da Universidade de São Paulo,
2015.

1. Invasões biológicas. 2. Modelos de nicho
ecológico. 3. MaxEnt. 4. Invasibilidade. 5. Escalas
espaciais. I. Título.

FOLHA DE JULGAMENTO

Candidato: Engenheiro **AUGUSTO HASHIMOTO DE MENDONÇA**

Título da tese: "Modelagem multi-hierárquica de distribuição potencial e seleção de filtros ambientais de espécies invasoras no Estado de São Paulo".

Data da defesa: 13/07/2015

Comissão Julgadora:

Profa. Dra. **Giselda Durigan (Orientadora)**
(Instituto Florestal do Estado de São Paulo/Assis)

Dr. **Antônio Carlos Galvão de Melo**
(Instituto Florestal do Estado de São Paulo)

Profa. Dra. **Alessandra Tomaselli Fidelis**
(Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho"/UNESP – Rio Claro)

Dra. **Natália Macedo Ivanauskas**
(Instituto Florestal do Estado de São Paulo)

Dra. **Marinez Ferreira de Siqueira**
(Instituto de Pesquisa Jardim Botânico do Rio de Janeiro)

Coordenador do Programa de Pós-Graduação em Ciências da Engenharia Ambiental:

Prof. Associado **Frederico Fabio Mauad**

Presidente da Comissão de Pós-Graduação:

Prof. Associado **Paulo César Lima Segantine**

Resultado:

aprovado

aprovado

APROVADO

aprovado

aprovado

Aprovado

AGRADECIMENTOS

Este é um produto do esforço e cooperação de muitas pessoas, envolvidas em todas as etapas, mas principalmente nas etapas de elaboração do projeto, da escolha dos métodos, da coleta dos dados e interpretação de resultados. São muitos amigos, muito profissionais e familiares que fizeram parte da jornada, pessoas com as quais tive a sorte de conviver e trabalhar e, que por terem contribuído direta ou indiretamente com este trabalho, eu agradeço:

À minha companheira, Roberta Sebastiany França, que para a minha felicidade se tornou Roberta Sebastiany França de Mendonça durante este doutorado, que sempre me conforta, me alegria e me traz paz em qualquer situação e momento. Sei que nossa “parceria” será para sempre e por isso lhe sou muito grato.

À minha família, que me fez o que sou hoje. Se me considero uma pessoa justa, é por conta dos valores que me foram passados desde pequeno e, se hoje completo este trabalho de doutorado, é por conta do suor e dos sacrifícios que vocês fizeram por mim.

À professora orientadora/mãe Giselda Durigan, por todos esses anos de lições, de campos, de acolhida, de broncas e conquistas. Por ser esta profissional admirável e respeitável, por ter me aceitado com todas as minhas deficiências e ter me proporcionado o crescimento e amadurecimento que me trouxeram até aqui e me fazem acreditar ser possível um futuro no mundo acadêmico.

À professora Marinez Ferreira de Siqueira que me recepcionou no Jardim Botânico do Rio de Janeiro e pacientemente me indicou a literatura básica sobre modelos de distribuição e deu os primeiros direcionamentos de base para que eu me iniciasse na área.

Ao professor André Carlos Ponce de Leon Ferreira de Carvalho, que me recepcionou no Laboratório de Computação Bioinspirada da USP de São Carlos, introduziu-me na área de aprendizado de máquina e propôs novos métodos para a seleção de variáveis preditoras. Aos amigos Bruno Feres de Souza e Luís Paulo Garcia, que contribuíram com ideias e métodos para análise e avaliação dos modelos.

Ao pesquisador Andrew Townsend Peterson, que eu já admirava como pesquisador e passei a admirar também como pessoa durante meu estágio no exterior, em seu laboratório de Modelagem de Biodiversidade na Universidade do Kansas. Sem dúvida, um dos momentos mais marcantes da minha jovem carreira acadêmica, de aprendizado, de postura e profissionalismo. Tenho muito a agradecer também a todo o laboratório e aos amigos maravilhosos que fiz nesta aventura.

Às entidades de fomento à pesquisa, Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo – FAPESP, pela bolsa de doutorado (Processo 2011/05930-0) e pela bolsa BEPE (Processo 2013/25466-2), e ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico – CNPq, pelo auxílio à pesquisa que possibilitou a aquisição de equipamentos e o custeio de todas as expedições de coleta de dados.

Aos pesquisadores do Instituto Florestal, Marco Nalon e Natália Ivanauskas, que forneceram bases de dados, camadas ambientais e informações essenciais para direcionar a coleta de dados de forma mais objetiva nas unidades de conservação.

Aos amigos que viraram assistentes de campo Márcio Suganuma, Geissianny Bessão, Natashi Pilon e, em especial, aos amigos que me acompanharam em boa parte das coletas Gustavo Zen,

geógrafo, companheiro de república e apaixonado pela natureza, que virou especialista em desatolar carros e em identificar plantas invasoras (pelos menos cinco do conjunto total de espécies) e Wander Laizo dos Santos, grande companheiro, de paciência e sabedoria sem tamanho e responsável por me viciar em café nos retornos de campo (não é uma xicarazinha, é um litro de café!).

Aos amigos e irmãos de de São Carlos, Bruna Horvath Vieira e Gustavo Zen, por me socorrerem nas pendências burocráticas de documentos quando eu não estava por perto; aos amigos de república Erick Fonseca, Fabrício Souza, Rodolfo de Abreu, Alexandre Carvalho, Valdir Specian, Eleri Rafael Muniz; aos amigos Juliana Resende, Mariana Santos, Karina Bernardo, Carina Senerglia, Daniel Rondinelli, Érica Mendonça, André Luís Sanchez, Haroldo Lobo, Raphael Oliveira, Tatiana Pereira, Anne Caroline, Cíntia Camila e Tony de Jesus, amigos e colegas de pós-graduação e a todos os demais amigos que não estiveram diretamente envolvidos na minha vida acadêmica, mas que certamente fazem parte deste projeto.

À COTEC, Instituto Florestal e Fundação Florestal, que nos concederam a licença para adentrar as unidades e nos ofereceram todo o suporte disponível para que a coleta dos dados de ocorrência se materializasse. A todo o corpo técnico dessas instituições, funcionários terceirizados e estagiários que, mesmo em condições por vezes adversas, nos acompanharam em campo e nos ofereceram suporte logístico na coleta dentro das unidades, destacando os nomes de: Paulo Sato e Anésio Dias Pereira, do Parque Estadual de Campos do Jordão; Juliana Quintanilha da Cruz e Miranda, do Parque Estadual do Juquery; Carlos Eduardo Peixoto de Freitas, do Parque Estadual da Cantareira; Edimilson Ferreira dos Santos, do Núcleo Engordador; Giovane Pereira Silva e Valdir Ramos, do Núcleo Cabuçu; André Avelino Ribeiro, do Parque Estadual de Intervales; Maurício Veloso, do Núcleo Sta. Virginia – Parque Estadual da Serra do Mar; Cristiano de Jesus Braga, do Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo de Picinguaba; Basílio Rosa dos Santos, Anilson de Lima Prado e Claudenir Pontes Ribeiro, da Estação Ecológica da Jureia; Tico e Otto, do Núcleo Perequê da Estação Ecológica da Jureia; Laís Petri e Benedito Carlos de Oliveira, da Floresta Estadual de Angatuba; Vanderlei Arantes Nogueira, da Estação Experimental de Itapetininga; Diego Rodrigo Ferraz, da Estação Ecológica de Itaberá; Valdonésio Borges Nascimento, do Parque Estadual de Vassununga; Giovani Germano, José Carlos e Samuel Barnuevo, Estação Ecológica de Mogi-Guaçu; Osmar Masen, da Estação Experimental de Itararé; Pedro Paulo Bagdal e Marina Ferraz Gera, da Estação Experimental de Itapeva; Nelson Antonio Gallo, do Parque Estadual do Aguapeí; Jeferson Bolzan, do Parque Estadual do Rio do Peixe.

Resumo

Mendonça, A. H. (2015). Modelagem multi-hierárquica de distribuição potencial e seleção de filtros ambientais de espécies invasoras no Estado de São Paulo. Tese de doutorado, Escola de Engenharia de São Carlos, Universidade de São Paulo, São Carlos.

Nas últimas décadas, em decorrência da globalização e do comércio internacional, o deslocamento de espécies para longe de suas regiões de origem tem crescido em frequência e extensão, aumentando o risco de invasões biológicas, que podem impactar significativamente a economia, o funcionamento dos ecossistemas e causar perdas de biodiversidade. A erradicação de espécies invasoras tem poucas chances de sucesso, de modo que prevenir a invasão constitui a melhor alternativa de manejo. Técnicas de modelagem preditiva de distribuição têm sido globalmente aplicadas para prever a distribuição potencial de espécies invasoras. No Brasil, são poucos e recentes os estudos sobre invasões biológicas. Visando ampliar o conhecimento sobre plantas consideradas invasoras e sua distribuição no estado de São Paulo, neste estudo aplicamos técnicas de modelagem preditiva a 10 espécies. Para cada uma delas buscamos caracterizar o padrão de invasão e identificar os fatores ambientais atuantes que limitam ou potencializam sua distribuição, por meio de modelos multi-hierárquicos de nicho ecológico. Para tanto, coletamos informações de ocorrência dessas espécies em todo o mundo e registramos coordenadas geográficas, características das populações e dos ambientes invadidos por essas espécies em todos os tipos de vegetação e em todas as regiões do estado de São Paulo. Com base nesses dados, caracterizamos o padrão de invasão de cada espécie e a invasibilidade de cada tipo vegetacional estudado. Aplicamos a metodologia de modelagem multi-hierárquica de nicho ecológico por meio do algoritmo MaxEnt em macro escala para todo o globo e em meso escala para o estado de São Paulo. Apesar das peculiaridades das espécies e dos tipos de vegetação, nossos resultados evidenciam a influência do estado de conservação do ecossistema e da posição na paisagem sobre a severidade da invasão e, também, sobre a invasibilidade dos tipos de vegetação em escala local. Mesmo os tipos de vegetação mais resistentes, como a restinga e a floresta ombrófila densa, podem se tornar suscetíveis à invasão em função de distúrbios e da pressão de propágulos. Em fragmentos conservados, porém, são raras as espécies exóticas capazes de se estabelecer e se tornar uma ameaça real à conservação. As fitofisionomias mais abertas do Cerrado mostraram-se como os tipos de vegetação suscetíveis à invasão pelo maior número de espécies, entre as estudadas. Em macro escala, os modelos de nicho ecológico identificaram as áreas potenciais de invasão e revelaram os limites fisiológicos de temperatura e precipitação para cada espécie, enquanto em meso escala, os modelos de nicho refinaram estas previsões e revelaram novos padrões associados com a distribuição das espécies na escala do estado de São Paulo. Este estudo gera contribuições importantes em termos de informação sobre as características e áreas potenciais de invasão para gestores e tomadores de decisão no processo de prevenção e controle de invasões, bem como identifica limites e fatores ambientais que contribuem para a melhor compreensão de invasões biológicas no Brasil. De forma geral, a abordagem multi-hierárquica se mostrou uma ferramenta poderosa para explorar padrões de distribuição em escalas apropriadas com os objetivos de conservação, prevenção e controle de espécies exóticas.

Palavras chaves: invasões biológicas, modelos de nicho ecológico, MaxEnt, invasibilidade, escalas espaciais.

Abstract

Mendonça, A. H. (2015). Multi-hierarchical approach of potential species distribution modeling and selection of environmental filters of invasive species in the State of São Paulo. PhD Thesis, School of Engineering of São Carlos, University of São Paulo, São Carlos.

In recent decades, as a result of globalization and international trade, the movement of species away from their native regions has grown in frequency and extent, increasing the risk of biological invasions, which can significantly impact the economy, the functioning of ecosystems and cause biodiversity loss. The eradication of invasive species is not an easy task, usually with little chance of success, so that prevent the invasion is still the best management alternative. Predictive species distribution modeling techniques have generally been applied to predict the potential distribution of invasive species. In Brazil, studies on biological invasions are recent and insufficient to understand the current invasive status. To enhance understanding about invasive plants and its distribution in the state of São Paulo, in this study we apply predictive modeling techniques to 10 species considered invasive. For each of the selected species we seek to characterize the invasion pattern and identify the active environmental factors that limit or leverage its distribution through multi-hierarchical ecological niche models. For this purpose, we collect information for these species occurring worldwide and recorded geographical coordinates characteristics of populations and environments invaded by these species in all vegetation types and in all regions of the state of São Paulo. Based on these data, we characterize the invasion pattern of each species and the invasiveness of each vegetation type studied. We applied the multi-hierarchical ecological niche modeling methodology through MaxEnt algorithm in macro scale for the entire globe and meso scale for the state of São Paulo. Despite the peculiarities of species and vegetation types, our results highlight the influence of ecosystem conservation status and position in the landscape on the severity of the invasion and on the invasiveness of vegetation types on a local scale. Even the most resistant types of vegetation, such as the restinga and the tropical rain forest, can become susceptible to invasion because of disturbances and seedlings pressure. In conserved fragments, however, exotic species were rarely able to settle down and become a real threat to conservation. The more open forms of the Cerrado vegetation types appeared as the most susceptible to invasion by most of the studied species. In macro scale, the ecological niche models identified the potential areas of invasion and revealed the physiological limits of temperature and precipitation for each species, while in meso scale, niche models refined these projections and revealed new patterns associated with the distribution of species on the scale of São Paulo. This study provides important contributions in terms of information about the characteristics and potential areas of invasion for managers and decision makers in prevention and control of invasions and identifies limitations and environmental factors that contribute to a better understanding of biological invasions in Brazil. In general, the multi-hierarchical approach proved to be a powerful tool to explore patterns of distribution at scales compatible with conservation objectives, prevention and control of alien species.

Key words: biological invasions, ecological niche modeling, MaxEnt, invasibility, spatial scales.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 – Imagens da espécie <i>Urochloa decumbens</i> (braquiária)	11
Figura 2 – Imagens da espécie <i>Melinis minutiflora</i> (capim gordura)	13
Figura 3 – Imagem da espécie <i>Megathyrsus maximus</i> (capim colônia)	14
Figura 4 – Imagens da espécie <i>Pinus elliottii</i> (Pinus). À direita, área invadida na Estação Ecológica de Santa Bárbara.	15
Figura 5 – Imagens da espécie <i>Pteridium arachnoideum</i> (samambaia)	17
Figura 6 – Imagens da espécie <i>Hedychium coronarium</i> (Lírio de Brejo)	18
Figura 7 – Imagem da espécie <i>Leucaena leucocephala</i> (Leucena)	19
Figura 8 – Imagem da espécie <i>Psidium guajava</i> (Goiabeira)	21
Figura 9 – Imagem da espécie <i>Calotropis procera</i> (Algodão de Seda)	22
Figura 10 – Imagem da espécie <i>Schizolobium parahyba</i> (Guapuruvu)	23
Figura 11 – Pontos focais da expedição de amostragem no estado de SP, compreendendo unidades de conservação e grandes fragmentos em propriedades privadas, categorizados pelo tipo de vegetação que representam.	42
Figura 12 – Pontos de ocorrência por espécie, categorizados pela localização na paisagem.	46
Figura 13 – Pontos de ocorrência por espécie, categorizados pelo estado de conservação do ecossistema no local.	46
Figura 14 - Registros dos pontos de ocorrência de <i>U. decumbens</i> no estado de SP, categorizados pela localização da espécie na paisagem.	47
Figura 15 – Pontos de ocorrência de <i>U. decumbens</i> no estado de São Paulo, categorizados pela localização, densidade da população e estado de conservação do ecossistema.	48
Figura 16 - Pontos de ocorrência de <i>U. decumbens</i> no estado de São Paulo, categorizados pela localização e estado de conservação dentro de cada tipo de vegetação.	49
Figura 17 - Registros dos pontos de ocorrência de <i>M. minutiflora</i> no estado de SP, categorizados pela localização da espécie na paisagem.	50
Figura 18 – Pontos de ocorrência de <i>M. minutiflora</i> no estado de São Paulo, categorizados pela localização na paisagem, densidade da população e estado de conservação do ecossistema no local.	51
Figura 19 - Pontos de ocorrência de <i>M. minutiflora</i> no estado de São Paulo, categorizados pela localização na paisagem, e estado de conservação dentro de cada tipo de vegetação.	52
Figura 20 - Registros dos pontos de ocorrência de <i>M. maximus</i> no estado de SP, categorizados pela localização da espécie na paisagem.	53
Figura 21 – Pontos de ocorrência de <i>M. maximus</i> no estado de São Paulo, categorizados pela localização na paisagem, densidade da população e estado de conservação do ecossistema no local.	54
Figura 22 - Pontos de ocorrência de <i>M. maximus</i> no estado de São Paulo categorizados pela localização na paisagem e estado de conservação dentro de cada tipo de vegetação.	55

Figura 23 - Registros dos pontos de ocorrência de <i>P. elliottii</i> var. <i>elliottii</i> no estado de SP, categorizados pela localização da espécie na paisagem.	57
Figura 24 – Pontos de ocorrência de <i>P. elliottii</i> no estado de São Paulo, categorizados pela localização na paisagem, densidade da população e estado de conservação do ecossistema no local.	58
Figura 25 - Pontos de ocorrência de <i>P. elliottii</i> no estado de São Paulo, categorizados pela localização e estado de conservação dentro de cada tipo de vegetação.	59
Figura 26 - Registros dos pontos de ocorrência de <i>P. arachnoideum</i> no estado de SP, categorizados pela localização da espécie na paisagem.	60
Figura 27– Pontos de ocorrência de <i>P. arachnoideum</i> no estado de São Paulo, categorizados pela localização na paisagem, densidade da população e estado de conservação do ecossistema no local.	61
Figura 28- Pontos de ocorrência de <i>P. arachnoideum</i> no estado de São Paulo, categorizados pela localização e estado de conservação dentro de cada tipo de vegetação.	62
Figura 29 - Registros dos pontos de ocorrência de <i>H. coronarium</i> no estado de SP, categorizados pela localização da espécie na paisagem.	63
Figura 30– Pontos de ocorrência de <i>H. coronarium</i> no estado de São Paulo, categorizados pela localização na paisagem, densidade da população e estado de conservação do ecossistema no local.	64
Figura 31 - Pontos de ocorrência de <i>H. coronarium</i> no estado de São Paulo, categorizados pela localização na paisagem e estado de conservação dentro de cada tipo de vegetação.	65
Figura 32- Registros dos pontos de ocorrência de <i>L. leucocephala</i> no estado de SP, categorizados pela localização da espécie na paisagem.	66
Figura 33 – Pontos de ocorrência de <i>L. leucocephala</i> no estado de São Paulo, categorizados pela localização na paisagem, densidade da população e estado de conservação do ecossistema no local.	67
Figura 34 - Pontos de ocorrência de <i>L. leucocephala</i> no estado de São Paulo, categorizados pela localização na paisagem e estado de conservação dentro de cada tipo de vegetação.	68
Figura 35 - Registros dos pontos de ocorrência de <i>P. guajava</i> no estado de SP, categorizados pela localização da espécie na paisagem.	69
Figura 36 – Pontos de ocorrência de <i>P. guajava</i> no estado de São Paulo, categorizados pela localização na paisagem, densidade da população e estado de conservação do ecossistema no local.	70
Figura 37 - Pontos de ocorrência de <i>P. guajava</i> no estado de São Paulo, categorizados pela localização na paisagem e estado de conservação dentro de cada tipo de vegetação.	71
Figura 38- Registros dos pontos de ocorrência de <i>C. procera</i> no estado de SP, categorizados pela localização da espécie na paisagem.	72
Figura 39– Pontos de ocorrência de <i>C. procera</i> no estado de São Paulo, categorizados pela localização na paisagem, densidade da população e estado de conservação do ecossistema no local.	73

Figura 40- Pontos de ocorrência de <i>C. procera</i> no estado de São Paulo, categorizados pela localização na paisagem e estado de conservação dentro de cada tipo de vegetação.	74
Figura 41 - Registros dos pontos de ocorrência de <i>S. parahyba</i> no estado de SP, categorizados pela localização da espécie na paisagem.	75
Figura 42 – Pontos de ocorrência de <i>S. parahyba</i> no estado de São Paulo, categorizados pela localização na paisagem, densidade da população e estado de conservação do ecossistema no local.	76
Figura 43- Pontos de ocorrência de <i>S. parahyba</i> no estado de São Paulo, categorizados pela localização na paisagem e estado de conservação dentro de cada tipo de vegetação.	77
Figura 44 - Regiões de ocorrência dos principais tipos de vegetação natural no estado de São Paulo.	85
Figura 45 – Número total de espécies amostradas em cada tipo de vegetação, com destaque para aquelas que foram registradas no interior de fragmentos de vegetação nativa (InfFrag) e para as que formam populações maciças dentro dos ecossistemas naturais (DensPop_IntFrag).	90
Figura 46– Frequência dos registros de ocorrência das espécies por tipo de vegetação no estado de São Paulo	91
Figura 47 – Frequência (porcentagem) dos pontos de ocorrência em cada região correspondente aos tipos de vegetação (incluindo áreas antropizadas), categorizados pelo tamanho da população no ponto.	93
Figura 48– Frequência dos pontos de ocorrência das espécies amostradas no Estado de São Paulo, categorizados pelo estado de conservação do fragmento.	95
Figura 49– Frequência dos pontos de ocorrência das espécies amostradas no estado de São Paulo, categorizados pela localização do ponto na paisagem, dentro das regiões correspondentes a cada tipo de vegetação.	96
Figura 50 – Número absoluto dos pontos de ocorrência das espécies amostradas por tipo de vegetação e categorizados pelo estado de conservação do ecossistema e localização do ponto na paisagem.	98
Figura 51 - Número total das espécies amostradas em cada tipo de vegetação, com destaque para aquelas que foram registradas no interior de fragmentos de vegetação nativa considerada conservada (InfFragCons) e para as que formam populações maciças dentro dos ecossistemas naturais considerados conservados (DensPop_IntFragCons).	99
Figura 52 – Árvore de classificação condicional para os pontos classificados quanto ao estado populacional na Floresta Estacional Semidecidual utilizando como preditores a localização e o estado de conservação. Loc: Variável de localização [Int_Frag = Interior de fragmento, Bord_Frag = borda de fragmento, Rodovia = Margem de Rodovia, Riparia = Zona Ripária], Cons: Variável de estado de conservação [Veg_Prim = vegetação Primária, Veg_Reg = vegetação nativa em regeneração, Veg_Degrad = vegetação nativa degradada, Antrop = antropizado], Aus: ausente; Iso: indivíduos isolados; Disp: população dispersa; Dens: População em alta densidade.	100
Figura 53 – Árvore de classificação condicional para os pontos classificados quanto ao estado populacional na Floresta Ombrófila Densa utilizando como preditores a localização e o estado de conservação. Loc: Variável de localização [Int_Frag = Interior de fragmento, Bord_Frag = borda de	

fragmento, Rodovia = Margem de Rodovia, Riparia = Zona Ripária], Cons: Variável de estado de conservação [Veg_Prim = vegetação Primária, Veg_Reg = vegetação nativa em regeneração, Veg_Degrad = vegetação nativa degradada, Antrop = antropizado], Aus: ausente; Iso: indivíduos isolados; Disp: população dispersa; Dens: População em alta densidade.	101
Figura 54 – Árvore de classificação condicional para os pontos classificados quanto ao estado populacional no cerrado stricto sensu utilizando como preditores a localização e o estado de conservação. Loc: Variável de localização [Int_Frag = Interior de fragmento, Bord_Frag = borda de fragmento, Rodovia = Margem de Rodovia, Riparia = Zona Ripária], Cons: Variável de estado de conservação [Veg_Prim = vegetação Primária, Veg_Reg = vegetação nativa em regeneração, Veg_Degrad = vegetação nativa degradada, Antrop = antropizado], Aus: ausente; Iso: indivíduos isolados; Disp: população dispersa; Dens: População em alta densidade.	102
Figura 55 – Pontos de ocorrência de <i>Psidium guajava</i> obtidos, destacando os pontos filtrados e utilizados nos modelos de distribuição (vermelho).	121
Figura 56 – Modelo de distribuição espacial de <i>Psidium guajava</i> projetado para todo o mundo. Áreas em verde representam as áreas potenciais para ocorrência da espécie.	122
Figura 57 – Pontos de ocorrência de <i>Psidium guajava</i> em diferentes regiões do mundo, segundo a classificação climática de Köppen.	123
Figura 58 – Limites das variáveis de temperatura e precipitação para todo o mundo (World Range) e resultantes dos modelos de distribuição de <i>Psidium guajava</i> nas áreas consideradas como potenciais para o mundo (World Model) e para São Paulo (São Paulo Model).....	124
Figura 59 – Histograma de frequência dos pontos de ocorrência de <i>Psidium guajava</i> no mundo, em classes de clima com base em diferentes variáveis de temperatura.....	125
Figura 60 – Histograma de frequência dos pontos de ocorrência de <i>Psidium guajava</i> no mundo, em classes baseadas em variáveis de precipitação pluviométrica.	126
Figura 61 –Pontos de ocorrência de <i>Leucaena leucocephala</i> obtidos, destacando os pontos filtrados e utilizados nos modelos de distribuição (vermelho).	127
Figura 62 – Modelo de distribuição espacial de <i>Leucaena leucocephala</i> projetado para o mundo. Áreas em verde representam as áreas potenciais para ocorrência da espécie.	128
Figura 63 – Pontos de ocorrência de <i>Leucaena leucocephala</i> em todo o mundo, em cada região segundo a classificação climática de Köppen.....	129
Figura 64 – Limites das variáveis de temperatura e precipitação para todo o mundo (World Range) e resultantes dos modelos de distribuição de <i>Leucaena leucocephala</i> nas áreas consideradas como potenciais para o mundo (World Model) e para São Paulo (São Paulo Model).....	130
Figura 65 – Histograma de frequência dos pontos de ocorrência de <i>Leucaena leucocephala</i> no mundo, em classes segundo as variáveis de precipitação pluviométrica.	131
Figura 66 – Histograma de frequência dos pontos de ocorrência de <i>Leucaena leucocephala</i> no mundo, em classes segundo variáveis bioclimáticas de temperatura.	132
Figura 67 – Pontos de ocorrência de <i>Hedygium coronarium</i> obtidos, destacando os pontos filtrados e utilizados nos modelos de distribuição (vermelho).	133
Figura 68 – Modelo de distribuição espacial de <i>Hedygium coronarium</i> projetado para o mundo. Áreas em verde representam as áreas potenciais para ocorrência da espécie.	134

Figura 69 – Número de pontos de ocorrência de <i>Hedychium coronarium</i> entre regiões do mundo segundo a classificação climática de Köppen.....	135
Figura 70 – Limites das variáveis de temperatura e precipitação para todo o mundo (World Range) e resultantes dos modelos de distribuição de <i>Hedychium coronarium</i> nas áreas consideradas como potenciais para o mundo (World Model) e para São Paulo (São Paulo Model).....	136
Figura 71 – Histograma de frequência dos pontos de ocorrência de <i>Hedychium coronarium</i> no mundo, por classe climáticas, com base em variáveis de precipitação pluviométrica.	137
Figura 72 – Histograma de frequência dos pontos de ocorrência de <i>Hedychium coronarium</i> no mundo, em classes segundo variáveis bioclimáticas de temperatura.	138
Figura 73 – Todos os pontos de ocorrência de <i>Calotropis procera</i> obtidos, destacando os pontos filtrados e utilizados nos modelos de distribuição (vermelho).	139
Figura 74 – Modelo de distribuição espacial de <i>Calotropis procera</i> projetado para o mundo. Áreas em verde representam as áreas potenciais para ocorrência da espécie.	140
Figura 75 – Pontos de ocorrência de <i>Calotropis procera</i> em diferentes regiões climáticas, segundo a classificação de Köppen.	141
Figura 76 – Limites das variáveis de temperatura e precipitação para todo o mundo (World Range) e resultantes dos modelos de distribuição de <i>Calotropis procera</i> nas áreas consideradas como potenciais para o mundo (World Model) e para São Paulo (São Paulo Model).....	142
Figura 77 – Histograma de frequência dos pontos de ocorrência de <i>Calotropis procera</i> no mundo, em classes de clima segundo variáveis climáticas baseadas na precipitação pluviométrica. ..	143
Figura 78 – Histograma de frequência dos pontos de ocorrência de <i>Calotropis procera</i> no mundo, por classes de clima baseadas em variáveis de temperatura.	144
Figura 79 – Todos os pontos de ocorrência de <i>Schizolobium parahyba</i> obtidos, destacando os pontos filtrados e utilizados nos modelos de distribuição (vermelho).	145
Figura 80 – Modelo de distribuição espacial de <i>Schizolobium parahyba</i> projetado para o mundo. Áreas em verde representam as áreas potenciais para ocorrência da espécie.	146
Figura 81 – Pontos de ocorrência de <i>Schizolobium parahyba</i> em todo o mundo, agrupados por região segundo a classificação climática de Köppen.....	147
Figura 82 – Limites das variáveis de temperatura e precipitação para todo o mundo (World Range) e resultantes dos modelos de distribuição de <i>Schizolobium parahyba</i> nas áreas consideradas como potenciais para o mundo (World Model) e para São Paulo (São Paulo Model).....	148
Figura 83 – Histograma de frequência dos pontos de ocorrência de <i>Schizolobium parahyba</i> no mundo, por classe de clima com base em variáveis de precipitação.	149
Figura 84 – Histograma de frequência dos pontos de ocorrência de <i>Schizolobium parahyba</i> no mundo, por classe de clima com base em variáveis de temperatura.	150
Figura 85 – Todo os pontos de ocorrência de <i>Pteridium arachnoideum</i> obtidos, destacando os pontos filtrados e utilizados nos modelos de distribuição (vermelho).	151
Figura 86 – Modelo de distribuição espacial de <i>Pteridium arachnoideum</i> projetado para o mundo. Áreas em verde representam as áreas potenciais para ocorrência da espécie.	152

Figura 87 – Pontos de ocorrência de <i>Pteridium arachnoideum</i> por região climática, segundo a classificação climática de Köppen.	153
Figura 88 – Limites das variáveis de temperatura e precipitação para todo o mundo (World Range) e resultantes dos modelos de distribuição de <i>Pteridium arachnoideum</i> nas áreas consideradas como potenciais para o mundo (World Model) e para São Paulo (São Paulo Model).....	154
Figura 89 – Histograma de frequência dos pontos de ocorrência de <i>Pteridium arachnoideum</i> no mundo, por classes separadas com base em variáveis de precipitação pluviométrica.	155
Figura 90 – Histograma de frequência dos pontos de ocorrência de <i>Pteridium arachnoideum</i> no mundo, por classe de clima com base em variáveis de temperatura.....	156
Figura 91 – Todos os pontos de ocorrência de <i>Pinus elliottii</i> obtidos, destacando os pontos filtrados e utilizados nos modelos de distribuição (vermelho).	157
Figura 92 – Modelo de distribuição espacial de <i>Pinus elliottii</i> projetado para o mundo. Áreas em verde representam as áreas potenciais para ocorrência da espécie.	158
Figura 93 – Pontos de ocorrência de <i>Pinus elliottii</i> em diferentes regiões do mundo, segundo a classificação climática de Köppen.	159
Figura 94 – Limites das variáveis de temperatura e precipitação para todo o mundo (World Range) e resultantes dos modelos de distribuição de <i>Pinus elliottii</i> nas áreas consideradas como potenciais para o mundo (World Model) e para São Paulo (São Paulo Model).....	160
Figura 95 – Histograma de frequência dos pontos de ocorrência de <i>Pinus elliottii</i> no mundo, entre classes de clima separadas com base em variáveis de precipitação pluviométrica.	161
Figura 96 – Histograma de frequência dos pontos de ocorrência de <i>Pinus elliottii</i> no mundo, por categorias de clima baseadas em variáveis de temperatura.	162
Figura 97 – Todos os pontos de ocorrência de <i>Urochloa decumbens</i> obtidos, destacando os pontos filtrados e utilizados nos modelos de distribuição (vermelho).	163
Figura 98 – Modelo de distribuição espacial de <i>Urochloa decumbens</i> projetado para o mundo. Áreas em verde representam as áreas potenciais para ocorrência da espécie.	164
Figura 99 – Pontos de ocorrência de <i>Urochloa decumbens</i> em diferentes regiões do mundo segundo a classificação climática de Köppen.....	165
Figura 100 – Limites das variáveis de temperatura e precipitação para todo o mundo (World Range) e resultantes dos modelos de distribuição de <i>Urochloa decumbens</i> nas áreas consideradas como potenciais para o mundo (World Model) e para São Paulo (São Paulo Model).....	166
Figura 101 – Histograma de frequência dos pontos de ocorrência de <i>Urochloa decumbens</i> no mundo, em classes de clima com base em variáveis relacionadas com a precipitação pluviométrica.	167
Figura 102 – Histograma de frequência dos pontos de ocorrência de <i>Urochloa decumbens</i> no mundo, entre categorias de clima com base em variáveis de temperatura.....	168
Figura 103 – Todos os pontos de ocorrência de <i>Melinis minutiflora</i> obtidos, destacando os pontos filtrados e utilizados nos modelos de distribuição (vermelho).	169
Figura 104 – Modelo de distribuição espacial de <i>Melinis minutiflora</i> projetado para o mundo. Áreas em verde representam as áreas potenciais para ocorrência da espécie.	170

Figura 105 – Pontos de ocorrência de <i>Melinis minutiflora</i> em diferentes regiões do mundo, segundo a classificação climática de Köppen.....	171
Figura 106 – Limites das variáveis de temperatura e precipitação para todo o mundo (World Range) e resultantes dos modelos de distribuição de <i>Melinis minutiflora</i> nas áreas consideradas como potenciais para o mundo (World Model) e para São Paulo (São Paulo Model).....	172
Figura 107 – Histograma de frequência dos pontos de ocorrência de <i>Melinis minutiflora</i> no mundo, entre categorias de clima, separadas com base em variáveis de precipitação pluviométrica.	173
Figura 108 – Histograma de frequência dos pontos de ocorrência de <i>Melinis minutiflora</i> no mundo, entre classes de clima separadas com base em variáveis de temperatura.	174
Figura 109 – Todo os pontos de ocorrência de <i>Megathysus maximus</i> obtidos, destacando os pontos filtrados e utilizados nos modelos de distribuição (vermelho).	175
Figura 110 – Modelo de distribuição espacial de <i>Megathysus maximus</i> projetado para o mundo. Áreas em verde representam as áreas potenciais para ocorrência da espécie.	176
Figura 111 – Pontos de ocorrência de <i>Megathysus maximus</i> em diferentes regiões do mundo, segundo a classificação climática de Köppen.	177
Figura 112 – Limites das variáveis de temperatura e precipitação para todo o mundo (World Range) e resultantes dos modelos de distribuição de <i>Megathysus maximus</i> nas áreas consideradas como potenciais para o mundo (World Model) e para São Paulo (São Paulo Model).....	178
Figura 113 – Histograma de frequência dos pontos de ocorrência de <i>Megathysus maximus</i> no mundo, entre classes de clima baseadas em variáveis de precipitação pluviométrica.	179
Figura 114 – Histograma de frequência dos pontos de ocorrência de <i>Megathysus maximus</i> no mundo, entre classes de clima baseadas em variáveis de temperatura.....	180
Figura 115 – BAM diagrama, que representa as interações entre fatores bióticos (B), abióticos (A) e movimento (M), que condicionam a ocorrência de uma espécie em determinado local. Quatro áreas do diagrama foram destacadas: G representando o espaço geográfico em que as análises foram desenvolvidas, GA toda a área abiótica suscetível, GO a área de distribuição ocupada, GI a área de distribuição invasível.	183
Figura 116 – Representação de uma célula de resolução de 40 km do espaço Go, onde a ocorrência da espécie em uma escala menor de 10 km pode ser afetada por interações bióticas, mas que não atuam de forma a eliminar a espécie na célula de resolução de 40 km. Neste cenário, o efeito de B não é detectado na resolução de 40 km.	185
Figura 117. Exemplos de possíveis configurações do BAM diagrama. O cenário A representa o caso extremo de uma espécie invasora sem competidores e que teve acesso a todo o espaço ambiental (A), para este caso os modelos de nicho devem realizar estimativas muito próximas de EA. O cenário B representa uma espécie que é boa competidora e que teve acesso à maior parte do espaço ambiental, neste caso os modelos de nicho devem realizar estimativas entre o espectro EA e EO com tendência a estimativas mais próximas de EA. E por fim o cenário C representa uma espécie que é boa competidora, mas ainda não teve acesso à maioria das áreas do espaço ambiental A. Neste caso os modelos de nicho também devem fazer estimativas entre o espectro Ep e EO, sendo que as estimativas seriam dependentes da representatividade do espaço amostral oferecido aos modelos na forma dos pontos de ocorrência.....	187

Figura 118 – Distribuição dos pontos de ocorrência de <i>Megathysus maximus</i> registrados no estado de São Paulo. Em vermelho estão os pontos selecionados pelo procedimento de filtro por distância.	207
Figura 119 – Distribuição potencial de <i>Megathysus maximus</i> , gerada a partir de dados climáticos em escala global e projetados para o Estado de São Paulo. No mapa estão representados os pontos de ocorrência da espécie obtidos para o estado de São Paulo. Em coloração verde estão as áreas que, segundo o modelo, podem ser invadidas pela espécie.	208
Figura 120 - Distribuição potencial de <i>Megathysus maximus</i> , gerada a partir dos atributos de meso escala para o Estado de São Paulo. No mapa estão representados os pontos de ocorrência da espécie obtidos para o estado de São Paulo. Em coloração verde estão as áreas que, segundo o modelo, podem ser invadidas pela espécie.	209
Figura 121 – Curvas de resposta do modelo de MaxEnt de distribuição em meso escala para <i>Megathysus maximus</i> . As curvas mostram como as predições logísticas de adequabilidade se modificam quando a variável ambiental varia, mantendo todas as outras variáveis em seus valores médios. A – índice de aridez; B – índice topográfico composto; C – EVI médio; D – EVI mínimo; E – distância de corpos hídricos; F – temperatura mínima de superfície; G – temperatura média de superfície; H – evapotranspiração potencial; I – distância de rodovias; J – declividade e K – SRTM (elevação). A linha vermelha representa o comportamento médio e a faixa azul representa o desvio padrão considerando as 10 repetições dos modelos gerados.....	210
Figura 122 – Mapa de concordância entre os produtos gerados em macro e meso escala, representando o cruzamento das informações de presença e ausência gerados pelos modelos de distribuição potencial de <i>Megathysus maximus</i> em diferentes escalas. Em branco estão as regiões classificadas como ausência tanto em macro quanto em meso escala; em cinza estão as regiões classificadas como presença em macro e ausência em de meso escala; em verde claro estão as regiões classificadas como ausência em macro escala e presença em meso escala e, por fim, em verde escuro, estão as regiões classificadas como presença tanto em macro quanto em meso escala. No mapa estão representados os pontos de ocorrência da espécie obtidos para o estado de São Paulo.	211
Figura 123 – Frequência de cada classe de probabilidade de ocorrência de <i>Megathysus maximus</i> a partir do mapa de concordância dos modelos de macro e meso escala.	212
Figura 124 – Distribuição dos pontos de ocorrência de <i>Schizolobium parahyba</i> no estado de São Paulo. Em vermelho estão os pontos selecionados pelo procedimento de filtro por distância.	213
Figura 125 – Distribuição potencial de <i>Schizolobium parahyba</i> , gerada a partir de dados climáticos em escala global e projetados para o Estado de São Paulo. No mapa estão representados os pontos de ocorrência da espécie obtidos para o estado de São Paulo. Em verde estão as áreas em que o modelo aponta como possível a ocorrência da espécie.	214
Figura 126 - Distribuição potencial de <i>Schizolobium parahyba</i> , gerada a partir dos atributos de meso escala para o Estado de São Paulo. No mapa estão representados os pontos de ocorrência da espécie obtidos para o estado de São Paulo. Em verde estão as áreas em que o modelo aponta como possível a ocorrência da espécie.	215
Figura 127 – Curvas de resposta do modelo de MaxEnt de distribuição em meso escala para <i>Schizolobium parahyba</i> . As curvas mostram como as predições logísticas de adequabilidade se	

modificam quando a variável ambiental varia, mantendo todas as outras variáveis em seus valores médios. Legenda: A – índice de aridez; B – índice topográfico composto; C – EVI médio; D – EVI mínimo; E- distância de corpos hídricos; F – mediana de temperatura de superfície; G – evapotranspiração potencial; H – distância de rodovias; I – declividade e J – SRTM (elevação). A linha vermelha representa o comportamento médio e a faixa azul representa o desvio padrão considerando as 10 repetições dos modelos gerados. 216

Figura 128 – Mapa de concordância entre os produtos gerados pela modelagem em macro e meso escala, representando o cruzamento das informações de presença e ausência gerados por cada modelo de *Schizolobium parahyba* nas diferentes escalas. Em branco estão as regiões classificadas como ausência tanto em macro quanto em meso escala; em cinza estão as regiões classificadas como presença em macro e ausência em de meso escala; em verde claro estão as regiões classificadas como ausência em macro escala e presença em meso escala e, por fim, em verde escuro estão as regiões classificadas como presença tanto em macro quanto em meso escala. No mapa estão representados os pontos de ocorrência da espécie obtidos para o estado de São Paulo. 217

Figura 129 – Frequência de cada classe de probabilidade de ocorrência de *Schizolobium parahyba* com base no mapa de concordância dos modelos de macro e meso escala. 218

Figura 130 – Distribuição dos pontos de ocorrência de *Pinus elliottii* no estado de São Paulo. Em vermelho estão os pontos selecionados pelo procedimento de filtro por distância. 219

Figura 131 – Distribuição potencial de *Pinus elliottii*, gerada a partir de dados climáticos em escala global e projetados para o Estado de São Paulo. No mapa estão representados os pontos de ocorrência da espécie obtidos para o estado de São Paulo. Em coloração verde estão as áreas que, segundo o modelo, podem ser invadidas pela espécie. 220

Figura 132 - Distribuição potencial de *Pinus elliottii*, gerada a partir dos atributos de meso escala para o Estado de São Paulo. No mapa estão representados os pontos de ocorrência da espécie obtidos para o estado de São Paulo. Em coloração verde estão as áreas que, segundo o modelo, podem ser invadidas pela espécie. 221

Figura 133 – Curvas de resposta do modelo de MaxEnt de distribuição em meso escala para *Pinus elliottii*. As curvas mostram como as previsões logísticas de adequabilidade se modificam quando a variável ambiental varia, mantendo todas as outras variáveis em seus valores médios. Legenda: A – índice de aridez; B – face de exposição; C – EVI médio; D – EVI mínimo; E- distância de corpos hídricos; F – temperatura média de superfície; G – amplitude de temperatura de superfície; H – evapotranspiração potencial; I – distância de rodovias; J – declividade e K – SRTM (elevação). A linha vermelha representa o comportamento médio e a faixa azul representa o desvio padrão considerando as 10 repetições dos modelos gerados 222

Figura 134 – Mapa de concordância entre os modelos preditivos de invasão pela espécie *P. elliottii* gerados a partir de variáveis em macro e meso escala Em branco estão as regiões classificadas como ausência da espécie tanto em macro quanto em meso escala; em cinza estão das regiões classificadas como presença em macro e ausência em de meso escala; em verde claro estão as regiões classificadas como ausência em macro escala e presença em meso escala e, por fim, em verde escuro estão as regiões classificadas como suscetíveis à invasão pela espécie tanto em macro quanto em meso escala. No mapa estão representados os pontos de ocorrência da espécie obtidos para o estado de São Paulo. 223

Figura 135 – Frequência de cada classe de probabilidade de invasão por *Pinus elliottii* no Estado de São Paulo, com base no mapa de concordância dos modelos de macro e meso escalai. ... 224

Figura 136 – Adaptação da representação esquemática do continuum de filtros abióticos e bióticos que limitam a distribuição de espécies introduzidas (Richardson, Ek, et al., 2000) e do esquema de escalas e fatores proposto na abordagem hierárquica (adaptado de Milbau et al. 2009). As barreiras estão representadas como: (A) barreira geográfica; (B) barreira ambiental local; (C) barreiras de reprodução; (D) barreiras de dispersão local; (E) barreiras ambientais em áreas antropizadas e (F) barreiras ambientais em áreas naturais. Em paralelo a escala e os fatores que devem ser considerados em cada etapa do continuum de filtros. 227

Figura 137 – Imagem de uma região do estado de São Paulo que exemplifica a heterogeneidade contida em uma célula de resolução de 10' (arc minuto) e maior detalhamento em uma célula de 3' (arc minuto). 228

Figura 138 – Representação esquemática da transposição de macro e meso escalas, destacando como algumas variáveis podem interagir com as variáveis climáticas em macro escala mas o seu efeito não é detectado em macro escala por limitações de resolução. Em escala local, a heterogeneidade observada em verde será homogeneizada em termos de valores médios na camada de resolução grosseira dos modelos de macro escala. Outras variáveis não interagem com as variáveis climáticas de larga escala, mas estruturam a população em escala regional. 229

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 - Unidades de conservação selecionadas para amostragem dos pontos de ocorrência de espécies invasoras no estado de São Paulo.	42
Tabela 2 - Atributos e classes utilizados na classificação dos pontos de ocorrência das espécies não nativas no Estado de São Paulo.....	45
Tabela 3 - Características ecológicas de diferentes tipos de vegetação natural no Estado de São Paulo.....	86
Tabela 4 – Número total de registros de ausência e de presença de todas as dez espécies, categorizados por região ecológica. A frequência de pontos para cada tipo de vegetação (%) corresponde à proporção entre o número de pontos registrados para todas as espécies em cada região ecológica e o número total de pontos registrados em todo o estado de São Paulo, expressa em porcentagem.	88
Tabela 5 – Número de registros de ocorrência das espécies amostradas em diferentes tipos de vegetação no estado de São Paulo. Mag: mata-galeria; Cau: campo úmido; Cac: campo cerrado; Css: cerrado sensu stricto; Cao: cerradão; FES: Floresta Estacional Semidecidual; FED: Floresta Estacional Decidual; FOD: Floresta Ombrófila Densa; FOM: Floresta Ombrófila Mista; Ref: restinga fechada; Rea: restinga aberta; Eco: ecótono; Var: várzea.	92
Tabela 6 – Descrição das variáveis Bioclim do banco de dado Worldclim utilizadas na modelagem preditiva de distribuição espacial de espécies não nativas em escala global.	118
Tabela 7 – Tabela resumindo a classificação dos índices de comparação entre escalas.....	207
Tabela 8 – Hipóteses de discordância entre as escalas, variáveis de meso escala associadas e as classes de discordância.....	229

INTRODUÇÃO GERAL	1
FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA	4
INVASÕES BIOLÓGICAS	4
MODELOS DE DISTRIBUIÇÃO POTENCIAL DE ESPÉCIES	6
MAXENT – ALGORITMO DE MÁXIMA ENTROPIA	9
ESPÉCIES SELECIONADAS	11
BRAQUIÁRIA - <i>UROCHLOA DECUMBENS</i> (STAPF) RD WEBSTER (POACEAE) (FIGURA 1)	11
CAPIM GORDURA – <i>MELINIS MINUTIFLORA</i> P. BEAUV. (POACEAE) (FIGURA 2)	12
CAPIM COLONIÃO - <i>MEGATHYRSUS MAXIMUS</i> (JACQ.) B.K. SIMON & S.W.L. JACOBS (POACEAE) (FIGURA 3)	14
PINUS – <i>PINUS ELLIOTTII</i> ENGELM. VAR. <i>ELLIOTTII</i> (PINACEAE) (FIGURA 4)	15
SAMAMBAIA - <i>PTERIDIUM ARACHNOIDEUM</i> (KAULF.) MAXON (DENNSTAEDTIACEAE) (FIGURA 5)	16
LÍRIO DO BREJO - <i>HEDYCHIUM CORONARIUM</i> J. KOENIG (ZINGIBERACEAE) (FIGURA 6)	18
LEUCENA - <i>LEUCAENA LEUCOCEPHALA</i> (LAM.) DE WIT (FABACEAE) (FIGURA 7)	19
GOIABEIRA - <i>PSIDIUM GUAJAVA</i> L. (MYRTACEAE) (FIGURA 8)	21
ALGODÃO DE SEDA - <i>CALOTROPIS PROCERA</i> (AITON) R. BR. (APOCYNACEAE) (FIGURA 9)	22
GUAPURUVU - <i>SCHIZOLOBIUM PARAHYBA</i> (VELL.) S.F. BLAKE (FABACEAE) (FIGURA 10)	23
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	24
CAPÍTULO 1	39
REGISTROS DE OCORRÊNCIA DE DEZ ESPÉCIES VEGETAIS INVASORAS NO ESTADO DE SÃO PAULO	39
RESUMO	40
1. INTRODUÇÃO	41
2. MATERIAL E MÉTODOS	41
2.1. REGIÕES DE ESTUDO	41
2.2. COLETA DE DADOS	43
3. RESULTADOS E DISCUSSÃO	45
BRAQUIÁRIA - <i>UROCHLOA DECUMBENS</i> (STAPF) RD WEBSTER (1173 REGISTROS)	47
CAPIM GORDURA – <i>MELINIS MINUTIFLORA</i> P. BEAUV. (458 REGISTROS)	50
CAPIM COLONIÃO - <i>MEGATHYRSUS MAXIMUS</i> (JACQ.) B.K. SIMON & S.W.L. JACOBS (551 REGISTROS)	53
PINUS – <i>PINUS ELLIOTTII</i> ENGELM. VAR. <i>ELLIOTTII</i> (407 REGISTROS)	57
SAMAMBAIA - <i>PTERIDIUM ARACHNOIDEUM</i> (KAULF.) MAXON (332 OCORRÊNCIAS)	60
LÍRIO DO BREJO - <i>HEDYCHIUM CORONARIUM</i> J. KOENIG (267 OCORRÊNCIAS)	63

LEUCENA - <i>LEUCAENA LEUCOCEPHALA</i> (LAM.) DE WIT (107 Ocorrências)	66
GOIABEIRA - <i>PSIDIUM GUAJAVA</i> L. (128 PONTOS)	69
ALGODÃO DE SEDA - <i>CALOTROPIS PROCERA</i> (AITON) R. BR. (14 PONTOS)	72
GUAPURUVU - <i>SCHIZOLOBIUM PARAHYBA</i> (VELL.) S.F. BLAKE (187 REGISTROS)	75
4. CONSIDERAÇÕES FINAIS	77
5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	79
CAPÍTULO 2	81
CARACTERIZAÇÃO DA RESISTÊNCIA DE DIFERENTES TIPOS DE VEGETAÇÃO À INVASÃO POR UM CONJUNTO DE ESPÉCIES VEGETAIS NO ESTADO DE SÃO PAULO	81
RESUMO	82
1. INTRODUÇÃO	83
2. MATERIAL E MÉTODOS	84
2.1. DELIMITAÇÃO DAS ÁREAS DE ESTUDO	84
2.2. CONJUNTO DE ESPÉCIES SELECIONADAS	87
2.3. ESFORÇO AMOSTRAL	87
2.4. ANÁLISE DOS DADOS	87
3. RESULTADOS	88
3.1. OCORRÊNCIA DE ESPÉCIES INVASORAS POR TIPO DE VEGETAÇÃO	88
3.2. FREQUÊNCIA DE INVASÃO PELA DENSIDADE DAS POPULAÇÕES INVASORAS EM DIFERENTES TIPOS DE VEGETAÇÃO	89
3.3. OCORRÊNCIA DE ESPÉCIES INVASORAS POR ESTADO DE CONSERVAÇÃO DO ECOSISTEMA	94
3.4. OCORRÊNCIA DE ESPÉCIES INVASORAS POR LOCALIZAÇÃO NA PAISAGEM OU NO FRAGMENTO	94
3.5. REGISTROS DE OCORRÊNCIA SEGUNDO A LOCALIZAÇÃO E ESTADO DE CONSERVAÇÃO DO ECOSISTEMA	97
3.6. ÁRVORES DE CLASSIFICAÇÃO CONDICIONAL	97
4. DISCUSSÃO	103
4.1. INVASIBILIDADE E RESISTÊNCIA ECOLÓGICA DOS TIPOS DE VEGETAÇÃO NO ESTADO DE SÃO PAULO	104
4.2. O GRAU DE CONSERVAÇÃO DO ECOSISTEMA E A VULNERABILIDADE À INVASÃO	104
4.3. POSIÇÃO NA PAISAGEM E VULNERABILIDADE À INVASÃO	105
4.4. INFLUÊNCIA DOS DISTÚRBIOS NA INVASÃO	106
4.5. FATORES QUE CAUSAM HETEROGENEIDADE	107
5. CONCLUSÕES	108

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	110
CAPÍTULO 3	114
MODELAGEM DE NICHOS ECOLÓGICO DE ESPÉCIES INVASORAS	114
RESUMO	115
1. INTRODUÇÃO	116
2. MATERIAL E MÉTODOS	117
2.1. OCORRÊNCIAS E DADOS AMBIENTAIS	117
2.2. MODELOS DE NICHOS ECOLÓGICO E HIPÓTESES DE DISPERSÃO	119
2.3. AVALIAÇÃO DE QUALIDADE DOS MODELOS E MAPAS BINÁRIOS	119
3. RESULTADOS	121
3.1. <i>PSIDIUM GUAJAVA</i>	121
3.2. <i>LEUCAENA LEUCOCEPHALA</i>	127
3.3. <i>HEDYCHUM CORONARIUM</i>	133
3.4. <i>CALOTROPIS PROCERA</i>	139
3.5. <i>SCHIZOLOBIUM PARAHYBA</i>	145
3.6. <i>PTERIDIUM ARACHNOIDEUM</i>	151
3.7. <i>PINUS ELLIOTTII</i>	157
3.8. <i>UROCHLOA DECUMBENS</i>	163
3.9. <i>MELINIS MINUTIFLORA</i>	169
3.10. <i>MEGATHYSUS MAXIMUS</i>	175
4. DISCUSSÃO	181
4.1. LIMITAÇÕES DOS MODELOS DE NICHOS ECOLÓGICO	182
4.2. O DIAGRAMA BAM	182
4.3. EFEITOS DE ESCALA, INTERAÇÕES BIÓTICAS E DISPERSÃO	184
4.4. DA DISTRIBUIÇÃO AO NICHOS DAS ESPÉCIES INVASORAS	186
4.5. MELHORES PRÁTICAS PARA A MODELAGEM DE NICHOS DE ESPÉCIES EXÓTICAS	187
5. CONCLUSÕES	190
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	191
CAPÍTULO 4	198
MODELAGEM DE NICHOS ECOLÓGICO DE ESPÉCIES INVASORAS PARA O ESTADO DE SÃO PAULO	198

RESUMO	199
1. INTRODUÇÃO	200
2. MATERIAL E MÉTODOS	202
2.1. ÁREA DE ESTUDO	202
2.2. ESPÉCIES ALVO E DADOS DE PRESENÇA	202
MEGATHYRSUS MAXIMUS (JACQ.) B.K. SIMON & S.W.L. JACOBS	202
PINUS ELLIOTTII ENGELM. VAR. ELLIOTTII	202
SCHIZOLOBIUM PARAHYBA (VELL.) S.F. BLAKE	203
2.3. DEFINIÇÃO DAS ESCALAS DE ABORDAGEM	203
2.4. MACRO ESCALA	203
2.5. MESO ESCALA	204
2.6. VARIÁVEIS E FATORES AMBIENTAIS	204
2.7. MODELOS DE DISTRIBUIÇÃO DE MESO ESCALA	205
2.8. SELEÇÃO DE VARIÁVEIS AMBIENTAIS	206
2.9. MÉTODO DE AVALIAÇÃO DOS MODELOS	206
2.10. ÍNDICE DE CONCORDÂNCIA ENTRE AS ESCALAS	207
3. RESULTADOS	207
3.1. MEGATHYRSUS MAXIMUS	207
3.2. SCHIZOLOBIUM PARAHYBA	213
3.3. PINUS ELLIOTTII VAR. ELLIOTTII	219
4. DISCUSSÃO	225
4.1. TRANSPOSIÇÃO DE ESCALAS	226
4.2. RELAÇÕES ENTRE MACRO E MESO ESCALA	227
4.3. FATORES DE MESO ESCALA	230
5. CONCLUSÕES	232
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	233
1. CONCLUSÕES GERAIS	238
1.1. SOBRE INVASÕES NO ESTADO DE SÃO PAULO	238
1.2. IMPLICAÇÕES PRÁTICAS PARA CONSERVAÇÃO E PREVENÇÃO DE INVASÕES	238
1.3. PRÓXIMOS PASSOS	240
APÊNDICE	242
MEGATHYRSUS MAXIMUS	243

<i>SCHIZOLOBIUM PARAHYBA</i>	243
<i>PINUS ELLIOTTII</i>	244
<i>HEDYCHIUM CORONARIUM</i>	246
<i>PSIDIUM GUAJAVA</i>	247
<i>LEUCAENA LEUCOCEPHALA</i>	248
<i>UROCHLOA DECUMBENS</i>	249
<i>PTERIDIUM ARACHNOIDEUM</i>	250
<i>MELINIS MINUTIFLORA</i>	251
<i>CALOTROPIS PROCERA</i>	252

Introdução geral

A invasão por espécies exóticas tornou-se um campo do conhecimento científico dentro da Ecologia em anos recentes e como tal tem avançado significativamente em termos de bases teóricas e ações de prevenção e manejo. Espécies invasoras têm sido consideradas como uma das principais causas de perda de biodiversidade em todo o mundo (Gilbert & Levine, 2013; Levine et al., 2003; Miller, Williams, & Williams, 1989; Wilcove, Rothstein, Dubow, Phillips, & Losos, 1998), por alterarem a estrutura e as funções dos ecossistemas e modificarem inclusive a estrutura do solo e processos hidrológicos (Hobbs & Huenneke, 1992; Mack & D'Antonio, 1998; McKinney & Lockwood, 1999; Wilcove et al., 1998). Além disso, acarretam prejuízos consideráveis de ordem econômica em diversos segmentos da sociedade (Pimentel, Zuniga, & Morrison, 2005; Pimentel, Lach, Zuniga, & Morrison, 2000; Wilcove et al., 1998).

A falta de estudos e de dados sobre invasões biológicas gera uma lacuna na compreensão das causas, das consequências e do controle dessa ameaça nos trópicos (Petenon & Pivello, 2008). No Brasil, as políticas voltadas ao problema das invasões biológicas avançaram mais rápido do que a ciência, com iniciativas de elaboração de listas estaduais e regulamentações, enquanto estudos ecológicos que possam dar respaldo às decisões de manejo são muito raros. Petenon e Pivello (2008) realizaram busca por artigos em periódicos para avaliar a representatividade da produção científica sobre invasões biológicas por espécies vegetais nos ambientes tropicais. Entre os 6880 artigos levantados pelas autoras sobre invasões biológicas, publicados em oito periódicos internacionais selecionados com base no índice de impacto, apenas 238 se referiam a plantas invasoras em ambientes terrestres. Destes, dez foram desenvolvidos na América do Sul, sendo sete estudos na Argentina, dois no Chile e apenas um no Brasil. As autoras constataram que, apesar dos impactos negativos e da ameaça à conservação da biodiversidade, haviam sido poucos os esforços concretos para combater a invasão por espécies exóticas no Brasil (Matos & Pivello, 2009). Em artigo recente, Joly et al. (2010) relataram as atividades, as conquistas, os avanços e os principais desafios futuros do programa BIOTA-FAPESP. Entre as principais lacunas, os autores apontaram a falta de esforços em mapear e avaliar os riscos das espécies invasoras no estado de São Paulo.

A modelagem preditiva de distribuição geográfica de espécies aplicada a invasões biológicas pode contribuir para suprir parte dessa lacuna. Esta ferramenta tem sido utilizada para identificar áreas suscetíveis à invasão e avaliar os fatores ambientais e as barreiras ao processo de invasão por meio de associações entre as variáveis ambientais e o registro de ocorrência de espécies. Por meio dessas associações, a modelagem define as áreas ecologicamente semelhantes às que já foram invadidas por uma espécie e, portanto, com alta probabilidade de se tornarem novos alvos da espécie invasora. Por outro lado, também é possível identificar áreas com baixo risco de invasão, onde as espécies exóticas dificilmente teriam condições de se estabelecer.

Como o potencial de invasão depende das características da espécie invasora, da comunidade invadida, do meio físico e de ações humanas prévias, é necessário conhecimento detalhado das condições para selecionar adequadamente as ações de manejo (Matos & Pivello, 2009; Rejmánek, Richardson, & Pysek, 2004). Considerando que os recursos humanos e monetários para serem destinados ao problema das invasões biológicas são sempre limitados, é necessário estabelecer prioridades na aplicação desses recursos (Moody & Mack, 1988). Ao identificar áreas mais e menos suscetíveis à invasão (invasibilidade) e as principais barreiras que impedem cada espécie invasora de se estabelecer, permite-se que as ações e políticas de manejo sejam

direcionadas de forma mais eficiente e adequada (Pysek & Richardson, 2007; Rejmanek, Richardson, & Pysek, 2005; Richardson & Ricciardi, 2013).

Devido à magnitude e à natureza dos impactos produzidos em todo mundo pelas invasões biológicas, torna-se urgente o desenvolvimento de ferramentas que possibilitem prever a expansão das espécies invasoras no meio natural (Heger & Trepl, 2003; Peterson, 2003) e elucidar os princípios ecológicos básicos e os mecanismos fundamentais do processo de invasão (D'Antonio & Vitousek, 1992; Rejmánek et al., 2004).

A previsão de invasões tem sido um dos tópicos mais explorados na área de ecologia desde quando entrou em foco a ciência das invasões biológicas (Heger & Trepl 2003). Para antecipar ou impedir a expansão das espécies invasoras é desejável que se possa prever o potencial e o padrão de invasão destas espécies (Thuiller et al., 2005). O potencial de invasão de algumas espécies pode ser antecipado, com certo grau de precisão, ao se avaliar e modelar conjuntamente certas características de nicho ecológico com os registros de ocorrência da espécie (Jiménez-Valverde et al., 2011; Peterson, Papes, & Kluza, 2003). Por isso, os modelos de distribuição de espécies se tornaram ferramenta fundamental para direcionar ações prioritárias para conservação (Gallien, Münkemüller, Albert, Boulangeat, & Thuiller, 2010; Margules, Austin, Mollison, & Smith, 1994).

Alguns dos modelos de distribuição potencial de espécies já desenvolvidos são baseados em características climáticas em macro escala. Esta abordagem é conhecida como *climate-matching* (NAS 2002) e foi aplicada com sucesso em diversos casos relatados na literatura (Bustamante & Simonetti, 2005; Herborg, Jerde, Lodge, Ruiz, & Macisaac, 2007; Skovl, 2000; Erik Welk, Schubert, & Hoffmann, 2002). Contudo, a abordagem *climate-matching* apresenta limitações importantes (Guisan, Thuiller 2005), que surgem principalmente quando processos locais, características das espécies e a atuação de outros filtros ambientais que ocorrem em outras escalas são determinantes no processo de estabelecimento e expansão de cada espécie (Pearson & Dawson, 2003; Peterson, 2003; Stohlgren & Schnase, 2006; Thuiller, Richardson, Rouget, Procheş, & Wilson, 2006).

A partir da constatação das limitações dos modelos baseados em dados exclusivamente climáticos, surgiram os modelos conhecidos como multi-hierárquicos (Ficetola, Thuiller, & Miaud, 2007; Mackey & Lindenmayer, 2001; Milbau, Stout, Graae, & Nijs, 2009; Pearson, Dawson, & Liu, 2004). A abordagem multi-hierárquica permite, portanto, identificar e compreender a atuação de filtros ecológicos, por meio da seleção e avaliação de variáveis preditoras abióticas, que atuam em escalas diferenciadas no processo de invasão biológica, resultando em modelos mais eficientes e mais precisos para prever a distribuição potencial das espécies avaliadas sobre a região alvo. Na abordagem multi-hierárquica, as perguntas e os fatores ambientais são avaliados em escalas espaciais apropriadas e interconectadas. Esses modelos são capazes capturar, de forma apropriada, peculiaridades na distribuição de espécies em resoluções mais finas e escalas espaciais menores.

Assim, acreditamos que a abordagem multi-hierárquica poderia ser aplicada para responder a questões relevantes na área de invasões biológicas. Adotamos o recorte geográfico do estado de São Paulo, com enfoque nas unidades de conservação estaduais, buscando trazer contribuições para o conhecimento sobre invasões biológicas, a partir das seguintes questões que nortearam nosso estudo:

1) Quais são os limites climáticos e as áreas suscetíveis à invasão por espécies exóticas já presentes no estado de São Paulo?

2) Quais são os fatores ambientais atuantes como filtros determinando a distribuição das espécies invasoras em estudo, considerando como limite geográfico o estado de São Paulo?

Para realizar o estudo, selecionamos, com base em nossa vivência profissional ou nos poucos estudos existentes, dez espécies de plantas reportadas como invasoras, que ocorrem no estado de São Paulo. O conjunto selecionado compreende algumas espécies comprovadamente invasoras e outras que receberam precocemente o rótulo de invasoras sem validação por estudo científico.

O primeiro desafio que encaramos foi o de obter os dados de ocorrência das espécies invasoras para o estado de São Paulo. Apesar da iniciativa do Instituto Hórus (<http://institutohorus.org.br/>) em organizar listas com ocorrências de espécies potencialmente invasoras no Brasil, os dados não estavam disponíveis para todas as espécies selecionadas e nem na quantidade e qualidade (em termos de precisão das coordenadas geográficas dos pontos de invasão) necessárias. Além disso, um diagnóstico adequado exigiria também a coleta de informações relacionadas a cada registro, como a severidade da invasão, o tipo de vegetação invadido, o estado de conservação do ecossistema, entre outros aspectos.

O segundo desafio estava relacionado com a inexperiência e falta de corpo técnico trabalhando e pesquisando na área de modelos de distribuição de espécies no estado de São Paulo. Os modelos de distribuição são utilizados como ferramenta em diversos estudos no Brasil, mas raramente como foco de pesquisa, relacionando os aspectos teóricos, limitações e potenciais das técnicas de modelos de nicho ecológico. Como constatamos que essa carência era real, procuramos detalhar um pouco mais o arcabouço teórico e as limitações por trás dos modelos de distribuição ou modelos de nicho ecológico na discussão dos capítulos apresentados.

A tese foi estruturada em quatro capítulos, precedidos por uma introdução geral, com as justificativas e a fundamentação teórica sobre invasões biológicas e distribuição de espécies, e, após os capítulos, são apresentadas as conclusões gerais que emergiram da pesquisa como um todo. O conteúdo de cada um dos quatro capítulos é brevemente descrito a seguir.

No capítulo 1, apresentamos a análise descritiva dos registros de invasão pelas dez espécies selecionadas nas diferentes regiões do Estado de São Paulo. Apresentamos o procedimento de amostragem e a quantificação dos registros de ocorrência por tipo de vegetação, posição na paisagem e estado de conservação do ecossistema, gerando uma visão panorâmica do status de invasão por cada uma das dez espécies estudadas.

No capítulo 2, apresentamos os resultados da ampla análise dos pontos de ocorrência do conjunto de espécies selecionadas, de forma a explorar a questão da invasibilidade dos tipos de vegetação investigados no estado de São Paulo. Apresentamos análises sobre o número de espécies e a proporção de ocorrências das espécies não nativas com relação aos tipos de vegetação, ao estado de conservação, à localização do ponto e ao tamanho da população invasora. Apresentamos a resistência ecológica dos tipos de vegetação em função das condições e características levantadas e discutimos quais são os fatores que podem influenciar a invasibilidade destes ecossistemas.

No capítulo 3, abordamos a questão da distribuição potencial destas espécies invasoras em escala global e definimos os limites fisiológicos, em termos de temperatura e precipitação, para cada espécie, com base nos respectivos modelos de nicho ecológico. Além dos resultados sobre áreas suscetíveis à invasão e limites fisiológicos, aprofundamos em detalhes as bases que

sustentam os resultados e os modelos de nicho ecológico e destacamos a teoria, os métodos, as potencialidades e as limitações ao se aplicar estas técnicas para espécies invasoras.

No capítulo 4, utilizamos como base a metodologia de modelagem multihierárquica para gerar modelos de distribuição potencial em escala regional, compreendendo previsões para todo o estado de São Paulo e utilizando como preditores fatores ambientais e variáveis abióticas que poderiam estar relacionados com barreiras ou filtros ambientais no estabelecimento das espécies avaliadas. Comparamos os resultados obtidos com os dos modelos de macro em escala continental e destacamos e discutimos a influência da escala e a atuação dos fatores ambientais na transição de escalas para a distribuição das espécies invasoras.

Fundamentação teórica

Invasões biológicas

A migração de espécies e seu estabelecimento em novas áreas distantes de sua região de origem é um processo histórico e natural (Rejmánek, 2005). Entretanto, este processo foi agravado significativamente no último século (Pysek, Richardson, & Williamson 2004), devido à intensificação da intervenção antrópica sobre o meio natural e ao processo de globalização (Sax & Gaines, 2003), responsável pela quebra das barreiras de dispersão natural, que resultou na migração, intencional ou não, de espécies exóticas em todo mundo (Levine et al., 2003).

A ecologia de invasão teve início com o trabalho pioneiro de Elton (1958), por meio da publicação do livro *The Ecology of invasions by Animals and Plants*. Depois da publicação deste trabalho, ao longo das décadas posteriores uma lista de grandes ecologistas se envolveram com o tema, como Ernest Mayer, E.O. Wilson e Rachael Carson. Mas foi a partir de 1990 que os estudos nessa área foram intensificados, geralmente organizados em torno de três tópicos fundamentais do processo de invasão: invasividade da espécie, invasibilidade do habitat e impactos decorrentes da invasão (Alpert, Bone, & Holzapfel 2000). O escopo desses estudos é inevitavelmente vasto, partindo de análises estritamente teóricas (Shigesada & Kawasaki 1997), previsão de futuras invasões (Peterson, 2003) e recomendações práticas de como lidar com espécies e ecossistemas específicos (Simberloff, 2003).

Muitos estudos demonstraram a ação das espécies invasoras na perda de biodiversidade em escalas locais e regionais (Burghardt, Tallamy, Philips, & Shropshire, 2010; Gilbert & Levine, 2013). As evidências apontam que espécies não nativas são a maior causa global de extinção de animais (Clavero, Brotons, Pons, & Sol, 2009). Também são apontadas como responsáveis por aumentar a probabilidade de extinção de espécies de plantas (Gilbert & Levine, 2013). Espécies não nativas são geralmente identificadas como componentes do conjunto de estressores sobre a biodiversidade (Blaustein et al., 2011) e, mesmo quando outros fatores já estiverem atuando para diminuir as populações, invasões biológicas podem acelerar este processo (Ricciardi & Atkinson, 2004). Invasões por espécies não nativas também são responsáveis por modificar processos ecológicos (Stinson et al., 2006) e, para alguns destes processos, os efeitos e implicações podem demorar décadas para se manifestar e se tornarem detectáveis (Davis, O'Dowd, Mac Nally, & Green, 2010).

Apesar de casos bem estudados e detalhados sobre extinção de espécies decorrentes de invasões biológicas – a exemplo da *Boiga irregularis*, cobra introduzida em Guam no início dos anos de 1950 que foi identificada como responsável pela extinção de diversas espécies de vertebrados nativos (Fritts, 1998) – é frequente e crescente o número de artigos que questionam o vínculo entre invasões e perda de biodiversidade (Davis, 2003; Rosenzweig, 2001; Sax, Gaines,

& Brown, 2002; Slobodkin, 2001). Isto porque muitos estudos não estabelecem ligações diretas sobre os mecanismos de invasão e extinção e se baseiam somente em estimativas indiretas sobre a diversidade de espécies antes e depois do processo de invasão. Existem ainda muitas críticas direcionadas à área de ciência de invasões como um todo (Richardson & Ricciardi, 2013). Algumas delas relacionadas a pressupostos e tópicos na agenda do campo, críticas relacionadas a falta de ligação entre teórica e prática de manejo e mesmo aqueles que questionam a necessidade da ciência de invasões (Davis, 2011; Valéry, Fritz, & Lefeuvre, 2013).

Com um grande número de pesquisadores provenientes de diferentes áreas da ciência, surgiram diferentes terminologias e significados para os termos na áreas de ecologia de invasão (Colautti & MacIsaac 2004). Em alguns casos terminologias diferentes possuíam o mesmo significado – como é o caso dos termos “não nativa” e “exótica” – e em outros casos um mesmo termo era utilizado com diferentes significados – como é o caso de “naturalizado” que era utilizado com quatro significados diferentes na literatura (Richardson, Pyšek, et al., 2000). Brown e Sax (2004) também questionavam que alguns termos utilizados eram carregados de conceitos pejorativo e de caráter militar (Larson, 2005) (no caso de invasão por exemplo) que conferiam indiscriminadamente às espécies não nativas um sentido negativo e danoso que em muitos casos simplesmente não existia.

Depois de muito debate sobre a uniformização dos termos aplicados à ecologia da invasão (Brown & Sax, 2004; Cassey, Blackburn, Duncan, & Chown, 2005; Simberloff, 2003; Slobodkin, 2001) a maioria dos cientistas e pesquisadores resolveram optar por uma terminologia mais neutra, por meio do termo “espécie não nativa” para descrever espécies que saíram dos seus domínios nativos por meio de intervenção antrópica, independentemente da existência ou não de impactos negativos sobre os ecossistemas.

No entanto, para destacar aquelas espécies que reconhecidamente causam sérios danos e impactos ambientais e econômicos, alguns autores defendem a utilização do termo “espécie invasora” (Cassey, Blackburn, Duncan, & Chown, 2005), de forma a rotular e associar estas espécies aos seus impactos potenciais. Outros autores argumentam que a palavra invasora só deveria ser aplicada para descrever espécies não nativas que se tornaram abundantes e expandiram os seus limites geográficos (Colautti & MacIsaac 2004; Richardson et al. 2000). Esta terminologia amarra o termo a uma constatação mais palpável (expansão geográfica), em contraposição à noção por vezes nebulosa de impacto.

Outros termos mais amplamente aceitos no processo de naturalização/invasão (Richardson, Pyšek, et al., 2000) são: i) Introdução – significa que a espécie foi transportada pelo homem, transpondo uma grande barreira geográfica; ii) Naturalização – quando as barreiras bióticas e abióticas para a sobrevivência são vencidas pela espécie não nativa e quando parte das barreiras para a reprodução também são superadas, sem deslocar espécies nativas.

Do conjunto de espécies que selecionamos (apresentado em tópico próprio na próxima seção), todas são classificadas ou reportadas como de riscos potencial para a conservação de ecossistemas. Contudo, de forma a evitar a generalização dos efeitos e os impactos negativos decorrentes do estabelecimento e dispersão das espécies exóticas e até que os efeitos negativos sejam comprovados, adotaremos para todas as espécies uma terminologia mais neutra ao longo deste trabalho: a de espécies não nativas.

Deve-se destacar que nenhuma espécie é invasora por definição, nem igualmente invasora em todas as regiões e que nenhum habitat é igualmente suscetível à invasão por espécies diferentes (Durigan, Ivanauskas, Zakia, & Abreu, 2013; Matos & Pivello, 2009; Richardson & Pyšek, 2006).

Por isso, Colautti e MacIsaac (2004) postulam que invasões biológicas devem ser tratadas como uma questão biogeográfica e não taxonômica. Uma espécie exótica só deve ser considerada invasora quando invadir ecossistemas naturais ou antrópicos, sendo capaz de manter altas taxas de crescimento, reprodução e dispersão (Richardson, Pyšek, et al., 2000).

A invasividade está relacionada com as características da espécie, com os atributos que permitem à espécie ocupar novos ecossistemas, tais como o potencial reprodutivo, reprodução vegetativa e dispersão (Crawley, Harvey, & Purvis, 1996). Já a invasibilidade está relacionada com as características do habitat, com os atributos que tornam um ecossistema ou habitat mais ou menos suscetível à invasão (Hierro, Maron, & Callaway, 2005; Lonsdale, 1999).

No Brasil, apesar do crescente número de projetos na área, o tema ainda carece de informações básicas como a existência de um inventário completo da biodiversidade e uma efetiva distinção entre espécies invasoras, naturalizadas e não nativas (Petenon & Pivello, 2008). A primeira iniciativa de âmbito nacional ocorreu em 2003, a partir de um edital do Ministério do Meio Ambiente que tinha como objetivo principal a chamada e seleção de projetos para a identificação e produção de conhecimento sobre espécies invasoras no Brasil. Os relatórios decorrentes destes projetos se tornaram o primeiro diagnóstico nacional sobre a presença e distribuição das espécies invasoras no país.

Já foram catalogadas mais de 100 espécies de plantas potencialmente invasoras no Brasil (Petenon & Pivello, 2008). Matos e Pivello (2009), em revisão sobre o assunto, destacaram algumas espécies que demonstram alta capacidade de invadir ambientes florestais ou abertos. Entre elas foram destacadas as samambaias do gênero *Pteridium* sp (Silva & Matos, 2006), uma espécie arbórea de palmeira australiana *Archontophoenix cunninghamiana* H. Wendl. & Drude (Pivello et al. 2011) e, com maior amplitude e frequência, gramíneas de diversas espécies (Poaceae), em especial as de origem africana (Pivello, Shida, & Meirelles, 1999) – *Hyparrhenia rufa* (Nees) Stapf (capim-jaraguá), *Urochloa* spp. (braquiárias, Barbosa, Pivello, & Meirelles, 2008), *Megathyrsus maximus* Jacq. (capim-colônia) e *Melinis minutiflora* Beauv. (capim-gordura, Aires et al. 2005).

Em se tratando de fitofisionomias, comunidades abertas e sujeitas a distúrbios constantes tendem a ser mais invadidas do que comunidades florestais (Rejmánek et al., 2004). Em ecossistemas savânicos, como o Cerrado, existem diversos estudos relatando a invasão por espécies de gramíneas africanas e por *Pinus elliottii* Engelm. (Abreu & Durigan, 2011; Zanchetta & Diniz, 2006). A invasão no estado de São Paulo não ocorre de maneira uniforme entre as regiões ecológicas e os tipos de vegetação sugerindo que a invasibilidade destes tipos de vegetação é diferente mediante um mesmo conjunto de espécies não nativas ou invasoras.

Modelos de distribuição potencial de espécies

A modelagem preditiva de distribuição geográfica vem se tornando uma ferramenta importante em estudos de ecologia e conservação (Elith & Leathwick, 2009; Guisan & Thuiller, 2005), na avaliação da expansão de populações de espécies invasoras (Gallien, Münkemüller, Albert, Boulangeat, & Thuiller, 2010; Higgins, Richardson, & Cowling, 1996, 2010; Higgins & Richardson, 2014; Jeschke & Strayer, 2008; Jiménez-Valverde et al., 2011; Peterson, Stewart, Mohamed, & Araújo, 2008; Peterson, 2003; Peterson, Papeş, & Eaton, 2007; Weaver, Conway, & Fortin, 2012; Zhu, Sun, Sang, Li, & Ma, 2007) e na identificação de fatores-chaves relacionados com a dinâmica do processo de invasão em ecossistemas naturais (Austin, 2002; Elith, Ferrier, Huettmann, & Leathwick, 2005).

Intensamente explorados nos últimos anos, os SDMs (*Species Distribution Models*), também conhecidos como *Ecological Niche Models*, *Resource selection function* ou *Habitat Suitability Models* (Pearce & Boyce, 2006), são modelos correlacionais empíricos que relacionam observações de presença e/ou ausência dos organismos com um conjunto de características do meio, baseados em processos estatísticos ou teóricos derivados de uma superfície de resposta (Guisan & Zimmermann, 2000). Esses modelos geram predições indicativas do espaço de suscetibilidade de habitat para uma espécie, população ou comunidade (Hirzel, Le Lay, Helfer, Randin, & Guisan, 2006), definindo as características ambientais nas quais uma população pode ser mantida (Pearson et al., 2006).

Dentro do arcabouço teórico por trás dos SDMs estão o postulado do equilíbrio – que assume uma relação de equilíbrio dinâmico ou pseudo equilíbrio entre o meio e as espécies, de forma a assegurar que a espécie já tenha tido acesso no espaço geográfico à todas ou à maioria das combinações das variáveis ambientais possíveis – e o conceito de nicho ecológico – que seria o conjunto de condições ambientais que afetam um organismo, onde a média absoluta de fitness deste organismo na população é maior ou igual a um (Peterson, 2001). Estes são dois conceitos básicos que permitem aos SDMs capturar e extrapolar, de forma direta ou indireta, as relações entre espécies e meio físico, definindo os limites fisiológicos que controlam a distribuição da espécie no espaço, por meio de características ambientais e dos pontos de ocorrência da espécie (Guisan & Thuiller, 2005; Soberón & Peterson, 2005). Os modelos de distribuição baseados no nicho ecológico, portanto, representam uma aproximação do nicho realizado das espécies na área de estudo e mediante as condições ambientais que foram consideradas (Soberón & Nakamura, 2009).

Em se tratando de invasões biológicas, para os objetivos deste estudo, será considerado o conceito do continuum naturalização-invasão (Richardson & Pyšek, 2006), proposto por Richardson et al. (2000). O conceito do continuum naturalização-invasão é definido como uma série de barreiras que ocorrem em diferentes escalas e que um organismo não nativo deve transpor para se tornar inteiramente integrado ao ecossistema e ser considerado invasor (Figura 1). As barreiras são classificadas como: A) Barreira geográfica inter-continental ou infra-continental, avaliada nos modelos por meio dos atributos climáticos em grande escala, B) Barreiras ambientais que atuam no local de introdução, C) barreiras reprodutivas, D) barreiras de dispersão local/regional, E) barreiras antrópicas e F) barreiras ambientais promovidas pela vegetação natural.

Figura 1 - Diagrama esquemático dos filtros abióticos e bióticos que precisam ser transpostos para que ocorra invasão e a classificação aplicada às espécies não nativas com relação aos filtros que são ou não transpostos pela espécie (adaptado de Richardson et al. 2000).

A similaridade climática entre a região fonte e a região alvo do processo de invasão foi, há muito tempo, reconhecida como um quesito básico para o sucesso da espécie não nativa (Thuiller et al., 2006; Woodward, Fogg, & Heber, 1990). As características climáticas seriam os primeiros filtros ecológicos, que atuam em escala ampla e representariam os regimes ambientais relacionados com as tolerâncias fisiológicas dos organismos (Franklin, 1995; Mackey, 1993). Variáveis como elevação e declividade afetariam as espécies em meso-escala e, por fim, variáveis como cobertura de copas, disponibilidade de nutrientes ou água no solo influenciariam as espécies em micro-escala (Pearson & Dawson, 2003).

Usualmente, os modelos de distribuição de espécies invasoras utilizam variáveis climáticas, que atuam em ampla escala, para determinar a distribuição das espécies por meio do método denominado *climate-matching* (NAS 2002). Os modelos de *climate-matching* têm como objetivo definir o nicho ecológico da espécie alvo ao avaliar e relacionar a presença dos organismos com os preditores climáticos que atuam como barreiras ou filtros ecológicos para esta espécie. Contudo, apesar das evidências que apontam a combinação de características climáticas como dominantes no processo de invasão (Soberón & Peterson, 2005; Thuiller et al., 2005), a abordagem *climate-matching* apresenta limitações importantes (Dormann, 2007; Elith & Graham, 2009; Gallien et al., 2010; Guisan & Thuiller, 2005), que surgem quando processos locais, características da espécie invasora e a atuação de outros filtros ambientais que ocorrem em outras escalas são determinantes no processo de estabelecimento da população invasora (Peterson, 2003; Stohlgren & Schnase, 2006; Thuiller et al., 2006).

Este conjunto de informações indica que, em grandes áreas geográficas (resolução grosseira), a distribuição das espécies deve ser controlada majoritariamente por reguladores climáticos (Pearson, Dawson, Berry, & Harrison, 2002), enquanto em escalas menores (resolução mais fina) a distribuição deve ser resultado da distribuição desigual de recursos, variações topográficas ou grau de fragmentação do habitat (Ficetola et al., 2007; Mackey & Lindenmayer, 2001; Pearson,

Dawson, & Liu, 2004; Thomas & Moloney, 2012). Tendo em mente que a distribuição das espécies era controlada por fatores que se processavam em escalas espaciais diferentes, Pearson et al. (2004) propuseram um processo de modelagem multi-hierárquica que combina os efeitos do clima em escala maior e mudanças de uso do solo em escala menor, para capturar os processos determinantes da distribuição das espécies atuantes em diferentes escalas. Os autores obtiveram aumento significativo na capacidade preditiva dos modelos multi-hierárquicos em relação aos modelos baseados apenas em características climáticas.

MaxEnt – Algoritmo de máxima entropia

O software MaxEnt (Phillips, Anderson, & Schapire, 2006) é particularmente popular na área de distribuição de espécies e de modelos de nicho ecológico. Entre as razões estão que 1) o MaxEnt geralmente supera o resultado de outros métodos com base na acurácia das previsões e 2) o software, disponibilizado de forma gratuita, é geralmente de fácil manipulação, com interface amigável e consistente. Até então, uma das grandes críticas ao software estava na falta de justificativas biológicas para ajuste dos parâmetros do algoritmo e nas limitações de ordem prática ou teórica existentes em sua utilização. Estas limitações vieram mais tarde a ser esclarecidas com a publicação de diversos artigos (Kramer-Schadt et al., 2013; Merow, Smith, & Silander, 2013; Phillips & Dudík, 2008; Radosavljevic & Anderson, 2014; Warren & Seifert, 2010) e em especial com o artigo de Elith et al. (2011), que estabelece a ligação entre os processos estatísticos e as explicações ecológicas por trás do algoritmo.

De forma resumida, MaxEnt é um programa criado para modelagem de distribuição de espécies utilizando apenas dados de presença. A explicação estatística do algoritmo consiste em minimizar a entropia relativa entre duas densidades de probabilidade (uma delas referente aos dados de presença e a outra referente aos pontos de background ou à paisagem) definidas em um espaço covariado.

Ecólogos geralmente denominam as variáveis independentes em um modelo de variáveis como preditores ou fatores. Nos modelos de distribuição de espécies, essas variáveis incluem fatores ambientais que seriam relevantes para determinar a suscetibilidade do habitat. Como a resposta das espécies a esses fatores tende a ser complexa, é preferível utilizar ajustes não lineares aos dados. Em aprendizado de máquina, as funções básicas e outras transformações dos dados são definidas como “features”, que seriam o conjunto das transformações das variáveis originais. No MaxEnt, as funções ajustadas são geralmente definidas sobre muitos *features*, significando que em muitos modelos existirá um número maior de *features* do que de covariáveis. Atualmente o MaxEnt dispõe de seis classes de *features*: linear, produto, quadrática, hinge, threshold e categórica.

O funcionamento do MaxEnt pode ser explicado como segue. Considerando-se L a área de interesse, $y=1$ como presença e $y=0$ como ausência, z será o vetor representando os valores das variáveis ambientais e background definidos como todos os pontos dentro de L (uma amostra aleatória de L). A função $f(z)$ representa a densidade de probabilidades das variáveis ambientais através de L e $f_1(z)$ será a densidade de probabilidades das variáveis ambientais nos locais de L onde a espécie está presente. Por analogia, $f_0(z)$ será a densidade de probabilidades das variáveis ambientais nos locais de L onde a espécie está ausente.

A probabilidade de presença de uma espécie condicionada pelas variáveis ambientais, ou pelo ambiente: $\Pr(y=1|z)$ é o que se busca estimar. Os dados de background permitem obter a constante $\Pr(y=1|z)$, uma vez que, pela regra de Bayes, $\Pr(y=1|z) = f_1(z)\Pr(y=1)/f(z)$. Para estimar $f_1(z)/f(z)$ o algoritmo faz uso de dados de presença e background. O software MaxEnt produz

estimativas de $f_1(z)$ que seriam consistentes com os dados de ocorrência, muitas distribuições sendo possíveis. O programa escolhe, porém, aquela que seria a mais próxima de $f(z)$. Neste escopo, minimizar a distância de $f(z)$ faz mais sentido, pois $f(z)$ seria um modelo nulo de $f_1(z)$. Por meio do MaxEnt, a distância de $f(z)$ é definida como a entropia relativa de $f_1(z)$ com relação a $f(z)$.

Por meio de pontos de background, o modelo é informado sobre $f(z)$, que consiste na densidade de probabilidades de região e fornece bases para a comparação com a densidade de probabilidades das variáveis ambientais onde a espécie está presente $f_1(z)$. Restritores (features) são impostos de forma que a solução seja aquela que reflita as características das informações dos dados de presença. Logo, minimizar a entropia relativa entre $f_1(z)$ e $f(z)$ significa que uma variável ambiental terá seu valor médio para $f_1(z)$ definido de forma que seja o mais próximo possível da média dos valores desta variável nos locais onde a espécie é tida como presente. Desta forma, a distribuição da espécie é estimada por meio da minimização da distância entre $f_1(z)$ e $f(z)$, sujeita à restrição dos valores médios das variáveis ambientais estimadas para f_1 , de forma que estes valores sejam os mais próximos possíveis dos valores médios nos locais onde a espécie foi amostrada como presente.

Na definição original do MaxEnt (Phillips et al. 2006) este processo é descrito como a maximização da entropia da distribuição crua (raw distribution), que é equivalente a se minimizar a entropia relativa de $f_1(z)$ em função de $f(z)$. Na descrição original o modelo nulo da distribuição crua seria uma distribuição uniforme das características do meio, já que na inexistência de dados, não existe base para inferir sobre a preferência de determinada espécie por um ou outro local. Da mesma forma descrita, o modelo nulo de z é definido por $f(z)$.

Espécies selecionadas

A seleção das espécies para o desenvolvimento da pesquisa baseou-se na existência de estudos prévios que apontassem sua ocorrência como invasora no Brasil (Zenni & Ziller, 2011), na facilidade de reconhecê-las em campo para viabilizar os registros e buscando ainda a inclusão de espécies arbóreas e não arbóreas. O conjunto compreende espécies comprovadamente invasoras, outras que são consideradas invasoras, mas carecem de maior detalhamento sobre seu impacto efetivo e duas espécies nativas consideradas espécies “problema” – uma espécie arbórea nativa do Brasil que tem sido encontrada em habitats fora de seu domínio nativo e uma espécie de samambaia de ocorrência cosmopolita. O conjunto final foi composto por 10 espécies: *Urochloa decumbens*, *Megathyrsus maximus*, *Melinis minutiflora*, *Pinus elliottii*, *Pteridium arachnoideum*, *Hedychium coronarium*, *Leucaena leucocephala*, *Psidium guajava*, *Schizolobium parahyba*, *Calotropis procera*.

Descrição das espécies

Braquiária - *Urochloa decumbens* (Stapf) RD Webster (Poaceae) (Figura 1)

Figura 1 – Imagens da espécie *Urochloa decumbens* (braquiária)

Origem: Nativa do Leste da África e África Central.

Características e ecologia: Trata-se de gramínea C4, vigorosa e perene, que apresenta comportamento cespitoso ou estolonífero, com altura ao redor de 50 cm (Longhi-Wagner et. al., 2001). Produz anualmente sementes em grande quantidade no auge da estação chuvosa, e suas sementes são duráveis, formando banco persistente no solo, mas precisa de luz para germinar. É resistente à seca, adaptando-se bem em regiões tropicais úmidas, subtrópicos e até mesmo em áreas de altas altitudes. É pouco tolerante ao frio, prefere temperaturas maiores que 19°C. Apesar das folhas serem danificadas quando expostas à geada, a espécie pode se recuperar em pouco tempo. É parcialmente tolerante à sombra e pode cobrir o solo em vegetação arbórea esparsa. Cresce bem em diversos tipos de solo, incluindo solos com baixa fertilidade, baixo pH e saturados por Al. Seu sistema radicular é composto por raízes finas e longas, que possibilitam captação eficiente de P e N do solo. Porém, requer boa drenagem, sendo pouco frequente em condições de saturação hídrica do solo. É tolerante a pastoreio intenso, a área foliar pode ser reduzida sob condições de baixa precipitação, mas os estolões são persistentes. O sombreamento diminui a tolerância da espécie ao pastoreio intensivo. A espécie é resistente a queimadas, recuperando-se rapidamente após o fogo, por meio de estolões ou a partir do banco de sementes.

Registros como invasora: *U. decumbens* é reportada como invasora de forma ampla na América Tropical (Williams & Baruch, 2000), Austrália (Lonsdale, 1994), sudeste da Ásia e no Pacífico. No Brasil, foi introduzida entre 1965 e 1975. As espécies do gênero tiveram, nas três décadas seguintes, ampla expansão nos Cerrados brasileiros e savanas da América tropical (Valle, Jank, & Resende, 2009). A espécie é encontrada com frequência em praticamente todos os fragmentos de unidades de conservação do Brasil (Pivello, Carvalho, Lopes, Peccinini, & Rosso, 1999; Pivello et al., 1999) e uma das espécies invasoras com o maior número de registros em ecossistemas naturais no Brasil (Zenni & Ziller, 2011).

Análise de risco Instituto Hórus: Alto

Capim gordura – *Melinis minutiflora* P. Beauv. (Poaceae) (Figura 2)

Figura 2 – Imagens da espécie *Melinis minutiflora* (capim gordura)

Origem: Originária da África tropical.

Características e ecologia: gramínea perene, cespitosa, às vezes radicante nos nós inferiores, altura entre 0,7 e 1,5 m (Longhi-Wagner et al., 2001). Desenvolve-se bem em uma grande variedade de solos, desde que bem drenados, com textura desde arenosos a médio argilosos. Tende a crescer de forma vigorosa em vertentes inclinadas e em cortes de estradas. Tolerar solos com baixa fertilidade e alta concentração de alumínio, mas é intolerante a solos salinos. A espécie é nativa de áreas com precipitação anual de 750 mm a 2500 mm. Tolerar períodos de seca de até quatro meses. Não é tolerante a áreas alagadas. É encontrada em áreas entre 800 e 2200 m de altitude com temperatura média anual de 18 e 21 °C e média de temperaturas entre 6 e 15 °C durante o mês mais frio do ano. É tolerante a sombra parcial. Moderadamente adaptada ao fogo.

Registros como invasora: Introduzida nas Américas, a gramínea *M. minutiflora* pode ser encontrada no Havaí (D'Antonio, Hughes, & Vitousek, 2001), ilhas do Pacífico (Meyer, 2000) América Central e partes da América do Sul (Barger, Antonio, Ghneim, & Cuevas, 2003; Antonio & Vitousek, 1992; Parsons, 1972) e em grandes áreas do Brasil (Pivello et al., 1999). Existem registros da espécie no Brasil desde o século XVIII, sendo que o primeiro registro da espécie como invasora no Cerrado foi feito Saint-Hilaire em 1816 (Lima, 2002) e em 1830 a espécie já estava tão dispersa por Minas Gerais que se pensava que fosse nativa na região (Parsons, 1972). A espécie foi cultivada de forma mais intensiva no início de 1940, principalmente nas áreas dos Cerrados (EMBRAPA, 2008). Hoje a espécie é reportada como invasora em praticamente todas as regiões de Cerrado do país (Hoffmann & Haridasan, 2008; Hoffmann et al., 2004; Pivello et al., 1999a; Pivello et al., 1999b).

Análise de risco Instituto Hórus: Alto

Capim colonião - *Megathyrsus maximus* (Jacq.) B.K. Simon & S.W.L. Jacobs (Poaceae) (Figura 3)

Figura 3 – Imagem da espécie *Megathyrsus maximus* (capim colonião)

Origem: África tropical e sub-tropical.

Características e ecologia: gramínea perene, com rizomas curtos, altura entre 0,28 e 2 m (Longhi-Wagner et. al., 2001). *M. maximus* cresce preferencialmente em solos bem drenados, úmidos e férteis, embora algumas variedades sejam tolerantes a solos de menor fertilidade e drenagem mais pobre. A espécie é tolerante a baixo pH e alta saturação por alumínio, sendo geralmente intolerante ao alagamento ou alta salinidade no solo. As variedades da espécie são mais adaptadas às condições de precipitação de mais de 1000 mm por ano. A tolerância à estiagem pode variar entre os cultivares, mas nenhuma das variedades tolera mais de quatro meses de seca. A espécie ocorre desde o nível do mar até altitudes de mais de 2000 m. Cresce sob luz plena e mesmo sob sombra parcial de até 30%. Embora não se desenvolva bem em ambientes sombreados, algumas variedades parecem tolerar o sombreamento.

Registros de Invasão: Presente na Índia desde o século XVII (Parsons, 1972), e introduzida em diversas partes da América do Sul como a “gramínea milagrosa” (Williams & Baruch, 2000). É encontrada nas regiões tropicais do Velho Mundo, incluindo Israel, em toda a África subsaariana e na Indonésia, Índia, Malásia, Filipinas, Tailândia, Vietnã, outros países da Ásia, ao longo das Ilhas do Pacífico e nas Pequenas Antilhas. Reportada como invasora no Havaí (Ammond & Litton, 2012; Daehler & Carino, 1998), Ilhas do Pacífico (Meyer, 2000), Espanha (Verloove, 2005), Bolívia (Veldman & Putz, 2010) e Brasil (Matos & Pivello, 2009; Zenni & Ziller, 2011). Sua

introdução no Brasil é incerta, mas acredita-se que tenha ingressado da época da escravidão, transportada por navios negreiros (Parsons, 1972).

Análise de risco Instituto Hórus: Muito Alto

Pinus – *Pinus elliottii* Engelm. var. *elliottii* (Pinaceae) (Figura 4)

Figura 4 – Imagens da espécie *Pinus elliottii* (Pinus). À direita, área invadida na Estação Ecológica de Santa Bárbara.

Origem: Nativa de Florestas e Savanas no sudeste dos Estados Unidos, sendo a variedade *elliottii* adaptada aos climas mais frios do que a variedade *densa* (Newton, Tang, & Jain, 2005).

Características e ecologia: árvore de grande porte e crescimento rápido, longeva, com 30 m de altura, intolerante à sombra. Suas sementes são dispersas pelo vento a longas distâncias e apresentam altas taxas de germinação. Em sua área nativa o clima é quente e úmido no verão, mas sujeito a temperaturas muito baixas no inverno (Lohrey & Kossuth, 1990). Alguns estudos sugerem que a média de temperatura pode ser um fator limitante da distribuição de *P. elliottii*. Contudo, outros fatores, como precipitação, fogo e competição também podem ser importantes (Teskey, Gholz, & Cropper Jr, 1994). As maiores taxas de crescimento da espécie ocorrem em condições de 25 a 35 °C de temperatura. O solo e a umidade do ar possuem um efeito menor sobre a taxa de fotossíntese da espécie do que a temperatura do ar e a radiação (Teskey et al., 1994). Adapta-se a solos argilosos, barrocos, arenosos, ligeiramente alcalinos, ácidos e bem drenados. Apesar de adaptada a uma grande variedade de áreas e condições topográficas, a espécie desenvolve-se melhor em margens e linhas de drenagem com ampla disponibilidade de umidade, mas não excessiva, e solos bem aerados (Princhett & Llewellyn, 1966).

Registros de invasão: O gênero *Pinus* está presente na lista das 100 espécies mais problemáticas do mundo, elaborada pelo *Invasive Species Specialist Group*. O gênero é considerado invasor em várias localidades do hemisfério sul (Higgins & Richardson, 2001), Europa (Weber & Gut, 2004), África (Moran, Hoffmann, Donnelly, & Wilgen, 2000), América Central e Ásia Oriental (Richardson & Bond, 1991), América de Sul (Simberloff et al., 2010) e Austrália (Richardson et al. 2006). No Brasil, foi introduzida para cultivo principalmente nas regiões sul e sudeste do país, nos estados do Paraná, Santa Catarina, Rio Grande do Sul, Rio de Janeiro, Minas Gerais, Espírito Santo e, também, no Mato Grosso do Sul. Em São Paulo foi introduzida na década de 60, para suprir a demanda de madeira após a diminuição na produção nas florestas de Araucária (Kronka et al. 2005). Hoje são cultivadas no Brasil 12 espécies do gênero *Pinus*: *P. taeda*, *P. elliottii*, *P.*

caribaea, *P. patula*, *P. oocarpa*, *P. tecunumanii*, *P. chiapensis*, *P. maximinoi*, *P. radiata*, *P. serotina*, *P. kesiya*, *P. pseudostrobus*, totalizando 1,5 milhões de ha, a grande maioria na ecorregião de Florestas de Araucária (Simberloff et al., 2010). No Brasil, *P. elliottii* é registrada constantemente como invasora em praticamente todos os tipos de fisionomias (Zenni & Ziller, 2011), reportada como invasora na Floresta Ombrófila Mista do sul do Brasil (Zenni & Simberloff, 2013), no Cerrado (Almeida et al., 2010), em áreas da Floresta Ombrófila Densa (Voltolini & Zanco, 2010) e no Cerrado (Abreu & Durigan, 2011) no estado de São Paulo.

Análise de risco Instituto Hórus: Alto

Samambaia - *Pteridium arachnoideum* (Kaulf.) Maxon (Dennstaedtiaceae) (Figura 5)

Figura 5 – Imagens da espécie *Pteridium arachnoideum* (samambaia)

Origem: O gênero *Pteridium* ocorre em todos os continentes, exceto na Antártica. A espécie *Pteridium arachnoideum* ocorre, no Brasil, da Bahia até o Rio Grande do sul.

Características e ecologia: *P. arachnoideum* é uma espécie de samambaia rizomatosa, que forma extensas populações contínuas. Atinge grande porte, com a altura das frondes tingindo até 3 m (Guerin & Durigan, 2015). *Pteridium* é um gênero de samambaia adaptado a uma grande variedade de ambientes por conta de suas características fisiológicas e ecológicas (Marrs & Watt, 2006). *Pteridium arachnoideum* ocorre preferencialmente em altitudes de 800 m acima do nível do mar. O habitat ideal para a espécie corresponde a altas altitudes, clima frio e chuvoso e solos ácidos e bem drenados (Tokarnia et al., 2000). É uma erva agressiva e muito eficiente em ocupar pastos e áreas de florestas degradadas, por conta de um sistema vascular bem desenvolvido e sistema de rizoma subterrâneo resistente ao fogo (Roos, Rollenbeck, Peters, Bendix, & Beck, 2010) e quimicamente resistente à herbivoria e competidores (Hojo-Souza, Carneiro, & Santos, 2010). A densidade e o tamanho das frondes, que são onde estão localizados os esporos, aumentam de tamanho quando expostas à luz total e altas temperaturas (Roos et al., 2010). No entanto, a espécie pode sobreviver em ambientes sombreados, propagando-se por esporos e por rizomas de vida longa, mas é suscetível a invernos rigorosos e geadas (Marrs & Watt, 2006).

Registros de invasão: Apesar de considerada cosmopolita, o gênero é reportado como invasor na região do Andes, no sudeste do Equador (Beck et al., 2008), na Inglaterra (Stewart et al., 2008) e no México (Colleen, 2011). No Brasil existem estudos descrevendo o gênero como invasor na Floresta Estacional Semidecidual (Silva, Matos & Belinato, 2010; Portela et al., 2009; Silva & Matos, 2006) e no Cerrado (Matos, Xavier, Tiberio, & Marrs, 2014; Miatto, Silva, Matos, & Marrs, 2011; Pinheiro & Durigan, 2009).

Análise de risco Instituto Hórus: Sem informação

Lírio do Brejo - *Hedychium coronarium* J. Koenig (Zingiberaceae) (Figura 6)

Figura 6 – Imagens da espécie *Hedychium coronarium* (Lírio de Brejo)

Origem: Nativa do Himalaia e Sul da China.

Características e ecologia: erva perene com altura de 1 a 3 m, rizomatosa, que se propaga vegetativamente e forma populações densas. *H. coronarium* cresce em solos férteis, preferencialmente à sombra ou em áreas semi-sombreadas, desenvolvendo-se bem em habitats alagados, com altas temperaturas durante todo o ano. Porém, as plantas da espécie podem tolerar radiação plena caso umidade adequada esteja disponível (Santos, Pedralli, & Meyer, 2005). Uma vez estabelecida, a espécie pode tolerar secas sazonais. Encontra-se geralmente ao longo das margens de corpos d'água e em águas rasas, mas nunca totalmente submersa (Joly & Brandle, 1995). O lírio do brejo também pode ocorrer nas bordas de florestas secundárias sombreadas. Pode ser encontrado em altitudes desde o nível do mar até 2.500 m (Verma, 2010), sendo suscetível a geadas severas.

Registros de invasão: Esta espécie foi registrada como invasora pela primeira vez no Havaí, em 1888, introduzida por imigrantes chineses como ornamental, tornando-se amplamente distribuída e causando problemas graves nos habitats úmidos do arquipélago (Minden, Jacobi, Porembski, & Boehmer, 2010). Em Nairobi, no Quênia, *H. coronarium* é considerada invasora ao longo dos córregos. Na África do Sul, é considerada erva daninha em ecossistemas florestais, plantações, rios e locais úmidos e sombreados. No Brasil, a espécie é utilizada de forma ampla como ornamental, inclusive em locais públicos, como jardins e praças. A espécie é encontrada com frequência ao longo de toda a zona litorânea (Kissmann e Groth, 1991); em diversas localidades de Minas Gerais (Santos et al., 2005) e em altas concentrações nas áreas de plantação de cacau dos estados da Bahia e Espírito Santo (Kissmann, 1997). *H. coronarium* foi registrada em 32 unidades de conservação (BRASIL, 2005). No Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira – PETAR, a espécie forma populações clonais numerosas, altamente adaptadas aos solos úmidos, brejos e beira de rios (Soares & Barreto, 2008).

Análise de risco Instituto Hórus: Alto

Leucena - *Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit (Fabaceae) (Figura 7)

Figura 7 – Imagem da espécie *Leucaena leucocephala* (Leucena)

Origem: México. No entanto, sua verdadeira distribuição natural é extremamente difícil de se precisar, porque a espécie é cultivada em todo o México e América Central.

Características e ecologia: *L. leucocephala* é uma espécie arbórea de pequeno porte, que se reproduz precocemente, produzindo grandes quantidades de sementes, que são dispersas por gravidade e formam banco persistente no solo por vários anos (Hudges, 1998). Está listada na

posição 46° entre as 100 espécies invasoras mais problemáticas do mundo, segundo o *Invasive Species Specialist Group*. Considerada naturalizada e invasora em muitas regiões (Cronk & Fuller, 1995), a leucena geralmente comporta-se como ruderal, ocupando habitats abertos, regiões costeiras, habitats semi-naturais, perturbados ou degradados. É essencialmente uma espécie tropical, que requer temperaturas de 25-30 °C para um crescimento ótimo, tolerando até a temperatura máxima de 48 °C (Hocking, 1993). Apresenta tolerância ao frio, mas seu crescimento é diminuído significativamente durante os meses de inverno em áreas subtropicais (Brewbaker 1987). Cresce melhor em áreas com até 1500 m de altitude e até 15-25 ° ao norte ou ao sul do Equador. Fortes geadas podem matar a parte aérea de todos os indivíduos, mas alguns indivíduos podem rebrotar após a geada. Cresce em ampla variação de precipitação (650-3000 mm), mas desenvolve-se melhor em regiões com estação seca bem definida (Lascano et al., 1995), suportando estações secas de até 6-7 meses. Adapta-se bem a solos derivados de material de origem calcária, incluindo corais, mas prefere solos bem drenados. Conhecida por ser intolerante a solos com pH baixo (abaixo de pH 5), com baixos teores de cálcio e fósforo, alta salinidade, alta saturação de alumínio ou encharcamento (Brewbaker, 1987).

Status de invasão no mundo: No fim do século 19, a espécie já dominava amplas áreas em diversas localidades dos continentes Asiático e Africano e hoje é encontrada em praticamente todas as regiões tropicais e subtropicais do mundo (Hudges, 1998). A leucena é considerada naturalizada em todos os continentes, com exceção da Antártida e da Europa (Lok, Tan, Ang, & Tan, 2010). No Brasil, apesar de ser apontada como de alto risco de invasão pela análise de risco conduzida pelo Instituto Hórus. Mello (2013) relata que a espécie foi encontrada amplamente distribuída da ilha de Fernando de Noronha. No entanto, Costa e Durigan (2010) relatam que a espécie não foi encontrada fora da área onde foi plantada em uma área de restauração no interior de São Paulo, não se caracterizando, portanto, como espécie invasora de ecossistemas naturais.

Análise de risco Instituto Hórus: Alto

Goiabeira - *Psidium guajava* L. (Myrtaceae) (Figura 8)

Figura 8 – Imagem da espécie *Psidium guajava* (Goiabeira)

Origem: A área de distribuição natural de *P. guajava* é incerta. Muitos botânicos consideram a espécie nativa da América tropical, provavelmente do sul do México até o norte da América do Sul (Morton, 1987), mas sua distribuição foi bastante estendida por meio do cultivo e é agora amplamente difundida nos trópicos e subtrópicos (Salazar et al., 2006).

Características e ecologia: espécie arbórea de pequeno porte e crescimento lento, heliófita, que ocorre geralmente em áreas agrícolas, mas também em florestas naturais, zonas ribeirinhas e áreas ruderais/perturbadas. Desenvolve-se tanto em climas úmidos quanto secos, tolerando geadas leves. É encontrada em altitudes que variam do nível do mar até 2740 m (Somarriba,

1985). É tolerante à seca, desenvolvendo-se geralmente em climas com precipitação entre 1000 e 2000 mm anuais (Stone, 1970). É indiferente quanto ao tipo de solo. Desenvolve-se bem em argila pesada, terrenos arenosos, cascalho ou calcário, com pH variando de 4.5-9.4 (Morton, 1987). É tolerante a solos salinos até certo ponto. Tolerância áreas alagadas, mas desenvolve-se melhor em solos bem drenados. Seu sucesso em colonizar áreas de pasto é, em grande parte, atribuído à capacidade de rebrota, alta produção de sementes e à dispersão por aves e pelo gado (Somarriba, 1985).

Registros de invasão: *P. guajava* é considerada uma árvore exótica invasora amplamente distribuída no mundo, com histórico invasor na América do Norte, ilhas do Pacífico, Nova Zelândia, Austrália, ilhas do Oceano Índico (incluindo Madagascar), África e América do Sul (Richardson & Rejmánek, 2011). *Psidium guajava* também é listada da Base Nacional de Espécies Exóticas Invasoras no Brasil (<http://i3n.institutohorus.org.br/>), mantida pelo Instituto Hórus de Desenvolvimento e Conservação Ambiental. No Brasil, Zenni e Ziller (2011) reportam a espécie como invasora em ampla gama de ecossistemas, abrangendo a Floresta Ombrófila Mista, Florestas Atlânticas do Alto Paraná, Florestas Costeiras na Serra do Mar, Cerrado, Florestas Costeiras da Bahia, Florestas Úmidas do Sudoeste da Amazônia, Florestas do Interior de Pernambuco e Florestas Interiores da Bahia. A espécie também foi reportada como invasora em áreas de pastagem abandonada em planícies de inundação do alto rio Paraná (Campos 2014).

Análise de risco Instituto Hórus: Alto

Algodão de Seda - *Calotropis procera* (Aiton) R. Br. (Apocynaceae) (Figura 9)

Figura 9 – Imagem da espécie *Calotropis procera* (Algodão de Seda)

Origem: É nativa na África Ocidental até o sul de Angola, Norte e Leste da África, Madagascar, e também na Península Arábica, Sul da Ásia, Índia e da China para a Malásia.

Características e ecologia: Arbusto ou árvore de pequeno porte, alcançando de 2,5 m a 4 m de altura, em média, heliófita e com sementes dispersas pelo vento a longas distâncias. *C. procera* é uma planta de climas áridos e semi-áridos (150 a 100 mm de precipitação anual), que é capaz de tolerar estação seca de até 10 meses, mas é intolerante a geadas. Pode ser encontrada nas faixas de altitudes desde zonas costeiras até 1300 m. Prefere habitat aberto, com pouca competição por luz (Francis, 2002), como pradarias e pastagens intensamente utilizadas. Muitas vezes, é dominante em áreas de cultivo abandonadas, especialmente em solos arenosos em áreas de baixa pluviosidade. Em áreas de maior precipitação, a espécie é encontrada apenas em solos bem drenados. Possui raízes profundas, de modo que raramente cresce em solos rasos sobre a rocha não fraturada. Ocorre em solos de todas as texturas, tolerando solos alcalinos e

salinos. A espécie possui uma série de atributos que são comuns a espécies invasoras, como: rápido crescimento e poder de disseminação, grande produção de sementes, dispersão anemocórica, falta de sistema especializado de polinização e alta tolerância a solos pobres e baixa precipitação (Barreto, Evans, & Pomella, 1999).

Registros de Invasão: A espécie apresenta ampla distribuição em áreas de clima árido e semi-árido no Caribe, América Central, América do Sul (Little et al., 1974), África (Mahmoud et al. 1979), Índia (Saxena & Singh, 1976) e Israel (Karshon, 1970). No Brasil, foi introduzida como ornamental há cerca de um século (Kissmann & Groth, 1992), tornou-se invasora e hoje pode ser encontrada em diversos estados, a maioria deles concentrados no nordeste do país (Oliveira et al., 2009; Sobrinho & Tabatinga, 2013). Por conta das adaptações fisiológicas e morfológicas, a espécie adaptou-se bem às áreas de Cerrado e às Florestas Secas, em especial em áreas sujeitas a distúrbios antrópicos (Ferreira & Gomes, 1976).

Análise de risco Instituto Hórus: Alto

Guapuruvu - *Schizolobium parahyba* (Vell.) S.F. Blake (Fabaceae) (Figura 10)

Figura 10 – Imagem da espécie *Schizolobium parahyba* (Guapuruvu)

Origem: Nativa do Sul do México até o Sul do Brasil nas florestas neotropicais (Floresta Ombrófila Densa, Amazônia, Andes e Florestas da América Central) (Turchetto-Zolet et al., 2012).

Características e ecologia: Espécie arbórea de grande porte e crescimento muito rápido, podendo atingir 40 m de altura (Backes & Irgang, 2002). É pioneira heliófita, com ciclo de vida curto para espécies florestais, geralmente não ultrapassando 40 anos, propagando-se por sementes, que são dispersas por gravidade e pelo vento, formando banco persistente no solo por muitos anos. Cresce rapidamente em ambientes perturbados. Não se desenvolve naturalmente em áreas de savana e em ambientes xeromórficos, como o da Caatinga, ou em altitudes maiores de 700 m acima do nível do mar (Turchetto-Zolet et al., 2012).

Registros de invasão: Segundo o CABI (*Invasive Species Compendium* - www.cabi.org/) a espécie é considerada introduzida, mas não considerada invasora, na Tanzânia, Porto Rico e Estados Unidos. No Brasil, a espécie foi introduzida em outras regiões como espécie ornamental (Fisher et al. 2007) e em plantios de restauração e é observada com frequência fora de sua região ecológica nativa (Abreu, Santos, & Durigan, 2013; Durigan, 2011), em especial na floresta estacional semidecidual (Ramos et al. 2008).

Análise de risco Instituto Hórus: Moderado

Referências Bibliográficas

- [NAS] National Research Council: Committee on the Scientific Basis for Predicting the Invasive Potential of Nonindigenous Plants and Plant Pests in the United States (2002). Predicting Invasions of Non-indigenous Plants and Plant Pests. Washington (DC): National Academy of Sciences.
- Abreu, R. C. R. de, & Durigan, G. (2011). Changes in the plant community of a Brazilian grassland savannah after 22 years of invasion by *Pinus elliottii* Engelm. *Plant Ecology & Diversity*, 4(2-3), 269–278. <http://doi.org/10.1080/17550874.2011.594101>
- Abreu, R. C. R. De, Santos, F. F. D. M., & Durigan, G. (2013). Changes in plant community of Seasonally Semideciduous Forest after invasion by *Schizolobium parahyba* at southeastern Brazil. *Acta Oecologica*, 54, 57–64. <http://doi.org/10.1016/j.actao.2013.03.013>
- Aires, F.S., Barros, T.G.B., Sii, S.B., Sá, A.C.G., Sato, M.N., Andrade, S.M.A. & Miranda, H.S. (2005). “Queimadas em áreas de Cerrado invadido por capim gordura (*Melinis minutiflora* Beauv.) no Parque Nacional de Brasília”, Brasília, DF. Anais do VII Congresso de Ecologia do Brasil. Meio digital. Caxambu, MG. 20–25/novembro/2007.
- Almeida, R. S., Cielo-Filho, R., Souza, S. C. P. M., Aguiar, O. T., Baitello, J. B., Pastore, J. A., ... Lima, C. R. (2010). Campo Sujo Úmido: fisionomia de Cerrado ameaçada pela contaminação de *Pinus elliottii*. *Revista do Instituto Florestal*, 22(1), 71–91.
- Alpert, P., Bone, E., & Holzapfel, C. (2000). Invasiveness, invasibility and the role of environmental stress in the spread of non-native plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 3(1), 52–66. <http://doi.org/10.1078/1433-8319-00004>
- Ammond, S. a., & Litton, C. M. (2012). Competition between Native Hawaiian Plants and the Invasive Grass *Megathyrus maximus*: Implications of Functional Diversity for Ecological Restoration. *Restoration Ecology*, 20(5), 638–646. <http://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2011.00806.x>
- Austin, M. (2002). Spatial prediction of species distribution: an interface between ecological theory and statistical modelling. *Ecological Modelling*, 157(2-3), 101–118. [http://doi.org/10.1016/S0304-3800\(02\)00205-3](http://doi.org/10.1016/S0304-3800(02)00205-3)
- Backes, P., Irgang, B., (2002). Árvores do Sul. Instituto Souza Cruz, Porto Alegre, Brasil.
- Barbosa, E. G., Pivello, V. R., & Meirelles, S. T. (2008). Allelopathic Evidence in *Brachiaria decumbens* and its Potential to Invade the Brazilian Cerrados. *In Situ*, 51, 825–831.

- Barbosa, E.G., Pivello, V.R. & Meirelles, S.T. (2008). "Allelopathic evidence in *Brachiaria decumbens* and its potential to invade the Brazilian cerrados". *Brazilian Archives of Biology and Technology*.
- Barger, N. N., D'Antonio, C. M., Ghneim, T., & Cuevas, E. (2003). Constraints to colonization and growth of the African grass, *Melinis minutiflora*, in a Venezuelan savanna. *Plant Ecology*, 167(1), 31–43. <http://doi.org/10.1023/A:1023903901286>
- Barreto, R. W., Evans, H. C., & Pomella, A. W. V. (1999). Fungal pathogens of *Calotropis procera* (rubber bush), with two new records from Brazil. *Australasian Plant Pathology*, 28(2), 126. <http://doi.org/10.1071/AP99022>
- Beck, E., K. Hartig, and K. Roos. (2008). Forest clearing by slash and burn. Pages 371–374 in E. Beck, J. Bendix, I. Kottke, F. Makeschin, and R. Mosandl, eds. *Gradients in a Tropical Mountain Ecosystem of Ecuador. Ecological Studies. Volume 198*. Berlin, Heidelberg: Springer.
- Blaustein, A. R., Han, B. a., Relyea, R. a., Johnson, P. T. J., Buck, J. C., Gervasi, S. S., & Kats, L. B. (2011). The complexity of amphibian population declines: Understanding the role of cofactors in driving amphibian losses. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1223(1), 108–119. <http://doi.org/10.1111/j.1749-6632.2010.05909.x>
- Brewbaker, J.L. (1987). *Leucaena*: A multipurpose tree genus for tropical agroforestry. p. 289–323 In: H.A. Steppeler and P.K.R. Nair (eds.). *Agroforestry: A decade of development*. ICRAF, Nairobi Kenya.
- Brown, J. H., & Sax, D. F. (2004). An Essay on Some Topics Concerning Invasive Species. *Austral Ecology*, 29(5), 530–536. <http://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2004.01340.x>
- Burghardt, K. T., Tallamy, D. W., Philips, C., & Shropshire, K. J. (2010). Non-native plants reduce abundance, richness, and host specialization in lepidopteran communities. *Ecosphere*, 1(5), art11. <http://doi.org/10.1890/ES10-00032.1>
- Bustamante, R. O., & Simonetti, J. A. (2005). Is *Pinus radiata* invading the native vegetation in Central Chile? Demographic responses in a fragmented forest. *Biological Invasions*, 7(2), 243–249. <http://doi.org/10.1007/s10530-004-0740-5>
- Campos, J. B.; Pivello, V. R.; Sampaio, A. B.; Agostinho, A. A.; Souza, L. A. (2014). Invasão biológica e manejo da goiabeira (*Psidium guajava* L.) na sucessão inicial em pastagens abandonadas na planície de inundação do alto Rio Paraná. Tese (Doutorado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais) - Universidade Estadual de Maringá.
- Cassey, P., Blackburn, T. M., Duncan, R. P., & Chown, S. L. (2005). Concerning invasive species: Reply to Brown and Sax. *Austral Ecology*, 30(4), 475–480. <http://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2005.01505.x>
- Clavero, M., Brotons, L., Pons, P., & Sol, D. (2009). Prominent role of invasive species in avian biodiversity loss. *Biological Conservation*, 142(10), 2043–2049. <http://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.03.034>

- Colautti, R. I., & MacIsaac, H. J. (2004). A neutral terminology to define “invasive” species. *Diversity and Distributions*, 10(2), 135–141. <http://doi.org/10.1111/j.1366-9516.2004.00061.x>
- Colleen E.A.R.P.(2011).Characterizing invasive species: the case of Bracken fern (*Pteridium aquilinum*) in the Mesoamerican biological corridor Sian Ka’an-Calakmul, Mexico.Tese de Doutorado. Rutgers University-Graduate School-New Brunswick.
- Costa, J. N. M. N. Da, & Durigan, G. (2010). *Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit (Fabaceae): invasora ou ruderal? *Revista Árvore*, 34(5), 825–833. <http://doi.org/10.1590/S0100-67622010000500008>
- Crawley, M. J., Harvey, P. H., & Purvis, a. (1996). Comparative Ecology of the Native and Alien Floras of the British Isles. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 351(1345), 1251–1259. <http://doi.org/10.1098/rstb.1996.0108>
- Cronk, Q. C. B. and Fuller, J. L., (1995) *Plant Invaders*. Chapman and Hall, New York.
- D’Antonio, C. M. D., & Vitousek, P. M. (1992). Biological Invasions By Exotic Grasses, The Grass/Fire Cycle, And Global Change. *Annual Review of Ecology and Systematics*.
- D’Antonio, C. M., Hughes, R. F., & Vitousek, P. M. (2001). Factors influencing dynamics of two invasive C4 grasses in seasonally dry Hawaiian woodlands. *Ecology*, 82(1), 89–104. [http://doi.org/10.1890/0012-9658\(2001\)082\[0089:FIDOTI\]2.0.CO;2](http://doi.org/10.1890/0012-9658(2001)082[0089:FIDOTI]2.0.CO;2)
- Daehler, C. C., & Carino, D. a. (1998). Recent replacement of native pili grass (*Heteropogon contortus*) by invasive African grasses in the Hawaiian Islands. *Pacific Science*, 52(3), 220–227. Recuperado de <http://scholarspace.manoa.hawaii.edu/handle/10125/1574>
- Davis, M. (2011). Do Native Birds Care Whether Their Berries Are Native or Exotic? No. *BioScience*, 61(7), 501–502. <http://doi.org/10.1525/bio.2011.61.7.2>
- Davis, M. a. (2003). Biotic Globalization: Does Competition from Introduced Species Threaten Biodiversity? *BioScience*, 53(5), 481. [http://doi.org/10.1641/0006-3568\(2003\)053\[0481:BGDCFI\]2.0.CO;2](http://doi.org/10.1641/0006-3568(2003)053[0481:BGDCFI]2.0.CO;2)
- Davis, N. E., O’Dowd, D. J., Mac Nally, R., & Green, P. T. (2010). Invasive ants disrupt frugivory by endemic island birds. *Biology letters*, 6(1), 85–88. <http://doi.org/10.1098/rsbl.2009.0655>
- Der, J. P., J. A. Thomson, J. K. Stratford, and P. G. Wolf. (2009). Global chloroplast phylogeny and biogeography of bracken (*Pteridium*; *Dennstaedtiaceae*). *Am. J. Bot.* 96:1041–1049.
- Dormann, C. F. (2007). Promising the future? Global change projections of species distributions. *Basic and Applied Ecology*, 8(5), 387–397. <http://doi.org/10.1016/j.baae.2006.11.001>
- Durigan, G. (2011). Diagnóstico y control de plantas invasoras en las áreas protegidas del Estado de Sao Paulo, Brasil. *Boletín de la Red Latinoamericana para el Estudio de Plantas Invasoras*, 1(1), 10–17.

- Durigan, G., Ivanauskas, N. M., Zakia, M. J. B., & Abreu, R. C. R. De. (2013). Control of Invasive Plants: Ecological and Socioeconomic Criteria for the Decision Making Process. *Natureza & Conservação*, 11(July), 23–30.
- Elith, J., & Graham, C. H. (2009). Do they? How do they? WHY do they differ? On finding reasons for differing performances of species distribution models. *Ecography*, 32(1), 66–77. <http://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2008.05505.x>
- Elith, J., & Leathwick, J. R. (2009). Species Distribution Models: Ecological Explanation and Prediction Across Space and Time. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 40(1), 677–697. <http://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120159>
- Elith, J., Ferrier, S., Huettmann, F., & Leathwick, J. (2005). The evaluation strip: A new and robust method for plotting predicted responses from species distribution models. *Ecological Modelling*, 186(3), 280–289. <http://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2004.12.007>
- Elith, J., Phillips, S. J., Hastie, T., Dudík, M., Chee, Y. E., & Yates, C. J. (2011). A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Diversity and Distributions*, 17(1), 43–57. <http://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2010.00725.x>
- Embrapa (2008) – Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária. Melhoramento de forrageiras tropicais. Editores técnicos: Rosângela M. S. Resende, Cacilda B. do Valle, Liana Janck. Brasília, EMBRAPA 2008.
- Ferreira, M. B., & Gomes, V. (1976). *Calotropis procera* (Ait) R. Br. Uma invasora a ser estudada e controlada no Estado de Minas Gerais. *Oreades*, 5(7-9), 68-75.
- Ficetola, G. F., Thuiller, W., & Miaud, C. (2007). Prediction and validation of the potential global distribution of a problematic alien invasive species - the American bullfrog. *Diversity and Distributions*, 13(4), 476–485. <http://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2007.00377.x>
- Fischer, S. Z.; Stumpf, E. R. T.; Heiden, G.; Barbieri, R. L.; Wasum, R. A. (2007). Plantas da flora brasileira no mercado internacional de floricultura. *Revista Brasileira de Biociências*, Porto Alegre, v. 5, supl. 1, p. 510-512.
- Franklin, J. (1995). Predictive vegetation mapping geographic modelling of biospatial patterns in relation to environmental gradients.pdf. *Progress in Physical Geography*, 19(4), 474–499.
- Fritts, T. H. (1988). The brown tree snake, *Boiga irregularis*, a threat to Pacific islands. US Department of Interior, Fish and Wildlife Service, Research and Development.
- Gallien, L., Münkemüller, T., Albert, C. H., Boulangeat, I., & Thuiller, W. (2010). Predicting potential distributions of invasive species: where to go from here? *Diversity and Distributions*, 16(3), 331–342. <http://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2010.00652.x>
- Gilbert, B., & Levine, J. M. (2013). Plant invasions and extinction debts. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 110(5), 1744–9. <http://doi.org/10.1073/pnas.1212375110>

- Guisan, A., & Thuiller, W. (2005). Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters*, 8(9), 993–1009. <http://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00792.x>
- Guisan, A., & Zimmermann, N. E. (2000). Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling*, 135(2-3), 147–186. [http://doi.org/10.1016/S0304-3800\(00\)00354-9](http://doi.org/10.1016/S0304-3800(00)00354-9)
- Heger, T., & Trepl, L. (2003). Predicting Biological Invasions. *Biological Invasions*, 5(4), 301–309. <http://doi.org/10.1023/B:BINV.0000005568.44154.12>
- Herborg, L.-M., Jerde, C. L., Lodge, D. M., Ruiz, G. m., & Macisaac, H. J. (2007). Predicting invasion risk using measures of introduction effort and environmental niche models. *Ecological Applications*, 17(3), 663–674.
- Hierro, J. L., Maron, J. L., & Callaway, R. M. (2005). A biogeographical approach to plant invasions : the importance of studying exotics in their introduced and native range. *Journal of Ecology*, 5– 15. <http://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2004.00953.x>
- Higgins, S. I., & Richardson, D. M. (2001). Pine invasions in the southern hemisphere: modeling interactions between organism, enviroment and disturbance. *Plant Ecology*, 135(1), 79–93.
- Higgins, S. I., & Richardson, D. M. (2014). Invasive plants have broader physiological niches. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1–5. <http://doi.org/10.1073/pnas.1406075111>
- Higgins, S. I., Richardson, D. M., & Cowling, R. M. (1996a). Modeling Invasive Plant Spread : The Role of Plant-Environment Interactions and Model Structure. *Ecology*, 77(7), 2043–2054.
- Higgins, S. I., Richardson, D. M., & Cowling, R. M. (1996b, outubro). Modeling Invasive Plant Spread: The Role of Plant-Environment Interactions and Model Structure. *Ecology*. <http://doi.org/10.2307/2265699>
- Hirzel, A. H., Le Lay, G., Helfer, V., Randin, C., & Guisan, A. (2006). Evaluating the ability of habitat suitability models to predict species presences. *Ecological Modelling*, 199(2), 142–152. <http://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2006.05.017>
- Hobbs, R., & Huenneke, L. F. (1992). Disturbance , and Invasion : Diversity , Implications for Conservation. *Conservation Biology*, 6(3), 324–337.
- Hocking, D. (1993). *Trees for Drylands*. New Delhi, India: Oxford and IBH Publishing Company Limited.
- Hoffmann, W. a., & Haridasan, M. (2008). The invasive grass, *Melinis minutiflora*, inhibits tree regeneration in a Neotropical savanna. *Austral Ecology*, 33(1), 29–36. <http://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2007.01787.x>
- Hoffmann, W. a., Lucatelli, V. M. P. C., Silva, F. J., Azevedo, I. N. C., Marinho, M. D. S., Albuquerque, A. M. S., ... Moreira, S. P. (2004). Impact of the invasive alien grass *Melinis minutiflora* at the savanna-forest ecotone in the Brazilian Cerrado. *Diversity and Distributions*, 10(2), 99–103. <http://doi.org/10.1111/j.1366-9516.2004.00063.x>

- Hojo-Souza, N. S., Carneiro, C. M., & Santos, R. C. Dos. (2010). *Pteridium aquilinum*: what we know and what is yet to be learnt. *Bioscience Journal*, 26(5), 798–808.
- Hughes, C. (1998). *Monograph of Leucaena (Leguminosae-Mimosoideae)*. Systematic botany monographs, 55. *Monograph of Leucaena (Leguminosae-Mimosoideae)*, The American Society of Plant Taxonomists.
- Jeschke, J. M., & Strayer, D. L. (2008). Usefulness of bioclimatic models for studying climate change and invasive species. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1134, 1–24. <http://doi.org/10.1196/annals.1439.002>
- Jiménez-Valverde, a., Peterson, a. T., Soberón, J., Overton, J. M., Aragón, P., & Lobo, J. M. (2011). Use of niche models in invasive species risk assessments. *Biological Invasions*, 13(12), 2785–2797. <http://doi.org/10.1007/s10530-011-9963-4>
- Joly, C. a., & Brandle, R. (1995). Fermentation and adenylate metabolism of *Hedychium coronarium* J . G . Koenig (Zingiberaceae) and *Acorus calamus* L. (Araceae) under Hypoxia and Anoxia. *Functional Ecology*, 9(3), 505–510.
- Joly, C. A., Rodrigues, R. R., Metzger, J. P., Haddad, C. F. B., Verdade, L. M., Oliveira, M. C., & Bolzani, V. S. (2010). Biodiversity Conservation Research, Training, and Policy in São Paulo. *Science*, 328(June).
- Karschon, R. (1970). Contributions to the arboreal flora of Israel: *Calotropis procera* (Willd.) R. Br. *La-Yaaran* 20: 1-6, 41-48.
- Kissmann, K. G; Groth, D. (1991). *Plantas infestantes e nocivas*. São Paulo: Basf Brasileira p. 590-593.
- Kissmann, K.G. (1997). *Plantas infestantes e nocivas*. v.1. 2a ed. Basf Brasileira, São Paulo
- Kramer-Schadt, S., Niedballa, J., Pilgrim, J. D., Schröder, B., Lindenborn, J., Reinfelder, V., ... Wilting, A. (2013). The importance of correcting for sampling bias in MaxEnt species distribution models. *Diversity and Distributions*, 19(11), 1366–1379. <http://doi.org/10.1111/ddi.12096>
- Kronka F.J.N., Bertolani F., Ponce R.H. (2005). *A cultura do Pinusno Brasil*. São Paulo: Sociedade Brasileira de Silvicultura.
- Larson, B. M. H. (2005). The war of the roses: Demilitarizing invasion biology. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 3(9), 495–500. [http://doi.org/10.1890/1540-9295\(2005\)003\[0495:TWOTRD\]2.0.CO;2](http://doi.org/10.1890/1540-9295(2005)003[0495:TWOTRD]2.0.CO;2)
- Lascano, C. E., Maass, B. L., Argel, P. J. and Viquez, E. (1995). *Leucaena* in Central and South America. In: Shelton, H. M., Piggin, C. M. and Brewbaker, J. L., ed., *Leucaena - Opportunities and Limitations*. Proceedings of a Workshop held in Bogor, Indonesia, 24 - 29 January 1994. ACIAR Proceedings No. 57, 152-158
- Levine, J. M., Vilà, M., D’Antonio, C. M., Dukes, J. S., Grigulis, K., & Lavorel, S. (2003a). Mechanisms underlying the impacts of exotic plant invasions. *Proceedings. Biological*

- sciences / The Royal Society, 270(1517), 775–781.
<http://doi.org/10.1098/rspb.2003.2327>
- Levine, J. M., Vilà, M., D'Antonio, C. M., Dukes, J. S., Grigulis, K., & Lavelle, S. (2003b). Mechanisms underlying the impacts of exotic plant invasions. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, 270(1517), 775–81. <http://doi.org/10.1098/rspb.2003.2327>
- Lima, M.E.A.T. (2002). *As caminhadas de Auguste de Saint- Hilaire pelo Brasil e Paraguai*. Editora Autêntica, Belo Horizonte.
- Little, E. L., Jr., R. O. Woodbury, & F. H. Wadsworth. (1974). *Trees of Puerto Rico and the Virgin Islands*. Vol. 2, Agriculture Handbook 449, U.S.D.A., Washington, DC.
- Lohrey, R. E., & Kossuth, S. V. (1990). *Pinus elliottii* Engelm. slash pine. Burns, Russell M; Honkala, Barbara H, technical coordinators. *Silvics of North America*, 1, 338–347.
- Lok, a. F. S. L., Tan, K.-X., Ang, W. F., & Tan, H. T. W. (2010). The Distribution and Ecology of *Leucaena Leucephala* (LAM.) DE WIT ssp. *Leucecephala* (Fabaceae) in Singapore. *Cosmos*, 06(01), 45–55. <http://doi.org/10.1142/S0219607710000462>
- Lonsdale, W. M. (1999). Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility. *Ecology*, 80(5), 1522–1536. [http://doi.org/10.1890/0012-9658\(1999\)080\[1522:GPOPIA\]2.0.CO;2](http://doi.org/10.1890/0012-9658(1999)080[1522:GPOPIA]2.0.CO;2)
- Longui-Wagner, H.M., Bittrich, V., Wanderley, M.G.L., Shepherd, G.J. (2001). *Poaceae. Flora Fanerogâmica do Estado de São Paulo*, Vol. 1.
- Lonsdale, W. M. (1994). Inviting trouble: Introduced pasture species in northern Australia. *Australian Journal of Ecology*, 19(3), 345–354. <http://doi.org/10.1111/j.1442-9993.1994.tb00498.x>
- Mack, M., & D'Antonio, C. (1998). Impact of Biological invasions on disturbance regimes. *Tree*, 13(97), 195–198.
- Mackey, B. G. (1993). Predicting the potential distribution of rain-forest structural characteristics. *Journal of Vegetation Science*, 4, 43–54.
- Mackey, B. G., & Lindenmayer, D. B. (2001). Towards a hierarchical framework for modelling the spatial distribution of animals. *Journal of Biogeography*, 28(9), 1147–1166. <http://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2001.00626.x>
- Mahmoud, O. M., S. E. I. Adam, & G. Tartour. (1979). The effects of *Calotropis procera* on small ruminants. I. Effects of feeding sheep with the plant. *J. Comp. Pathol.* 89: 241–250.
- Margules, C. R., Austin, M. P., Mollison, D., & Smith, F. (1994). Biological Models for Monitoring Species Decline: The Construction and Use of Data Bases [and Discussion]. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 344(1307), 69–75. <http://doi.org/10.1098/rstb.1994.0053>

- Marrs, R. H., & Watt, a. S. (2006). Biological flora of the British Isles: *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn. *Journal of Ecology*, 94(6), 1272–1321. <http://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2006.01177.x>
- Matos, D. M., & Pivello, V. R. (2009). O impacto das plantas invasoras nos recursos naturais de ambientes terrestres - alguns casos brasileiros. *Ciencia e Cultura*, 61(1), 27–30. Recuperado de <http://cienciaecultura.bvs.br/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0009-67252009000100012&lng=en&nrm=iso>. ISSN 0009-6725.
- Matos, S., & Belinato, T. A. (2010). Interference of *Pteridium arachnoideum* (Kaulf.) Maxon.(Dennstaedtiaceae) on the establishment of rainforest trees. *Brazilian Journal of Biology*, 70, 311–316. <http://doi.org/10.1038/066042b0>
- Matos, S., Xavier, R. O., Tiberio, F. S. . ., & Marrs, R. H. (2014). A comparative study of resource allocation in *Pteridium* in different Brazilian ecosystems and its relationship with European studies. *Brazilian Journal of Biology*, 74(1), 156–165.
- McKinney, M., & Lockwood, J. (1999). Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends in ecology & evolution* (Personal edition), 14(11), 450–453. Recuperado de <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/10511724>
- Mello, T. J. (2013). Invasão biológica em ilhas oceânicas: o caso de *Leucaena leucocephala* (Leguminosae) em Fernando de Noronha. Dissertação de Mestrado, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo. Recuperado em 2015-07-30, de <http://www.teses.usp.br/teses/disponiveis/41/41134/tde-31032014-131301/>
- Merow, C., Smith, M. J., & Silander, J. A. (2013). A practical guide to MaxEnt for modeling species' distributions: What it does, and why inputs and settings matter. *Ecography*, 36(10), 1058–1069. <http://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.07872.x>
- Meyer, Jean-Yves (2000). "Preliminary review of the invasive plants in the Pacific islands (SPREP Member Countries)." *Invasive species in the Pacific: a technical review and draft regional strategy*: 85-115.
- Miatto, R. C., Silva, I. a., Silva-Matos, D. M., & Marrs, R. H. (2011). Woody vegetation structure of Brazilian Cerrado invaded by *Pteridium arachnoideum* (Kaulf.) Maxon (Dennstaedtiaceae). *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 206(8), 757–762. <http://doi.org/10.1016/j.flora.2010.12.001>
- Milbau, A., Stout, J. C., Graae, B. J., & Nijs, I. (2009). A hierarchical framework for integrating invasibility experiments incorporating different factors and spatial scales. *Biological Invasions*, 11(4), 941–950. <http://doi.org/10.1007/s10530-008-9306-2>
- Miller, R. R., Williams, J. D., & Williams, J. E. (1989). Extinctions of North American Fishes During the Past Century. *Fisheries*, 14(6), 22–38. <http://doi.org/10.2307/1104578>
- Minden, V., Jacobi, J. D., Porembski, S., & Boehmer, H. J. (2010). Effects of invasive alien kahili ginger (*Hedygium gardnerianum*) on native plant species regeneration in a Hawaiian rainforest. *Applied Vegetation Science*, 13(1), 5–14. <http://doi.org/10.1111/j.1654-109X.2009.01056.x>

- Moody, M. E., & Mack, R. N. (1988). Controlling the Spread of Plant Invasions: The Importance of Nascent Foci. *The Journal of Applied Ecology*, 25(3), 1009. <http://doi.org/10.2307/2403762>
- Moran, V. C., Hoffmann, J. H., Donnelly, D., & Wilgen, B. W. V. a N. (2000). Biological Control of Alien , Invasive Pine Trees (*Pinus* species) in South Africa. *Proceedings of the X International Symposium on Biological Control of Weeds*. Montana State University, Bozeman, Montana, USA., 953(July 1999), 941–953.
- Morton, J. (1987) Guava. In: Morton, J. F. *Fruits of warm climates*. Miami: Florida Flair Books
- Newton, R. J., Tang, W., & Jain, S. M. (2005). SLASH PINE (*PINUS ELLIOTTII* Engelm .). *Agriculture handbook*, 7912(July), 1–10.
- Oliveira, S., Negreiros, D., Fernandes, G. W., Barbosa, N., Rocha, R., & Almeida-Cortez, J. (2009). Seedling growth of the invader *Calotropis procera* in ironstone rupestrian field and seasonally dry forest soils. *Neotropical Biology and Conservation*, 4(2), 69–76. <http://doi.org/10.4013/nbc.2009.42.01>
- Parsons, J. J. (1972). Spread of African Pasture Grasses to the American Tropics. *Journal of Range Management*, 25(1), 12–17. <http://doi.org/10.2307/3896654>
- Pearce, J. L., & Boyce, M. S. (2006). Modelling distribution and abundance with presence-only data. *Journal of Applied Ecology*, 43(3), 405–412. <http://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2005.01112.x>
- Pearson, R. G., & Dawson, T. P. (2003). Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology and Biogeography*, 12(5), 361–371. <http://doi.org/10.1046/j.1466-822X.2003.00042.x>
- Pearson, R. G., Dawson, T. P., & Liu, C. (2004a). Modelling species distribution in Britain: a hierarchical integration of climate and land cover. *Ecography*, 27(December 2003), 285–298.
- Pearson, R. G., Dawson, T. P., & Liu, C. (2004b). Modelling species distributions in Britain : a hierarchical integration of climate and land-cover data, 3(December 2003), 285–298.
- Pearson, R. G., Dawson, T. P., Berry, P. M., & Harrison, P. A. (2002). SPECIES : A Spatial Evaluation of Climate Impact on the Envelope of Species. *Ecological Modelling*, 154, 289–300.
- Pearson, R. G., Thuiller, W., Araújo, M. B., Martinez-Meyer, E., Brotons, L., McClean, C., ... Lees, D. C. (2006). Model-based uncertainty in species range prediction. *Journal of Biogeography*, 33(10), 1704–1711. <http://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01460.x>
- Petenon, D., & Pivello, V. R. (2008). Plantas invasoras : representatividade da pesquisa dos países tropicais no contexto mundial, 6, 65–77.
- Peterson, a T., Stewart, A., Mohamed, K. I., & Araújo, M. B. (2008). Shifting global invasive potential of European plants with climate change. *PloS one*, 3(6), e2441. <http://doi.org/10.1371/journal.pone.0002441>

- Peterson, a. T. (2001). Predicting Species' Geographic Distributions Based on Ecological Niche Modeling. *The Condor*, 103(3), 599. [http://doi.org/10.1650/0010-5422\(2001\)103\[0599:PSGDBO\]2.0.CO;2](http://doi.org/10.1650/0010-5422(2001)103[0599:PSGDBO]2.0.CO;2)
- Peterson, A. T. (2003). Predicting the geography of species' invasions via ecological niche modeling. *The Quarterly review of biology*, 78(4), 419–33. Recuperado de <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/14737826>
- Peterson, A. T., Papes, M., & Kluza, D. A. (2003). Predicting the potential invasive distributions of four alien plant species in North America. *Weed Science*, 863–868.
- Phillips, S. J., & Dudík, M. (2008). Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography*, 31, 161–175.
- Phillips, S. J., Anderson, R. P., & Schapire, R. E. (2006). Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190(3-4), 231–259. <http://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026>
- Phillips, S., Anderson, R., & Schapire, R. (2006). Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190(3-4), 231–259. <http://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026>
- Pimentel, D., Lach, L., Zuniga, R., & Morrison, D. (2000). Environmental and Economic Costs of Nonindigenous Species in the United States. *BioScience*, 50(1), 53. [http://doi.org/10.1641/0006-3568\(2000\)050\[0053:EAECON\]2.3.CO;2](http://doi.org/10.1641/0006-3568(2000)050[0053:EAECON]2.3.CO;2)
- Pimentel, D., Zuniga, R., & Morrison, D. (2005). Update on the environmental and economic costs associated with alien-invasive species in the United States. *Ecological Economics*, 52, 273 – 288. <http://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2004.10.002>
- Pinheiro, E. D. S., & Durigan, G. (2009). Dinâmica espaço-temporal (1962-2006) das fitofisionomias em unidade de conservação do Cerrado no sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica*, 32(3), 441–454. <http://doi.org/10.1590/S0100-84042009000300005>
- Pivello, V. R., Carvalho, V. M. C., Lopes, P. F., Peccinini, a a, & Rosso, S. (1999). Abundance and Distribution of Native and Alien Grasses in a “Cerrado” (Brazilian Savanna) Biological Reserve. *Biotropica*, 31(1), 71–82. <http://doi.org/10.2307/2663960>
- Pivello, V. R., Shida, C. N., & Meirelles, S. T. (1999). Alien grasses in Brazilian savannas: A threat to the biodiversity. *Biodiversity and Conservation*, 8(9), 1281–1294. <http://doi.org/10.1023/A:1008933305857>
- Pivello, V.R. (2011). Invasões biológicas no cerradobrasileiro. Efeito da introdução de espécies exóticas sobre a biodiversidade. *Ecologia Info* 33. <http://www.ecologia.info/cerrado.htm> (acesso em 22.10.2014).
- Portela, R. C. Q., Matos, D. M. S., Siqueira, L. P. De, Braz, M. I. G., Silva-Lima, L., & Marrs, R. H. (2009). Variation in aboveground biomass and necromass of two invasive species in the Atlantic rainforest, southeast Brazil. *Acta Botanica Brasilica*, 23(2), 571–577. <http://doi.org/10.1590/S0102-33062009000200029>

- Pritchett, W. L., & Llewellyn, W. R. (1966). Response of slash pine (*Pinus elliottii* Engelm. var. *elliottii*) to phosphorus in sandy soils. *Soil Science Society of America Journal*, 30(4), 509–512.
- Pysek, P., & Richardson, D. (2007). Traits Associated with Invasiveness in Alien Plants : Where Do we Stand. *Biological Invasions*, 193(3), 97–125.
- Pysek, P., Richardson, D. M., & Williamson, M. (2004). Predicting and explaining plant invasions through analysis of source area floras: some critical considerations. *Diversity and Distributions*, 10(3), 179–187. <http://doi.org/10.1111/j.1366-9516.2004.00079.x>
- Radosavljevic, A., & Anderson, R. P. (2014). Making better Maxent models of species distributions: complexity, overfitting and evaluation. *Journal of Biogeography*, 41(4), 629–643. <http://doi.org/10.1111/jbi.12227>
- Ramos, V. S.; Durigan, G.; Franco, G. A. D. C.; Siqueira, M. F. de; Rodrigues, R. R. (2008). *Árvores da floresta estacional semidecidual: guia de identificação de Espécies*. São Paulo: Editora da Universidade de São Paulo. 320 p
- Rejmánek, M. (2005). Invasive plants: what we know and what we want to know. *American Journal of Botany*, 92(6), 901–902. <http://doi.org/10.3732/ajb.92.6.901>
- Rejmánek, M., Richardson, D. M., & Pysek, P. (2004). Plant invasions and invasibility of plant communities. In E. van der Maarel (Org.), *Vegetation Ecology* (p. 332–355). Oxford: Blackwell Publishers.
- Rejmanek, M., Richardson, D. M., & Pysek, P. (2005). Plant invasion and invasibility of plant communities. In Most (p. 332–355).
- Ricciardi, A., & Atkinson, S. K. (2004). Distinctiveness magnifies the impact of biological invaders in aquatic ecosystems. *Ecology Letters*, 7(9), 781–784. <http://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00642.x>
- Richardson, D. M., & Bond, W. J. (1991). Determinants of Plant Distribution : Evidence from Pine Invasions. *The America Naturalist*, 137(5), 639–668.
- Richardson, D. M., & Pyšek, P. (2006a). Plant invasions: merging the concepts of species invasiveness and community invasibility. *Progress in Physical Geography*, 30(3), 409–431. <http://doi.org/10.1191/0309133306pp490pr>
- Richardson, D. M., & Pyšek, P. (2006b). Plant invasions: merging the concepts of species invasiveness and community invasibility. *Progress in Physical Geography*, 30(3), 409–431. <http://doi.org/10.1191/0309133306pp490pr>
- Richardson, D. M., & Rejmánek, M. (2011). Trees and shrubs as invasive alien species - a global review. *Diversity and Distributions*, 17(5), 788–809. <http://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2011.00782.x>
- Richardson, D. M., & Ricciardi, A. (2013). Misleading criticisms of invasion science: a field guide. *Diversity and Distributions*, 19(12), 1461–1467. <http://doi.org/10.1111/ddi.12150>

- Richardson, D. M., Pyšek, P., Rejmánek, M., Barbour, M. G., Dane Panetta, F., & West, C. J. (2000). Naturalization and invasion of alien plants: Concepts and definitions. *Diversity and Distributions*, 6(2), 93–107. <http://doi.org/10.1046/j.1472-4642.2000.00083.x>
- Richardson, David M., and Remy J. Petit. (2006) "Pines as invasive aliens: outlook on transgenic pine plantations in the southern hemisphere." *Landscapes, Genomics and Transgenic Conifers*. Springer Netherlands. 169-188.
- Roos, K., Rollenbeck, R., Peters, T., Bendix, J., & Beck, E. (2010). Growth of Tropical Bracken (*Pteridium arachnoideum*): Response to Weather Variations and Burning. *Invasive Plant Science and Management*, 3(4), 402–411. <http://doi.org/10.1614/IPSM-D-09-00031.1>
- Rosenzweig, M. L. (2001). The four questions: What does the introduction of exotic species do to diversity? *Evolutionary Ecology Research*, 3(3), 361–367.
- Salazar, D. M., Melgarejo, P., Martínez, R., Martínez, J. J., Hernández, F., & Burguera, M. (2006). Phenological stages of the guava tree (*Psidium guajava* L.). *Scientia Horticulturae*, 108(2), 157–161. <http://doi.org/10.1016/j.scienta.2006.01.022>
- Santos, S. B., Pedralli, G., & Meyer, S. T. (2005). Aspectos da fenologia e ecologia de *Hedychium coronarium* (Zingiberaceae) na estação ecológica do Tripuí, Ouro Preto-MG. *Planta Daninha*, 23, 175–180. <http://doi.org/10.1590/S0100-83582005000200002>
- Sax, D. F., & Gaines, S. D. (2003). Species diversity: from global decreases to local increases. *Trends in Ecology & Evolution*, 18(11), 561–566. [http://doi.org/10.1016/S0169-5347\(03\)00224-6](http://doi.org/10.1016/S0169-5347(03)00224-6)
- Sax, D. F., Gaines, S. D., & Brown, J. H. (2002). Species invasions exceed extinctions on islands worldwide: a comparative study of plants and birds. *The American naturalist*, 160(6), 766–783. <http://doi.org/10.1086/343877>
- Saxena, S. K., & S. Singh. (1976). Some observations on the sand dunes and vegetation of Bikaner district in western Rajasthan. *Ann. Arid Zone* 15: 313-322.
- Sharik, T. L., R. H. Ford, and M. L. Davis. (1989). Repeatability of invasion of eastern white pine on dry sites in northern Lower Michigan. *Am. Midl. Nat.* 122:133–141.
- Silva, Ú. S. R. Da, & Matos, D. M. D. S. (2006). The invasion of *Pteridium aquilinum* and the impoverishment of the seed bank in fire prone areas of Brazilian Atlantic Forest. *Biodiversity and Conservation*, 15(9), 3035–3043. <http://doi.org/10.1007/s10531-005-4877-z>
- Simberloff, D. (2003a). Confronting introduced species: A form of xenophobia? *Biological Invasions*, 5(3), 179–192. <http://doi.org/10.1023/A:1026164419010>
- Simberloff, D. (2003b). Eradication — preventing invasions at the outset. *Weed Science*, 51(2), 247–253. [http://doi.org/10.1614/0043-1745\(2003\)051](http://doi.org/10.1614/0043-1745(2003)051)
- Simberloff, D., Nuñez, M. A., Ledgard, N. J., Pauchard, A., Richardson, D. M., Sarasola, M., ... Ziller, S. R. (2010). Spread and impact of introduced conifers in South America: Lessons

- from other southern hemisphere regions. *Austral Ecology*, 35(5), 489–504.
<http://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2009.02058.x>
- Skovl, F. (2000). Potential Plant Distribution Mapping Based on Climatic Similarity Author. *Taxon*, 49(3), 503–515.
- Slobodkin, L. B. (2001). The good , the bad and the reified. *Evolutionary Ecology Research*, 3(1), 1–13.
- Soares, D. J., & Barreto, R. W. (2008). Fungal pathogens of the invasive riparian weed *Hedychium coronarium* from Brazil and their potential for biological control. *Fungal Diversity*, 28, 85–96.
- Soberón, J., & Nakamura, M. (2009). Niches and distributional areas: concepts, methods, and assumptions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106 Suppl , 19644–50. <http://doi.org/10.1073/pnas.0901637106>
- Soberón, J., & Peterson, a T. (2005). Interpretation of Models of Fundamental Ecological Niches and Species ' Distributional Areas. *Biodiversity Informatics*, 2, 1–10.
<http://doi.org/10.1093/wber/lhm022>
- Sobrinho, M., & Tabatinga, G. (2013). Reproductive phenological pattern of *Calotropis procera* (Apocynaceae), an invasive species in Brazil: annual in native areas; continuous in invaded areas of. *Acta Botanica ...*, 27(2), 456–459.
<http://doi.org/http://dx.doi.org/10.1590/S0102-33062013000200018>
- Somarriba, E., (1985). Árboles de guayaba (*Psidium guajava* L.) en pastizales. 1. Produccion de fruta y potencial de dispersión de semillas. *Turrialba* 35 (3).
- Stewart, G., Cox, E., Le Duc, M., Pakeman, R., Pullin, A., & Marrs, R. (2008). Control of *Pteridium aquilinum*: Meta-analysis of a multi-site study in the UK. *Annals of Botany*, 101(7), 957–970. <http://doi.org/10.1093/aob/mcn020>
- Stinson, K. a., Campbell, S. a., Powell, J. R., Wolfe, B. E., Callaway, R. M., Thelen, G. C., ... Klironomos, J. N. (2006). Invasive plant suppresses the growth of native tree seedlings by disrupting belowground mutualisms. *PLoS Biology*, 4(5), 727–731.
<http://doi.org/10.1371/journal.pbio.0040140>
- Stohlgren, T. J., & Schnase, J. L. (2006). Risk analysis for biological hazards: what we need to know about invasive species. *Risk analysis : an official publication of the Society for Risk Analysis*, 26(1), 163–73. <http://doi.org/10.1111/j.1539-6924.2006.00707.x>
- Stone, B., (1970). The flora of Guam. *Micronesica* 6, 454–455.
- Teskey, R. O., Gholz, H. L., & Cropper Jr, W. P. (1994). Influence of climate and fertilization on net photosynthesis of mature slash pine. *Tree physiology*, 14(11), 1215–27.
<http://doi.org/10.1093/treephys/14.11.1215>
- Thomas, S. M., & Moloney, K. a. (2012). Hierarchical factors impacting the distribution of an invasive species: landscape context and propagule pressure. *Landscape Ecology*, 28(1), 81–93. <http://doi.org/10.1007/s10980-012-9816-2>

- Thuiller, W., Richardson, D. M., Pysek, P., Midgley, G. F., Hughes, G. O., & Rouget, M. (2005). Niche-based modelling as a tool for predicting the risk of alien plant invasions at a global scale. *Global Change Biology*, (April), 2234–2250. <http://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2005.01018.x>
- Thuiller, W., Richardson, D. M., Rouget, M., Procheş, S., & Wilson, J. R. U. (2006). Interactions between environment, species traits, and human uses describe patterns of plant invasions. *Ecology*, 87(7), 1755–69. Recuperado de <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/16922325>
- Tokarnia C.H., Döbereiner J. & Peixoto P.V. (2000). *Plantas Tóxicas do Brasil*. Editora. Helianthus, Rio de Janeiro. 320p.
- Townsend Peterson, a., Papeş, M., & Eaton, M. (2007). Transferability and model evaluation in ecological niche modeling: a comparison of GARP and Maxent. *Ecography*, 30(4), 550–560. <http://doi.org/10.1111/j.2007.0906-7590.05102.x>
- Turchetto-Zolet, A. C., Cruz, F., Vendramin, G. G., Simon, M. F., Salgueiro, F., Margis-Pinheiro, M., & Margis, R. (2012). Large-scale phylogeography of the disjunct Neotropical tree species *Schizolobium parahyba* (Fabaceae-Caesalpinioideae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 65(1), 174–182. <http://doi.org/10.1016/j.ympev.2012.06.012>
- Valéry, L., Fritz, H., & Lefeuvre, J.-C. (2013). Another call for the end of invasion biology. *Oikos*, 122(8), 1143–1146. <http://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2013.00445.x>
- Valle, C. B. Do, Jank, L., & Resende, R. M. S. (2009). O melhoramento de forrageiras tropicais no Brasil. *Ceres*, 56(4), 460–472.
- Veldman, J. W., & Putz, F. E. (2010). Long-distance Dispersal of Invasive Grasses by Logging Vehicles in a Tropical Dry Forest. *Biotropica*, 42(6), 697–703. <http://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2010.00647.x>
- Verloove, F. (2005). Exotic grasses running wild: *Megathyrsus maximus* var. *pubiglumis* (Poaceae, Paniceae) – new to Spain. *Scripta Botanica Belgica*, 6127, 55–60.
- Verma, M. (2010). Butterfly Lilly (*Hedychium Coronarium* Koenig): an Endangered Medicinal Plant. *Plant Archives*, 10(2), 841–843. Recuperado de <http://plantarchives.org/papers/71.pdf>
- Voltolini, J. C., & Zanco, L. (2010). Densidade de plântulas e jovens de espécies nativas de Floresta Atlântica em áreas com e sem o pinheiro americano (*Pinus elliottii*). *Revista de Biociências*, 16(2), 102–108.
- Warren, D. L., & Seifert, S. N. (2010). Ecological niche modeling in Maxent: the importance of model complexity and the performance of model selection criteria. *Ecological Applications*, 21(2), 335–342. <http://doi.org/10.1890/10-1171.1>
- Weaver, J. E., Conway, T. M., & Fortin, M.-J. (2012). An invasive species' relationship with environmental variables changes across multiple spatial scales. *Landscape Ecology*, 27(9), 1351–1362. <http://doi.org/10.1007/s10980-012-9786-4>

- Weber, E., & Gut, D. (2004). Assessing the risk of potentially invasive plant species in central Europe. *Journal for Nature Conservation*, 12(3), 171–179.
<http://doi.org/10.1016/j.jnc.2004.04.002>
- Welk, E., Schubert, K., & Hoffmann, M. H. (2002). Present and potential distribution of invasive garlic mustard (*Alliaria petiolata*) in North America. *Diversity & Distributions*, 8(4), 219–233. <http://doi.org/10.1046/j.1472-4642.2002.00144.x>
- Wilcove, D. S., Rothstein, D., Dubow, J., Phillips, A., & Losos, E. (1998). Threats to Imperiled Quantifying Species in the United States. *BioScience*, 48(8), 607–615.
- Williams, D. G., & Baruch, Z. (2000a). African grass invasion in the Americas : ecosystem consequences and the role of ecophysiology. *Biological Invasions*, 2, 123–140.
- Williams, D. G., & Baruch, Z. (2000b). African grass invasion in the Americas: Ecosystem consequences and the role of ecophysiology. *Biological Invasions*, 2(2), 123–140.
<http://doi.org/10.1023/A:1010040524588>
- Woodward, F. I., Fogg, G. E., & Heber, U. (1990). The Impact of Low Temperatures in Controlling the Geographical Distribution of Plants [and Discussion]. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 326(1237), 585–593.
<http://doi.org/10.1098/rstb.1990.0033>
- Zanchetta, D. & Diniz, F.V. (2006) Estudo da contaminação biológica por *Pinus* spp. em três diferentes áreas na estação ecológica de Itirapina (SP, Brasil). *Revista do Instituto Florestal*, 18, 1-14.
- Zanchetta, D., & Diniz, F. V. (2006). Estudo da contaminação biológica por *Pinus* spp. em três diferentes áreas na estação ecológica de Itirapina (SP, Brasil). *Revista do Instituto Florestal*, 18, 1–14.
- Zenni, R. D., & Simberloff, D. (2013). Number of source populations as a potential driver of pine invasions in Brazil. *Biological Invasions*, 15(7), 1623–1639.
<http://doi.org/10.1007/s10530-012-0397-4>
- Zenni, R. D., & Ziller, S. R. (2011). An overview of invasive plants in Brazil. *Revista Brasileira de Botânica*, 34(3), 431–446.
- Zhu, L., Sun, O. J., Sang, W., Li, Z., & Ma, K. (2007). Predicting the spatial distribution of an invasive plant species (*Eupatorium adenophorum*) in China. *Landscape Ecology*, 22(8), 1143–1154. <http://doi.org/10.1007/s10980-007-9096-4>

Capítulo 1

Registros de ocorrência de dez espécies vegetais invasoras no
Estado de São Paulo

Resumo

Objetivo: Apresentar a coleta de dados e as características gerais e condições dos pontos de invasão do conjunto de espécies selecionado no estado de São Paulo.

Local: O limite geográfico do estado de São Paulo, compreendendo todos os tipos de vegetação.

Material e métodos: A coleta dos dados de ocorrência consistiu no registro de pontos de ausência e presença das espécies selecionadas e de características locais com relação ao ponto, como tipo de vegetação, estado de conservação, localização do ponto e tamanho da população invasora em unidades de conservação e adjacências do estado de São Paulo, selecionadas de acordo com o tipo de vegetação dominante e a localização da unidade. Os resultados apresentados consistem em histogramas categorizados pelas características dos pontos coletados e do sumário de invasão segundo os registros efetuados para cada espécie.

Resultados: No total foram amostrados 3627 pontos de ocorrência e 1208 pontos de ausência para todo o conjunto de espécies. A espécie com a maior proporção de pontos de presença foi *Urochloa decumbens* e espécie com o menor número de registros *Calotropis procera*. A maior parte das ocorrências de presença se deu em bordas de fragmentos e margens de rodovias. Em proporção, foram poucos os pontos de invasão registrados no interior de fragmentos naturais, quase sempre associados com áreas com evidências de perturbação.

Conclusões: As gramíneas africanas podem ser encontradas em praticamente todos os tipos de vegetação, incluindo o interior de fragmentos conservados de Cerrado, mas em florestas geralmente se concentram nas bordas ou áreas antropizadas. As formações florestais parecem ser mais resistentes à invasão, desde que se mantenham conservadas. Os atributos de estado de conservação e localização do ponto na paisagem parecem ser determinantes para a discriminação entre pontos de ausência e presença.

1. Introdução

Este capítulo apresenta uma análise descritiva do panorama de invasão pelas dez espécies alvo deste estudo em todo o estado de São Paulo, baseado, simplesmente, na quantificação e distribuição dos pontos de ocorrência dessas espécies. Os dados de ocorrência aqui apresentados serão utilizados nos capítulos 2 e 4 desta tese.

A obtenção de pontos de ocorrência das espécies alvo em todo o estado de São Paulo colocou-se, desde o início do projeto, como um grande desafio, já que esta informação, de forma sistematizada, em conjunto com informações sobre características dos pontos e com a precisão necessária, não estava disponível. Assim, planejar e realizar extensa campanha de coleta de dados foi a primeira etapa a ser cumprida na pesquisa.

2. Material e métodos

2.1. Regiões de estudo

O primeiro critério para a seleção dos locais de amostragem foi de que todos os tipos de vegetação do estado de São Paulo seriam visitados. O segundo critério foi de que em cada região seria priorizado o registro das espécies exóticas em unidades de conservação. A partir desses pontos focais, amostraríamos ao seu redor ambientes antropizados e fragmentos dispersos na paisagem, registrando também pontos de ocorrência das espécies ao longo das estradas e rodovias entre as regiões. Inicialmente, selecionamos 24 unidades de conservação. Recebemos autorização da Comissão Técnico-Científica (COTEC) do Instituto Florestal para atuar em 22 delas, sendo que as Unidades de conservação Ilha do Cardoso e Caverna do Diabo não responderam à solicitação de autorização para condução da pesquisa. Durante o levantamento na Unidade de Itapeva, também foram amostradas as Unidades de Itararé, Itapetininga, e Itaberá, não previstas inicialmente, totalizando 24 unidades de conservação amostradas (Tabela 1). Uma vez que as unidades de conservação no estado de São Paulo não são homoganeamente representativas de todas as regiões ecológicas do estado – a grande maioria das unidades de conservação se encontra na metade no sul do estado – incluímos na amostragem nove fragmentos grandes de vegetação nativa na porção norte/noroeste do estado, considerados prioritários para conservação. Esses fragmentos, situados nos municípios de Votuporanga, São João de Iracema, Turmalina, Palestina, Bebedouro, Pindorama, Taquaritinga, Matão e Sales, possibilitaram a distribuição bastante homogênea dos pontos focais de amostragem (Figura 11).

Figura 11 – Pontos focais da expedição de amostragem no estado de SP, compreendendo unidades de conservação e grandes fragmentos em propriedades privadas, categorizados pelo tipo de vegetação que representam.

Tabela 1 - Unidades de conservação selecionadas para amostragem dos pontos de ocorrência de espécies invasoras no estado de São Paulo.

Categoria de UC	Unidade	Área (ha)	Tipo de vegetação
Estação Ecológica	Caetetus	2178,84	Floresta Estacional Semidecidual
Estação Ecológica	Jataí	4532,18	Cerrado e Floresta Estacional Semidecidual
Estação Ecológica	Juréia-Itatins	79,24	Mangue e Floresta Ombrófila Densa
Estação Ecológica	Paulo de Faria	435,73	Floresta Estacional Semidecidual
Parque Estadual	Aguapeí	9043,97	Floresta Estacional Semidecidual
Parque Estadual	Caverna do Diabo	40219,66	Floresta Ombrófila Densa
Parque Estadual	Campos do Jordão	8341,00	Floresta Ombrófila Mista
Parque Estadual	Cantareira	7900,00	Floresta Ombrófila Densa
Parque Estadual	Furnas de Bom Jesus	2069,06	Cerrado e Floresta Estacional Semidecidual
Parque Estadual	Ilha do Cardoso	22550,00	Restinga e Floresta Ombrófila Densa
Parque Estadual	Intervales	41987,81	Floresta Ombrófila Densa e Floresta Estacional Semidecidual
Parque Estadual	Juquery	1927,70	Cerrado
Parque Estadual	Morro do Diabo	33845,33	Floresta Ombrófila Densa
Parque Estadual	Serra do Mar - Caraguatatuba	50000,00	Floresta Ombrófila Densa
Parque Estadual	Serra do Mar - Curucutu	12029,00	Floresta Ombrófila Densa
Parque Estadual	Serra do Mar - Picinguaba	47500,00	Floresta Ombrófila Densa, Mangue
Parque Estadual	Serra do Mar - Santa Virgínia	17500,00	Floresta Ombrófila Densa

Categoria de UC	Unidade	Área (ha)	Tipo de vegetação
Parque Estadual	Serra do Mar - São Sebastião	30000,00	Floresta Ombrófila Densa
Parque Estadual	Vassununga	1732,14	Floresta Estacional Semidecidual e Cerrado
Estação Ecológica	Assis	1760,64	Cerrado
Estação Ecológica	Itapeva	106,77	Cerrado
Estação Ecológica	Itirapina	2300,00	Cerrado
Estação Ecológica	Mogi-Guaçu	980,71	Floresta Estacional Semidecidual
Estação Ecológica	Sta Bárbara	2712,00	Cerrado

No entanto, apesar do esforço em balancear o esforço amostral entre as regiões ecológicas, isso nem sempre foi possível quanto ao número de pontos representando cada região, devido 1) à diferença natural na extensão das áreas ocupadas por cada formação vegetal e 2) às carências de áreas protegidas no estado de São Paulo para alguns tipos de vegetação, como a Floresta Estacional Decidual ou a Restinga. Mesmo para as fisionomias melhor representadas em áreas protegidas, como Cerrado s.s., Floresta Estacional Semidecidual e Floresta Ombrófila Densa, garantir o mesmo esforço amostral para o conjunto total de pontos não foi possível dada a desproporção entre as áreas ocupadas pelos diferentes tipos de vegetação e o tamanho também variável das unidades de conservação. As unidades de conservação com fisionomias de Cerrado, por exemplo, são geralmente menores que as de Floresta Estacional Semidecidual e de Floresta Ombrófila Densa. Em outro exemplo, os pontos registrados em campo úmido corresponderam a 1,18% do total de pontos amostrados, enquanto 28,69% dos pontos estavam em região de Floresta Ombrófila Densa. A Floresta Estacional Semidecidual (26,33% dos pontos) foi amostrada cerca de cinco vezes mais que o Campo Cerrado (5,11%) e cerca de uma vez e meia em relação ao Cerrado s.s.

Assim, os registros de invasão em números absolutos não podem ser comparados entre os tipos de vegetação, requerendo padronização para certas análises. A comparação de proporções de pontos entre espécies, ambientes, tipos de vegetação, etc. foi a solução encontrada nesses casos.

2.2. Coleta de dados

A coleta de dados se estendeu por cerca de 8000 km, que foram percorridos em dezoito meses, envolvendo muitos esforços, recursos, pessoas, e proporcionando interessantes descobertas. A aquisição dos dados de ocorrência teve início em março de 2012 e se estendeu até setembro de 2013, com um total de 12 expedições que cobriram todo o estado de SP. A coleta das informações consistiu basicamente em percorrer as unidades de conservação e fragmentos próximos a essas unidades. Adicionalmente, registramos pontos durante o deslocamento entre as unidades amostrais, em fragmentos de ecossistemas naturais ou em áreas antropizadas, evitando grandes aglomerados urbanos. Registramos a ocorrência ou ausência de cada uma das espécies invasoras por meio de um GPS de alta precisão Garmin modelo OREGON 550, descrevendo as características da população invasora e classificando a vegetação natural local, o estado de conservação do ecossistema e a localização do ponto na paisagem.

Os atributos coletados que foram utilizados nos modelos de distribuição em micro escala são apresentados na Tabela 2. Todas as variáveis qualitativas registradas foram classificadas pelo mesmo observador, de modo a diminuir o grau de subjetividade ou erro no enquadramento das classes de cada variável. Para a variável características da população invasora as classes foram definidas de forma a se estimar qualitativamente o tamanho da população, de indivíduos

isolados a populações densas. O enquadramento das classes dependia da espécie a ser avaliada e do hábito. No caso das gramíneas africanas, *Pteridium arachnoideum*, *Hedychium coronarium* e *Calotropis procera* a população foi estimada com base na área ocupada. Já para as demais espécies, com base na estimativa do número de indivíduos que ocorriam no ponto amostrado.

Para o tipo de vegetação utilizamos a classificação do IBGE (2012) para “Floresta Ombrófila Densa”, “Floresta Ombrófila Mista”, “Floresta Estacional Semidecidual”, “Floresta Estacional Decidual”. Para os ecossistemas savânicos adaptamos a classificação do IBGE (2012) tendo como base a classificação de Ribeiro e Walter (2008). Deste modo classificamos de “Cerradão” a Savana Florestada e de “Cerrado stricto sensu” (Cerrado Típico) e “Cerrado Denso” a Savana Arborizada. Para Savana Gramíneo-Lenhosa as classificações de “Campo cerrado” (Campo Limpo) e para pontos sob influência de corpos hídricos ou afloramento de lençol freático, classificamos a Savana-Estépica como “Campo Úmido”, as vegetações ciliares como “Mata Galeria” e as formações pioneiras com influência fluvial (terrenos aluvionais) como “Várzeas”. Para os ecossistemas da Restinga utilizamos a classificação de “Restinga Fechada” para a Restinga Arbustiva e de “Restinga Aberta” para a Restinga Herbácea. Em pontos de contato entre tipos de vegetação classificamos os pontos como ecótonos (mistura florística entre tipos de vegetação).

A variável estado de conservação foi categorizada de modo a se tentar capturar de forma indireta a intensidade e a ocorrência de distúrbios, sejam eles naturais ou antrópicos. Desta forma consideramos como “vegetação primária” os fragmentos com grande diversidade de espécies, no caso de florestas, com estratos formados e dossel contínuo e ausência de impactos e/ou presença antrópica. Consideramos como “vegetação nativa degradada” aqueles fragmentos que sofreram alguma forma de intervenção antrópica ou distúrbio e que alteraram de forma severa sua estrutura. Consideramos como “vegetação nativa em regeneração” aqueles fragmentos que após algum distúrbio ou intervenção antrópica encontrava-se entre o estágio inicial e avançado de regeneração. Por fim, consideramos “antropizados” aqueles fragmentos em que a estrutura foi severamente prejudicada e a intervenção/presença antrópica fosse frequente.

A variável localização da espécie foi categorizada de forma que fosse possível relacionar a influência da localização na paisagem em que o ponto estava sendo avaliado. Os pontos foram categorizados como “borda de fragmento” quando estivessem na transição entre matriz e fragmento ou quando estivessem a menos de 50 m da borda do fragmento. A partir de 50 m da borda sentido interior do fragmento, os pontos foram classificados como “interior de fragmento”. Em pontos de borda de fragmento onde a borda fosse delimitada por rodovia, estradas ou ruas, pavimentadas ou não, os pontos foram classificados como de “margem de rodovia”. Os pontos localizados em áreas sob influência de corpos hídricos, sejam na borda de fragmentos ou em margem de rodovias, foram classificados como “zona ripária”.

Estabelecemos quatro critérios para orientar o registro dos pontos de ocorrência: (1) o ponto a ser registrado deveria estar distante pelo menos 100 m do registro de outro ponto de invasão pela mesma espécie; (2) seriam registradas todas as espécies não nativas no caso de múltiplas espécies ocorrerem em um mesmo ponto; (3) pontos de ausência só foram registrados quando o ponto a ser marcado estivesse distante pelo menos 100 m do ponto de ocorrência mais próximo, (4) não foram registrados os pontos de ocorrência das espécies quando tivessem sido plantadas (alinhamento evidente ou comunicação pessoal). Em função dos objetivos específicos, das análises desenvolvidas e de limitações de ordem prática, determinamos que não havia necessidade de se coletar todos os pontos de ausência observados. Portanto, estes pontos

foram tomados quando julgávamos conveniente de forma a capturar mudanças no gradiente ambiental ou com relação às variáveis de posição da paisagem ou estado de conservação ou em função do tempo e distância entre o último ponto de ausência registrado.

Tabela 2 - Atributos e classes utilizados na classificação dos pontos de ocorrência das espécies não nativas no Estado de São Paulo.

Atributo	Classes
Características da população invasora	<ul style="list-style-type: none"> • densa (cobertura pela espécie maciça ou predominante) • dispersa (compartilhamento equilibrado do território com outras espécies) • isolada (indivíduos esparsos em vegetação dominada por outras espécies)
Classificação da vegetação	<ul style="list-style-type: none"> • Floresta Ombrófila Densa • Floresta Ombrófila Mista • Floresta Estacional Semidecidual • Floresta Estacional Decidual • Ecótono (indicando os tipos) • Campo úmido • Campo cerrado • Cerrado <i>stricto sensu</i> • Cerrado denso • Cerradão • Mata Galeria • Restinga Aberta • Restinga Fechada • Várzea
Estado de conservação	<ul style="list-style-type: none"> • área antropizada • vegetação nativa degradada • vegetação nativa em regeneração • vegetação nativa primária
Localização das espécies	<ul style="list-style-type: none"> • margem de rodovia • zona ripária • borda de fragmento • interior de fragmento

3. Resultados e discussão

No total, foram amostrados 3627 pontos de presença e 1208 pontos de ausência das espécies alvo do estudo. A proporção dos pontos de registro de cada espécie em relação ao conjunto total de pontos, em ordem decrescente, foi como segue: *Urochloa decumbens* (32,34%); *Megathyrsus maximus* (15,19%); *Melinis minutiflora* (12,63%); *Pinus elliottii* (11,25%); *Pteridium arachnoideum* (9,18%); *Hedychium coronarium* (7,36%); *Schizolobium parahyba* (5,16%); *Psidium guajava* (3,53%); *Leucaena leucocephala* (2,95%) e *Calotropis procera* (0,41%). O maior número de ocorrências, independentemente da espécie, localizava-se em bordas de fragmento e margens de rodovias, com menor frequência no interior de fragmentos (Figura 12).

Figura 12 – Pontos de ocorrência por espécie, categorizados pela localização na paisagem.

Em termos de estado de conservação do ecossistema (Figura 13), na maioria das vezes os pontos foram registrados em áreas antropizadas e em áreas classificadas como conservadas, destacando-se que a amostragem foi direcionada para unidades de conservação. A única espécie que teve maior número de registros em áreas conservadas do que em áreas perturbadas foi *Schizolobium parahyba*. A espécie foi registrada com frequência no litoral paulista, região onde é nativa.

Figura 13 – Pontos de ocorrência por espécie, categorizados pelo estado de conservação do ecossistema no local.

Para cada uma das espécies, é apresentado a seguir um panorama de todos os registros de invasão efetuados, nos diferentes tipos de vegetação, estados de conservação do ecossistema, posição na paisagem e relacionados às características da população invasora.

Braquiária - *Urochloa decumbens* (Stapf) RD Webster (1173 registros)

Figura 14 - Registros dos pontos de ocorrência de *U. decumbens* no estado de SP, categorizados pela localização da espécie na paisagem.

U. decumbens ocorre em todas as regiões do estado de São Paulo (Figura 14). Quando avistada, geralmente ocorre em alta densidade, principalmente em áreas antropizadas. Contudo, a espécie também esteve presente em alta densidade em áreas com a vegetação nativa em regeneração ou em vegetação primária (Figura 15). *U. decumbens* foi registrada em praticamente todas as regiões ecológicas, principalmente em bordas de fragmentos (Figura 16). No interior de fragmentos primários a espécie é mais frequente nas fisionomias abertas do cerrado, principalmente no cerrado *stricto sensu*. A espécie também foi registrada frequentemente em áreas naturais de cerradão e floresta estacional semidecidual, porém, nesses casos, quase sempre limitada às bordas dos fragmentos.

Figura 15 – Pontos de ocorrência de *U. decumbens* no estado de São Paulo, categorizados pela localização, densidade da população e estado de conservação do ecossistema.

Figura 16 - Pontos de ocorrência de *U. decumbens* no estado de São Paulo, categorizados pela localização e estado de conservação dentro de cada tipo de vegetação.

Capim gordura – *Melinis minutiflora* P. Beauv. (458 registros)

Figura 17 - Registros dos pontos de ocorrência de *M. minutiflora* no estado de SP, categorizados pela localização da espécie na paisagem.

No total, registramos 458 pontos de ocorrência de *M. minutiflora* no estado de São Paulo (Figura 17). A espécie é encontrada com mais frequência na forma de população dispersa e na borda de fragmentos e margens de rodovias (Figura 18). Ao considerarmos apenas os fragmentos conservados, observamos que a espécie ocorre com mais frequência em fisionomias de cerrado s.s., tanto no interior quanto na borda dos fragmentos. Para os demais tipos de vegetação, a espécie ocorre quase que exclusivamente na borda dos fragmentos e na forma de indivíduos isolados ou população dispersa. *M. minutiflora* é uma das poucas espécies que registramos com capacidade para se estabelecer na restinga aberta (Figura 19).

Figura 18 – Pontos de ocorrência de *M. minutiflora* no estado de São Paulo, categorizados pela localização na paisagem, densidade da população e estado de conservação do ecossistema no local.

Figura 19 - Pontos de ocorrência de *M. minutiflora* no estado de São Paulo, categorizados pela localização na paisagem, e estado de conservação dentro de cada tipo de vegetação.

Capim colonião - *Megathyrsus maximus* (Jacq.) B.K. Simon & S.W.L. Jacobs (551 registros)

Figura 20 - Registros dos pontos de ocorrência de *M. maximus* no estado de SP, categorizados pela localização da espécie na paisagem.

Registramos 551 pontos de ocorrência de *M. maximus* no estado de São Paulo (Figura 20). A espécie foi quase sempre encontrada na borda de fragmentos, como população dispersa ou população densa (Figura 21), em praticamente todos os tipos de vegetação. Mesmo em ambientes antropizados ou degradados, foram poucas as ocorrências no interior de fragmentos. Em áreas de vegetação primária, a espécie é encontrada na borda de fragmentos de cerrado, mas com uma frequência maior na borda de fragmentos de floresta estacional semidecidual (Figura 22).

Figura 21 – Pontos de ocorrência de *M. maximus* no estado de São Paulo, categorizados pela localização na paisagem, densidade da população e estado de conservação do ecossistema no local.

Figura 22 - Pontos de ocorrência de *M. maximus* no estado de São Paulo categorizados pela localização na paisagem e estado de conservação dentro de cada tipo de vegetação.

Considerações sobre os registros das gramíneas africanas

Quando uma das gramíneas africanas era avistada durante as coletas, a probabilidade de que uma outra ou mesmo as três espécies de gramíneas fossem avistadas no mesmo local era muito alta. Aparentemente, condições ambientais similares favorecem o estabelecimento destas espécies. No entanto, no Cerrado, de forma geral, principalmente no interior dos fragmentos, a ocorrência de *M. maximus* é muito mais restrita do que para *U. decumbens* e *M. minutiflora*. Esta última, por sua vez, é mais frequente do que *U. decumbens* no interior de fragmentos de cerrado, quase sempre como população formada por indivíduos isolados (pequenas manchas de capim gordura dispersas na vegetação nativa). Em locais onde a ocorrência de distúrbios é frequente, *U. decumbens* aparece adaptar-se melhor do que *M. minutiflora*.

O único local visitado livre de invasão por gramíneas africanas foi o Parque Estadual de Campos do Jordão. Historicamente, não existiu uma cultura de introdução dessas espécies nessa região. Entretanto, na vizinhança da UC, registramos uma pequena área de pastagem formada com *M. minutiflora* e *U. decumbens*, mas não observamos pontos de invasão fora da propriedade.

Segundo o proprietário, *M. minutiflora* e *U. decumbens* foram introduzidas, mas somente a primeira se adaptou bem à região. Cabe ressaltar que ambas as espécies são suscetíveis a geadas e, naturalmente, teriam dificuldades para se estabelecer nessa região ecológica, fato que foi observado para os modelos de nicho desenvolvidos no capítulo 3.

Em fragmentos florestais mais fechados, mesmo quando imersos em matrizes dominadas por gramíneas africanas (pastagens), avistamos estas espécies apenas na borda e quase nunca no interior dos fragmentos. Em raros casos durante a expedição, como no Parque Estadual de Furnas do Bom Jesus, as gramíneas dominantes eram outras que não as três estudadas, como o braquiário *Urochloa brizantha*, o capim jaraguá (*Hyparrhenia rufa*) e, principalmente, o capim elefante (*Pennisetum purpureum*). Relatos dos gestores e técnicos desta unidade reconstituem como o capim elefante foi capaz de deslocar o colônio de boa parte das áreas onde esta espécie era antes abundante.

Em alguns locais onde ocorrem as fisionomias mais abertas do Cerrado, encontramos as gramíneas africanas *U. decumbens* e *M. minutiflora* cobrindo praticamente todo o terreno, como observado nas estações ecológicas de Itirapina e Mogi Guaçu, mesmo em distâncias maiores que 100 metros da borda do fragmento. Contudo, existem áreas de campo cerrado livres de invasão, vizinhas das áreas invadidas por gramíneas exóticas. Esta observação ressalta a importância de eventos de distúrbio para o estabelecimento destas gramíneas invasoras. No Parque Estadual de Juquery, em áreas livres de revolvimento de terra e sem fogo frequente, não avistamos pontos de invasão por gramíneas africanas. Já nas áreas com maior intensidade de distúrbios, a ocorrência de *U. decumbens* e, principalmente, de *M. minutiflora* era observada em praticamente todos os locais.

Pinus – *Pinus elliottii* Engelm. var. *elliottii* (407 registros)

Figura 23 - Registros dos pontos de ocorrência de *P. elliottii* var. *elliottii* no estado de SP, categorizados pela localização da espécie na paisagem.

Registramos invasão por *P. elliottii* apenas na metade sul do estado de São Paulo (Figura 23). A espécie é encontrada mais frequentemente como indivíduos isolados e população dispersa, localizada tanto na borda como no interior dos fragmentos (Figura 24). Os pontos de ocorrência registrados, em grande parte, localizavam-se em fragmentos de vegetação primária, sendo a maior frequência de ocorrências em fragmentos conservados de campo cerrado e cerrado *stricto sensu* (Figura 25). Em áreas antropizadas, a espécie também é encontrada com frequência nos domínios da floresta estacional semidecidual e na floresta ombrófila densa.

Figura 24 – Pontos de ocorrência de *P. elliottii* no estado de São Paulo, categorizados pela localização na paisagem, densidade da população e estado de conservação do ecossistema no local.

Figura 25 - Pontos de ocorrência de *P. elliottii* no estado de São Paulo, categorizados pela localização e estado de conservação dentro de cada tipo de vegetação.

Considerações sobre a invasão por *P. elliottii*.

Os pontos de invasão por *P. elliottii* foram amostrados com grande frequência agregados, com muitos pontos próximos um dos outros e amplos espaços entre esses grupos de pontos. Esta observação nos leva a hipotetizar que, apesar das características das sementes, que permitem dispersão por grandes distâncias (Marcel Rejmánek & Richardson, 1996), a sua distribuição no estado parece ser altamente dependente de áreas cultivadas com a espécie, que atuam como fontes de propágulos. Nas regiões noroeste do estado e Pontal do Paranapanema, por exemplo, onde o plantio desta espécie não é comum, avistamos poucos pontos de invasão. Já onde o cultivo da espécie é intensivo, como nas regiões de Itapeva, Itapetininga, Itararé, Angatuba e Luís Antônio, é possível encontrar diversos pontos de invasão por *P. elliottii* em praticamente todo o gradiente ambiental, embora as populações estejam concentradas em terrenos mais úmidos ou próximos das zonas ripárias.

Samambaia - *Pteridium arachnoideum* (Kaulf.) Maxon (332 ocorrências)

Figura 26 - Registros dos pontos de ocorrência de *P. arachnoideum* no estado de SP, categorizados pela localização da espécie na paisagem.

Registramos 332 pontos de ocorrência de *P. arachnoideum* no estado de São Paulo (Figura 26). Mais de 66% dos pontos ocorre fora de áreas consideradas de vegetação primária. Em áreas antropizadas, a grande maioria dos registros correspondeu a indivíduos isolados, principalmente nas áreas de borda dos fragmentos (Figura 27). A maior parte dos pontos de ocorrência em áreas de vegetação primária ocorreu em regiões de cerrado. Contudo, a espécie parece não encontrar muitos problemas para se estabelecer em ecossistemas florestais, estruturalmente mais fechados (Figura 28). Registramos mais de 70 pontos dentro de fragmentos em regiões de Floresta Ombrófila Densa, embora na maioria desses pontos se tratasse de floresta em regeneração ou degradada.

Uma observação importante com relação aos pontos de invasão por *P. arachnoideum* é que, segundo relato dos funcionários, as manchas de invasão parecem estar diminuindo, como no caso do Parque Estadual do Morro do Diabo, e já desapareceram de algumas áreas anteriormente invadidas, como no Parque Estadual de Furnas do Bom Jesus. Na Estação Ecológica de Assis, esta reversão natural da invasão também vem ocorrendo, tendo sido quantificada por Pinheiro e Durigan (2009) e o processo em nível de comunidade estudado por Guerin e Durigan (2015).

Figura 27– Pontos de ocorrência de *P. arachnoideum* no estado de São Paulo, categorizados pela localização na paisagem, densidade da população e estado de conservação do ecossistema no local.

Figura 28- Pontos de ocorrência de *P. arachnoideum* no estado de São Paulo, categorizados pela localização e estado de conservação dentro de cada tipo de vegetação.

Lírio do Brejo - *Hedychium coronarium* J. Koenig (267 ocorrências)

Figura 29 - Registros dos pontos de ocorrência de *H. coronarium* no estado de SP, categorizados pela localização da espécie na paisagem.

Foram 267 registros de ocorrência de *H. coronarium* no estado de São Paulo (Figura 29). A espécie parece ser intimamente relacionada com a disponibilidade de umidade e com o estado de conservação do ecossistema. Na região central e norte do estado, a espécie ocorre quase sempre associada a zonas ripárias ou áreas de várzea. Um grande número de ocorrências foi registrado em áreas antropizadas (33% do total) e em margens de rodovias. Entretanto, 41% dos pontos foram registrados em fragmentos de vegetação primária (Figura 30).

Nas regiões de clima mais seco, como nas áreas de domínio de Cerrado, a espécie ocorre quase sempre associada às áreas de várzea e margens de rodovia. Na porção sul e no litoral do estado, em regiões de Floresta Ombrófila, a espécie pode ser encontrada em virtualmente todas as áreas antropizadas, substituindo *U. decumbens* nas bordas de rodovia, mesmo em áreas muito distantes de corpos hídricos (Figura 31).

Há regiões extensas em que a ocorrência de *H. coronarium* é muito rara, como o Pontal do Paranapanema e o noroeste do Estado, sendo que os próprios gestores e funcionários das UCs não sabiam informar se esta espécie realmente ocorria na região.

Na unidade P.E. Furnas do Bom Jesus nos foi relatado que um experimento de controle de *H. coronarium* com pastoreio por gado foi bem sucedido em eliminar vários núcleos de invasão por esta espécie na unidade. Ao longo da amostragem em todo o estado, pudemos observar que a presença e densidade de *H. coronarium* parece ser suprimida na presença da taboa (*Typha domingensis*) nas áreas de várzea.

Figura 30– Pontos de ocorrência de *H. coronarium* no estado de São Paulo, categorizados pela localização na paisagem, densidade da população e estado de conservação do ecossistema no local.

Figura 31 - Pontos de ocorrência de *H. coronarium* no estado de São Paulo, categorizados pela localização na paisagem e estado de conservação dentro de cada tipo de vegetação.

Leucena - *Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit (107 ocorrências)

Figura 32- Registros dos pontos de ocorrência de *L. leucocephala* no estado de SP, categorizados pela localização da espécie na paisagem.

Registramos 107 ocorrências de *L. leucocephala* (Figura 32) no estado de SP. Aparentemente, *L. leucocephala* pode ocorrer em toda a área do estado, mas quase sempre restrita a áreas urbanizadas e margens de rodovias (Figura 33), estando os pontos de ocorrência majoritariamente localizados em margens de rodovias (84% do total), na categoria de áreas antropizadas (77% do total). Apenas cinco ocorrências foram registradas em áreas consideradas conservadas e todas elas localizadas na borda dos fragmentos. Mesmo em fisionomias mais abertas, como no cerrado s.s. (Figura 34), registramos apenas três ocorrências no interior de fragmentos, uma em área degradada e duas em vegetação em regeneração, indicando que a espécie possui dificuldades para adentrar fragmentos naturais conservados. Também não foi comum registrarmos a espécie como população densa, com apenas seis registros de ocorrência nessa situação. As formas predominantes de ocorrência de leucena foram como indivíduos isolados (57% do total) e população dispersa (38% do total).

Figura 33 – Pontos de ocorrência de *L. leucocephala* no estado de São Paulo, categorizados pela localização na paisagem, densidade da população e estado de conservação do ecossistema no local.

Figura 34 - Pontos de ocorrência de *L. leucocephala* no estado de São Paulo, categorizados pela localização na paisagem e estado de conservação dentro de cada tipo de vegetação.

Goiabeira - *Psidium guajava* L. (128 pontos)

Figura 35 - Registros dos pontos de ocorrência de *P. guajava* no estado de SP, categorizados pela localização da espécie na paisagem.

Apesar do pequeno número de registros, com 128 pontos de ocorrência, *P. guajava* aparenta ser uma das espécies exóticas com a distribuição mais homogênea no estado (Figura 35). A espécie quase sempre ocorre na forma de indivíduos isolados (82 % total dos registros), sendo que em somente duas ocasiões a espécie foi encontrada em alta densidade. Encontramos a espécie de forma recorrente em áreas com vegetação nativa em regeneração natural (21% do total de pontos), áreas degradadas (8% do total) e áreas antropizadas (41% do total), sugerindo uma relação estreita entre sua presença e eventuais distúrbios naturais ou antrópicos (Figura 36). Mesmo para as ocorrências em áreas naturais (30% do total), a maioria dos registros estava em antigos assentamentos ou áreas de cultivo abandonadas, como nas áreas mais conservadas e isoladas de Barra do Ribeira, em Iguape, e na praia do Rio Verde. Em decorrência da homogeneidade espacial, registramos a espécie em praticamente todas as regiões ecológicas (Figura 37), em ecossistemas em todos os estados de conservação e nas mais variadas posições na paisagem. Relatos indicam que, embora a espécie ocorra em áreas naturais hoje conservadas, não se observa aumento populacional da espécie para os arredores do ponto inicial de ocorrência.

Figura 36 – Pontos de ocorrência de *P. guajava* no estado de São Paulo, categorizados pela localização na paisagem, densidade da população e estado de conservação do ecossistema no local.

Figura 37 - Pontos de ocorrência de *P. guajava* no estado de São Paulo, categorizados pela localização na paisagem e estado de conservação dentro de cada tipo de vegetação.

Algodão de Seda - *Calotropis procera* (Aiton) R. Br. (14 pontos)

Figura 38- Registros dos pontos de ocorrência de *C. procera* no estado de SP, categorizados pela localização da espécie na paisagem.

C. procera parece ser uma espécie com distribuição bem limitada no estado de São Paulo (Figura 38), com apenas 14 pontos, todos registrados na porção noroeste do estado. Dos 14 pontos de ocorrência, 10 foram localizados em margens de rodovias adjacentes a pastagens e quatro deles estavam localizados em bordas de fragmentos (Figura 39). Os registros ficaram limitados à região ecológica da Floresta Estacional Semidecidual, com apenas um registro em borda de fragmento considerado conservado (Figura 40).

Figura 39– Pontos de ocorrência de *C. procera* no estado de São Paulo, categorizados pela localização na paisagem, densidade da população e estado de conservação do ecossistema no local.

Figura 40- Pontos de ocorrência de *C. procera* no estado de São Paulo, categorizados pela localização na paisagem e estado de conservação dentro de cada tipo de vegetação.

Guapuruvu - *Schizolobium parahyba* (Vell.)S.F. Blake (187 registros)

Figura 41 - Registros dos pontos de ocorrência de *S. parahyba* no estado de SP, categorizados pela localização da espécie na paisagem.

Registramos 187 pontos de ocorrência de *S. parahyba* no estado de São Paulo, a grande maioria dos registros em regiões onde a espécie é nativa (Figura 41). A espécie pode ser encontrada em grande amplitude de condições. Fora das áreas de ocorrência natural, *S. parahyba* ocorre com frequência em margens de rodovias ou em bordas de fragmentos (Figura 42). Em áreas naturais, a espécie também é encontrada na borda do fragmento, mas é observada com frequência maior no interior de fragmentos, como população dispersa ou indivíduos isolados. Fora da área de ocorrência natural, a Floresta Estacional Semidecidual foi o tipo de vegetação onde a espécie foi mais avistada, destacando-se que a espécie praticamente não ocorre no cerrado (Figura 43).

A simples presença de *S. parahyba* nas áreas adjacentes de fragmentos florestais parece não assegurar o processo de invasão dos fragmentos vizinhos em determinadas regiões. No noroeste do estado, por exemplo, era possível observar indivíduos de *S. parahyba* plantados e nenhum ponto de invasão nos fragmentos próximos. Porém, Abreu et al. (2013), relatam 23 pontos de invasão de fragmentos de Floresta Estacional Semidecidual pelo guapuruvu. Em sua região de ocorrência natural, ao longo da costa, é possível percorrer grandes distâncias sem observar nenhum indivíduo. Trabalhadores de campo, assistentes e gestores de áreas protegidas nessa região relatam que a espécie parece estar sofrendo com algum tipo de evento climático, sendo reportado que muito indivíduos morreram nas regiões de ocorrência natural nos últimos cinco anos.

Figura 42 – Pontos de ocorrência de *S. parahyba* no estado de São Paulo, categorizados pela localização na paisagem, densidade da população e estado de conservação do ecossistema no local.

Figura 43- Pontos de ocorrência de *S. parahyba* no estado de São Paulo, categorizados pela localização na paisagem e estado de conservação dentro de cada tipo de vegetação.

4. Considerações finais

Todos os resultados apresentados sobre a distribuição dos pontos de ocorrência das espécies estudadas devem ser avaliados considerando o esforço amostral diferenciado, tanto com relação aos tipos de vegetação, quanto em relação ao estado de conservação do ecossistema e posição na paisagem. Foram amostradas com muito menos frequência áreas em regeneração e zonas ripárias, em comparação com áreas antropizadas ou conservadas, por exemplo. Mas os resultados demonstram que existe uma grande variação entre espécies para alguns aspectos da invasão, como o tipo de vegetação em que ocorre, a frequência com que ocorre em populações densas (quase sempre para as gramíneas, raramente para a goiabeira), a preferência por zonas ripárias (para o lírio do brejo e *Pinus*) ou a preferência por regiões mais quentes e secas (*Calotropis*). Mas chama a atenção o fato de que para parte dessas espécies reportadas como invasoras foram raros ou nulos os registros de ocorrência no interior de fragmentos naturais não perturbados e de formação de populações maciças. Destacam-se, nestes casos, *Calotropis procera*, *Psidium guajava*, *Leucaena leucocephala* e *Schizolobium parahyba*. A ameaça que oferecem, portanto, aos ecossistemas naturais parece ser muito pequena. Outras espécies

formam populações densas, invadindo, efetivamente, áreas naturais em alguns tipos de vegetação, mas ocupando apenas áreas antropizadas ou bordas de fragmentos em outros tipos de vegetação, como é o caso das gramíneas. Regra geral, as espécies exóticas estudadas tendem a ocupar áreas antropizadas ou, quando muito, bordas de fragmentos.

Dentre os tipos vegetacionais avaliados, apesar do cerrado ser considerado um habitat hostil para as espécies vegetais não adaptadas à longa estação seca e aos solos pobres e ácidos, este ecossistema se torna extremamente suscetível à invasão no caso de espécies que possuem adaptações para estas condições ambientais adversas. Além das gramíneas invasoras, destacamos a presença de *Pinus elliottii* na forma de indivíduos isolados ou população dispersa presente no interior de fragmentos conservados. Em ecossistemas florestais, a única espécie que pode ser detectada no interior de grandes fragmentos conservados é o lírio do brejo e, geralmente, sua presença está associada a algum evento de distúrbio (como incêndios) ou histórico de uso da área (antigos assentamentos).

No entanto, durante o processo de coleta de dados, outras espécies não nativas nos chamaram a atenção e são consideradas problemáticas de forma mais isolada pelos gestores de algumas unidades de conservação. No parque estadual da Serra do Mar, por exemplo, a banana flor – *Musa rosacea* Jacq. e uma espécie de Pteridophyta do gênero *Dicranopteris* foram relatadas como alvo de preocupação recente por seus gestores. No parque estadual de Furnas do Bom Jesus, a gramínea africana mais problemática foi o capim Napier - *Pennisetum purpureum*, Schum, dominando áreas extensas e deslocando os núcleos invasão de *Uruchloa decumbens* e *Hedychium coronarium*.

No cerrado, apesar do grande número de ocorrências de invasão, ainda assim, avistamos muitos casos de fragmentos de cerrado vizinhos a matrizes de pastagem e o padrão geralmente observado era de predomínio das gramíneas exóticas em área de borda e ausência no interior dos fragmentos conservados. A exceção mais recorrente fica por conta de *Melinis minutiflora*, que pode ser encontrada frequentemente em pequenos núcleos de invasão no interior de fragmentos de cerrado, mesmo em locais distantes da borda. O tempo desde a introdução no Brasil – bem mais longo para *M. minutiflora* do que para a braquiária – pode indicar que a expansão da invasão por *U. decumbens* para todo o ecossistema é apenas questão de tempo.

Identificamos que o fator humano é um dos principais responsáveis pela presença de espécies invasoras no interior de unidades de conservação. Deste modo, se faz-se necessária maior fiscalização e a remoção de pessoas que vivem dentro dos limites das unidades, em especial nas áreas classificadas como zona primitiva ou zona intangível. Trabalhos de conscientização e projetos que promovam visitas e incluam a comunidade de entorno em atividades e em sintonia com a unidade de conservação podem contribuir para a conservação e para prevenção de novas invasões nas unidades de conservação.

Por conta da grande variedade nas condições e características registradas para as ocorrências de invasão, a ampla variação de comportamentos impede generalizações, indicando que decisões de manejo têm de ser tomadas para cada espécie.

5. Referências Bibliográficas

Ribeiro, J.F. & Walter, B.M.T. (2008). As principais fitofisionomias do Bioma Cerrado. In Cerrado: ecologia e flora (S.M. Sano, S.P. Almeida & J.F. Ribeiro, eds.). Embrapa Cerrados, Planaltina. p.151 -212.

IBGE – Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. (2012). Manual técnico da vegetação brasileira. Série Manuais Técnicos em Geociências., Rio de Janeiro. 271p.

Capítulo 2

Caracterização da resistência de diferentes tipos de vegetação à
invasão por um conjunto de espécies vegetais no estado de São
Paulo

Resumo

Objetivo: Investigar a ampla ocorrência de dez espécies de plantas invasoras em diferentes tipos de vegetação do estado de São Paulo, de forma a avaliar comparativamente a invasibilidade entre os tipos de vegetação e a influência de distúrbios e da fonte de propágulos na modulação da invasibilidade.

Local: O limite geográfico do estado de São Paulo, compreendendo todos os tipos de vegetação.

Material e métodos: O estudo abrangeu fragmentos de savana, florestas, restingas e áreas de várzea do estado de São Paulo. A vegetação foi classificada segundo a estrutura e condição hídrica em tipos de vegetação segundo classificação do IBGE adaptada para este estudo. Os dados de ocorrência das espécies invasoras e sua obtenção foram descritos no capítulo 1 e categorizados segundo o tipo de vegetação onde foram registrados. A análise dos dados constituiu-se na análise descritiva de distribuição das espécies em cada tipo de vegetação. Modelos de árvores de classificação condicional foram aplicados para estabelecer relações entre a invasibilidade dos tipos de vegetação com o estado de conservação do ecossistema, a agregação da população invasora e a posição na paisagem.

Resultados: O maior número de registros ocorreu no cerrado *stricto sensu* e na Floresta Estacional Semidecidual. No outro extremo do espectro, o menor número de registros ocorreu na restinga aberta e fechada e na Floresta Ombrófila Densa. Com exceção de *Calotropis procera*, todo o conjunto de espécies foi registrado nos tipos de vegetação cerrado *stricto sensu*, ecótonos, Floresta Ombrófila Densa, mata galeria e Floresta Estacional Semidecidual. Com relação ao estado de conservação, a maior parte das ocorrências foi registrada em áreas antropizadas, sendo observada nas fisionomias mais abertas a maior frequência de pontos de ocorrência em habitat preservado. Os padrões de localização dos pontos de ocorrência na paisagem também são diferentes entre os tipos de vegetação. Na Floresta Estacional Semidecidual a quase totalidade das ocorrências ocorre em margens de rodovia e borda de florestas, enquanto nas fisionomias mais abertas do Cerrado as ocorrências estão com maior frequência no interior dos fragmentos. Os modelos de classificação de árvores condicionais mostram claramente a divisão entre ausências e presenças em diferentes densidades de população sendo mediadas pela localização do ponto e estado de conservação do ecossistema, para os tipos de vegetação analisados. A localização foi o nó principal para o cerrado *stricto sensu* e para a Floresta Estacional Semidecidual e o estado de conservação foi o nó principal na Floresta Ombrófila Densa.

Conclusões: A invasibilidade é variável entre os tipos de vegetação e extremamente dependente das características do local avaliado. De forma geral, a restinga seria o tipo de vegetação mais resistente e as fisionomias abertas do Cerrado as mais suscetíveis à invasão pelas espécies estudadas. Os resultados obtidos e os modelos gerados demonstram como a resistência ecológica dos ecossistemas é dinâmica e dependente de eventos de distúrbios e da pressão de propágulos das espécies invasoras. Uma das principais conclusões é que, em casos extremos, qualquer ecossistema no estado de São Paulo pode se tornar suscetível à invasão por pelo menos uma dessas espécies, desde que as condições sejam favoráveis, diminuindo a resistência ecológica (ex. degradação do ecossistema disponibilizando luz), e desde que a janela de oportunidade aconteça, mediante a fonte de propágulos em frequência e quantidade suficiente para que a espécie colonize o novo habitat e se estabeleça.

1. Introdução

Há muito tempo existe consenso sobre a ameaça que as invasões biológicas podem trazer para a conservação da biodiversidade (Richardson & Pyšek, 2008; Vitousek, D'Antonio, Loope; Rejmánek, & Westbrooks, 1997). Em seu trabalho pioneiro, Elton (1985) já chamava a atenção para os efeitos deletérios das espécies invasoras sobre as espécies nativas. Entretanto, o autor também destaca o fato de que uma grande parte das espécies introduzidas não eram capazes de estabelecer e gerar populações auto-sustentáveis no habitat introduzido. Embora Elton (1985) não tenha usado o termo invasibilidade em seu livro, na tentativa de explicar porque algumas espécies falham em se estabelecer em determinadas comunidades, ele introduziu o termo resistência ecológica, uma propriedade do ecossistema que atua como uma barreira para o estabelecimento de espécies invasoras. Mais tarde, surge o termo invasibilidade (Davis, 2005), proposto como uma medida da suscetibilidade de um ecossistema à invasão, relacionando o número de espécies não nativas introduzidas e a taxa de sobrevivência dessas espécies no novo habitat (Lonsdale, 1999).

A variação de resistência ecológica observada entre os ecossistemas pode ser atribuída principalmente a fatores bióticos e abióticos e à pressão de propágulos invasores (Levine & D'Antonio, 1999; Lonsdale, 1999). Entretanto, a visão moderna da resistência ecológica a define como um *continuum* de resistência (D'Antonio, Levine, & Thomsen, 2001). Nesta abordagem, a resistência de cada comunidade é, de fato, dependente de um conjunto de fatores bióticos e abióticos, de características da comunidade, de distúrbios e interações entre as espécies. Mas esta resistência é dinâmica ou flutuante, pois também é influenciada por condições climáticas, manejo ou outras forças exógenas. Esta observação é vital, pois, levando em consideração este complexo de fatores e interações, em determinado cenário, mediante condições ambientais apropriadas e a adequada pressão de propágulos, até a comunidade mais resistente pode se tornar suscetível à invasão.

A resistência à invasão é usualmente considerada como sendo a primeira e a mais importante barreira que afetaria a probabilidade de uma espécie não nativa se estabelecer em um novo habitat. Contudo, ainda são pouco conhecidas as relações entre a pressão de propágulos, distúrbios e resistência no processo de invasão de espécies não nativas em habitats naturais (D'Antonio et al., 2001; Lockwood, Cassey, & Blackburn, 2005). Não se pode desconsiderar que o sucesso do estabelecimento de uma espécie é contexto dependente da relação entre pressão de propágulos, características do local e do conjunto de espécies invasoras (Cassey, Blackburn, Duncan, & Lockwood, 2005).

O real estado de invasões biológicas no Brasil ainda é desconhecido e, apesar de crescentes, os esforços para sanar esta lacuna ainda estão longe do necessário para se efetuar um diagnóstico mínimo no país. Existem alguns esforços no sentido de catalogar e inventariar as espécies exóticas no Brasil, como o Informe Nacional sobre Espécies Invasoras para o Brasil, realizado pelo Instituto Hórus, ou as iniciativas de programas e projetos do Ministério do Meio Ambiente, que surgiram como desdobramento de reuniões entre o GISP (Global Invasive Species Programme), SCOPE (The Scientific Committee on Problems of the Environment) e EMBRAPA (Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária). Contudo, questões básicas sobre o status de invasão dos ecossistemas, sobre as espécies invasoras e sobre os impactos ambientais e econômicos decorrentes da introdução destas espécies no Brasil ainda continuam sem respostas definitivas e, por consequência, ações de manejo não encontram respaldo no conhecimento existente.

O problema existe e os ecossistemas naturais, especialmente em algumas regiões ecológicas, encontram-se severamente prejudicados por conta de invasões biológicas. No estado de São Paulo, algumas espécies exóticas podem ser encontradas em praticamente todos os tipos de vegetação, como é o caso das gramíneas africanas (Pivello et al., 1999), *Pinus elliottii* (Abreu & Durigan, 2011), *Hedychium coronarium* (Santos et al., 2005) e a cosmopolita *Pteridium arachnoideum* (Silva; Matos & Belinato, 2010).

Hobbs e Humphries (1995) sugerem que, no lugar da espécie invasora, deve-se concentrar o foco de invasões biológicas no ecossistema invadido, pois esta seria uma estratégia de pesquisa mais efetiva contribuindo de forma mais eficaz para a alocação de prioridades de manejo para a proteção dos habitats e controle de invasões.

De forma a contribuir com a grande lacuna existente sobre invasões biológicas no Brasil, este capítulo teve como objetivo a avaliação ampla da ocorrência de dez espécies de plantas invasoras em diferentes regiões do estado de São Paulo, buscando responder às seguintes questões: 1) a invasibilidade é variável entre regiões correspondentes aos diferentes tipos de vegetação no estado de São Paulo? 2) Qual a influência do estado de conservação sobre a resistência ecológica das comunidades naturais? 3) A frequência de invasão é influenciada pela localização do ponto na paisagem?

Percorremos cerca de 8.000 km de estradas e trilhas em todas as regiões do Estado, efetuando registro de ocorrência e de ausência de espécies invasoras. Partimos da premissa de que nossa amostragem foi suficientemente ampla para que uma espécie, caso ocorresse em determinado tipo de vegetação, não deixasse de ser registrada. Para responder à questão 1, adotamos como indicador o número de espécies (Lonsdale, 1999), entre as dez analisadas, que foram registradas em cada região como um todo. Para responder à questão 2, consideramos o número de espécies e a proporção dos pontos entre áreas conservadas (vegetação primária) e áreas em algum estágio de degradação (em regeneração, degradada ou antropizada). Para responder à questão 3, consideramos o número espécies e a proporção de pontos amostrados segundo a localização do ponto no fragmento (borda, interior, borda em margem de rodovia ou zona ripária). Como ferramenta complementar para responder às questões 2 e 3, desenvolvemos um modelo de árvores de classificação condicional, com o intuito de esclarecer de que forma estas variáveis influenciam a resistência ecológica dos diferentes tipos vegetacionais do estado de São Paulo à invasão pelas espécies estudadas.

2. Material e Métodos

2.1. Delimitação das áreas de estudo

O estudo abrangeu fragmentos de savana, florestas, restingas e áreas de várzea do estado de São Paulo, categorizadas tendo como base a classificação dos tipos de vegetação do IBGE (2012), já detalhada no capítulo 1. Na Figura 44 estão representados os principais tipos de vegetação segundo classificação do IBGE mapeadas pelo projeto RADAM.

Figura 44 - Regiões de ocorrência dos principais tipos de vegetação natural no estado de São Paulo.

Dentro de cada grande região ecológica, buscamos diferenciar tipos de vegetação que, pela sua estrutura (disponibilidade de luz) ou condição hídrica (umidade do solo) poderiam, com base no conhecimento existente sobre a ecologia de plantas invasoras, apresentar vulnerabilidade distinta à invasão (Richardson & Pyšek, 2006). Assim, no Cerrado (Savana, segundo o IBGE), a vegetação em campo foi diferenciada em cerrado *stricto sensu* (css), cerradão (cao), campo úmido (cau), campo cerrado (cac) e mata-galeria (mag). A Floresta Estacional foi diferenciada em Floresta Estacional Semidecidual (FES) e Floresta Estacional Decidual (FED). A Floresta Ombrófila foi classificada em Floresta Ombrófila Densa (FOD) e Floresta Ombrófila Mista (FOM). A Restinga Herbácea foi classificada como Restinga Aberta (RA) e a Restinga Arbustiva como Restinga Fechada (RF). Duas categorias adicionais foram analisadas separadamente, por não estarem vinculadas a uma região ecológica específica: ecótono (independentemente dos tipos de vegetação vizinhos) e Várzea, segundo IBGE (2012), formações pioneira de influência fluvial que existem em diferentes regiões ecológicas. Assim, para efeito deste estudo, adotamos como unidade ecológica o tipo de vegetação. Cada tipo de vegetação é caracterizado pelos seus principais atributos relacionados com a invasibilidade, apresentados na Tabela 3.

Tabela 3 - Características ecológicas de diferentes tipos de vegetação natural no Estado de São Paulo.

Região Ecológica	Tipo de vegetação	Disponibilidade de luz	Umidade do solo	Duração da seca	Fertilidade do solo
Savana	mata-galeria	baixa	permanentemente alta	longa	baixa
	campo úmido	muito alta	saturação na estação chuvosa e déficit hídrico na estação seca	longa	baixa
	cerrado <i>stricto sensu</i>	alta	déficit em boa parte do ano	longa	baixa
	Cerradão	baixa	déficit em boa parte do ano	longa	baixa
Floresta Estacional	Decidual	sazonal, alta na estação seca	déficit em boa parte do ano	longa	alta
	Semidecidual	sazonal, relativamente alta na estação seca	déficit em boa parte do ano		
Floresta Ombrófila	Densa	baixa	permanentemente alta	inexistente	variável
	Mista	baixa	permanentemente alta	inexistente	variável
Formações litorâneas	Restinga Fechada	baixa	permanentemente alta	inexistente	muito baixa
	Restinga Aberta	alta	geralmente alta, sujeita a déficit temporário	inexistente	muito baixa
Zonas de contato	Ecótono (entre formações florestais)	baixa	variável	variável	variável
Formações aluviais	Várzea (vegetação não florestal)	alta	permanentemente alta	variável	variável

2.2. Conjunto de espécies selecionadas

Selecionamos, para o estudo, oito espécies reportadas como invasoras no estado de São Paulo em listas de espécies disponíveis para consulta (I3N, 2015) e duas espécies nativas: *Pteridium arachnoideum*, considerada uma espécie problema e recorrentemente encontrado no interior de unidades de conservação e *Schizolobium parahyba*, espécie nativa da Floresta Ombrófila Densa, mas encontrada fora de sua área nativa no estado de São Paulo:

1. Braquiária - *Urochloa decumbens* (Stapf) RD Webster;
2. Capim gordura – *Melinis minutiflora* P. Beauv.;
3. Capim colônia - *Megathyrsus maximus* (Jacq.) B.K. Simon & S.W.L. Jacobs;
4. Pinus – *Pinus elliottii* Engelm.var *elliottii* ;
5. Lírio do Brejo - *Hedychium coronarium* J. Koenig;
6. Leucena - *Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit;
7. Goiabeira - *Psidium guajava* L.;
8. Algodão de Seda - *Calotropis procera* (Aiton) R. Br. e
9. Guapuruvu - *Schizolobium parahyba* (Vell.) S.F. Blake
10. Samambaia - *Pteridium arachnoideum* (Kaulf.) Maxon;

A descrição e os registros de coleta dos dados de cada espécie, bem como as características ambientais amostradas, foram apresentados no capítulo 1.

2.3. Esforço amostral

Como destacamos no capítulo 1, devido ao tamanho heterogêneo das regiões ecológicas no estado de São Paulo, o esforço amostral foi diferenciado entre os tipos de vegetação. Uma vez que o desenho amostral foi planejado de forma a incorporar especialmente unidades de conservação, também houve diferença no esforço amostral entre fragmentos primários e fragmentos classificados como em regeneração ou degradados, estes últimos mais escassos no interior das unidades de conservação.

2.4. Análise dos dados

Para gerar um diagnóstico da invasão pelas dez espécies, realizamos a análise descritiva de distribuição das espécies entre os tipos de vegetação e dos pontos de ocorrência entre as categorias em que foram enquadrados. Por conta do esforço amostral heterogêneo, as comparações foram efetuadas com base no número de espécies ou na porcentagem de pontos em cada categoria e também classificados segundo as outras categorias possíveis.

Para estabelecer relações entre a invasibilidade dos tipos de vegetação com o estado de conservação do ecossistema, a agregação da população invasora e a posição na paisagem, elaboramos um modelo denominado árvores de classificação condicional (Hothorn, Hornik, & Zeileis, 2006). Aplicamos esta análise apenas para os três tipos de vegetação que ocupam as maiores extensões no estado, nas quais foram também registrados os maiores números de pontos ocorrência, a saber: cerrado *stricto sensu*, Floresta Estacional Semidecidual e Floresta Ombrófila Densa. Os modelos de árvores condicionais proporcionam uma forma muito simples e didática de visualizar e avaliar de que forma as características dos pontos de invasão estão relacionadas com a invasibilidade das comunidades vegetais. Nestas análises consideramos o número total de registros de ocorrência e de ausência classificados segundo agregação da população invasora em cada tipo de vegetação, independentemente do conjunto de espécies presentes e relacionamos com as variáveis de estado e conservação e localização da espécie.

Todas as análises foram executadas no software R (R Core Team 2014), sendo que as árvores de classificação foram executadas por meio do pacote *party*.

3. Resultados

No total, amostramos 3625 pontos de ocorrência e 1208 pontos de ausência absoluta das espécies estudadas no estado de São Paulo. Os tipos de vegetação mais amostrados foram a Floresta Estacional Semidecidual (1273 ou 26,30% dos pontos) e a Floresta Ombrófila Densa (1387 ou 28,68% dos pontos). Os tipos de vegetação menos amostrados foram a Floresta Estacional Decidual (50 ou 1,03% dos pontos) e o campo úmido (57 ou 1,20% dos pontos).

Considerando apenas os números absolutos de presença, os tipos de vegetação com o maior número de registros foram o cerrado *stricto sensu*, Floresta Estacional Semidecidual e Floresta Ombrófila Densa. Em ordem crescente, a proporção entre registros de presença e ausência entre as regiões ecológicas foram: Restinga Aberta (7,90%), Restinga Fechada (39,00%), Floresta Ombrófila Mista (52,70%), Várzea (56,72), Mata Galeria (60,10%), Floresta Ombrófila Densa (69,40%), Floresta Estacional Decidual (70,00%), Ecótono (78,30%), Cerradão (81,00%), Campo Cerrado (83,00%), Campo Úmido (86,00%), Floresta Estacional Semidecidual (87,00%), cerrado *stricto sensu* (92,00%).

Tabela 4 – Número total de registros de ausência e de presença de todas as dez espécies, categorizados por região ecológica. A frequência de pontos para cada tipo de vegetação (%) corresponde à proporção entre o número de pontos registrados para todas as espécies em cada região ecológica e o número total de pontos registrados em todo o estado de São Paulo, expressa em porcentagem.

	Ausência	Presença	Total	%
Campo Cerrado	42	205	247	5,11
Campo Úmido	8	49	57	1,18
Cerradão	36	154	190	3,93
Cerrado s.s.	56	646	702	14,52
Ecótono	39	141	180	3,72
Floresta Estacional Decidual	15	35	50	1,03
Floresta Estacional Semidecidual	165	1108	1273	26,33
Floresta Ombrófila Densa	424	963	1387	28,69
Floresta Ombrófila Mista	87	97	184	3,81
Mata Galeria	53	80	133	2,75
Restinga Aberta	128	11	139	2,87
Restinga Fechada	97	62	159	3,29
Várzea	58	76	134	2,77

3.1. Ocorrência de espécies invasoras por tipo de vegetação

Com exceção de *C. procera*, que possui distribuição muito restrita e só foi amostrada em região de Floresta Estacional Semidecidual e, dentro desta região, apenas em áreas antropizadas, foram registradas todas as demais espécies no cerrado *stricto sensu*, Ecótonos, Floresta Ombrófila Densa, Mata Galeria e Floresta Estacional Semidecidual. Apenas três espécies foram amostradas na Restinga. O número de espécies que são encontradas no interior de fragmentos e no interior de fragmentos em alta densidade é sempre menor que o total amostrado no tipo de vegetação (Figura 45).

3.2. Frequência de invasão pela densidade das populações invasoras em diferentes tipos de vegetação

Os maiores números de registros de ocorrência foram feitos, em ordem decrescente, nas regiões de Floresta Estacional Semidecidual, Floresta Ombrófila Densa e cerrado *stricto sensu* (Figura 46 e Tabela 5). O número de espécies registradas, bem como a frequência de registros em cada tipo vegetacional foi bem variado. Ainda considerando o esforço amostral diferenciado, é possível notar como algumas espécies – como *Hedychium coronarium* – tendem a ocorrer em alta frequência em determinado tipo de vegetação e com frequência menor ou mesmo sem registros em outro tipo de vegetação (Tabela 4). *Schizolobium parahyba*, apesar de presente em sete tipos de vegetação, ocorre com invasora em alta frequência apenas na Floresta Estacional Semidecidual.

Sem considerar o estado de conservação ou a posição na paisagem em que os pontos de ocorrência foram registrados, no cerrado *stricto sensu* e na Floresta Estacional Semidecidual a maioria dos pontos amostrados ocorrem na forma de populações densas (Figura 47) – respectivamente 51,90% e 47,30%. Em outros tipos de vegetação, as populações foram registradas mais frequentemente na forma de indivíduos isolados, como no caso das Restingas (abertas e fechadas) e na Floresta Ombrófila Mista – respectivamente de 63,60%, 43,50% e 43,30%.

Figura 45 – Número total de espécies amostradas em cada tipo de vegetação, com destaque para aquelas que foram registradas no interior de fragmentos de vegetação nativa (IntFrag) e para as que formam populações maciças dentro dos ecossistemas naturais (DensPop_IntFrag).

Figura 46– Frequência dos registros de ocorrência das espécies por tipo de vegetação no estado de São Paulo

Tabela 5 – Números absolutos e em porcentagem de registros de ocorrência das espécies amostradas em cada tipo de vegetação no estado de São Paulo. Mag: mata-galeria; Cau: campo úmido; Cac: campo cerrado; Css: cerrado sensu stricto; Cao: cerradão; FES: Floresta Estacional Semidecidual; FED: Floresta Estacional Decidual; FOD: Floresta Ombrófila Densa; FOM: Floresta Ombrófila Mista; Ref: restinga fechada; Rea: restinga aberta; Eco: ecótono; Var: várzea.

Espécie		Tipo de vegetação												
		Mag	Cau	Cac	Css	Cao	FES	FED	FOD	FOM	Ref	Rea	Eco	Var
Absoluto	<i>Calotropis procera</i>	0	0	0	0	0	14	0	0	0	0	0	0	0
	<i>Hedychium coronarium</i>	22	2	0	4	2	14	2	182	6	6	0	7	20
	<i>Leucaena leucocephala</i>	1	0	3	15	1	67	3	11	0	1	0	3	2
	<i>Megathyrsus maximus</i>	5	6	12	97	15	299	15	69	6	2	0	16	9
	<i>Melinis minutiflora</i>	7	2	40	121	22	94	0	115	14	12	8	14	9
	<i>Pinus elliottii</i>	12	18	71	82	28	63	0	62	31	1	1	26	13
	<i>Psidium guajava</i>	3	2	6	5	2	35	4	45	2	14	2	4	4
	<i>Pteridium arachnoideum</i>	12	3	11	42	32	44	0	141	13	10	0	23	2
	<i>Schyzolobium parahyba</i>	3	0	0	3	0	42	1	132	4	0	0	2	0
	<i>Urochloa decumbens</i>	15	16	62	277	52	436	10	205	21	16	0	46	17
Porcentagem	<i>Calotropis procera</i>	0	0	0	0	0	1.3	0	0	0	0	0	0	0
	<i>Hedychium coronarium</i>	27.5	4.1	0	0.6	1.3	1.3	5.7	18.9	6.2	9.7	0	5	26.3
	<i>Leucaena leucocephala</i>	1.3	0	1.5	2.3	0.7	6.1	8.6	1.1	0	1.6	0	2.1	2.6
	<i>Megathyrsus maximus</i>	6.3	12.2	5.9	15	9.7	27	42.9	7.2	6.2	3.2	0	11.4	11.8
	<i>Melinis minutiflora</i>	8.8	4.1	19.5	18.7	14.3	8.5	0	12	14.4	19.4	72.7	9.9	11.8
	<i>Pinus elliottii</i>	15	36.7	34.6	12.7	18.2	5.7	0	6.4	32	1.6	9.1	18.4	17.1
	<i>Psidium guajava</i>	3.8	4.1	2.9	0.8	1.3	3.2	11.4	4.7	2.1	22.6	18.2	2.8	5.3
	<i>Pteridium arachnoideum</i>	15	6.1	5.4	6.5	20.8	4	0	14.7	13.4	16.1	0	16.3	2.6
	<i>Schyzolobium parahyba</i>	3.8	0	0	0.5	0	3.8	2.9	13.7	4.1	0	0	1.4	0
	<i>Urochloa decumbens</i>	18.8	32.7	30.2	42.9	33.8	39.4	28.6	21.3	21.7	25.8	0	32.6	22.4

Figura 47 – Frequência (porcentagem) dos pontos de ocorrência em cada região correspondente aos tipos de vegetação (incluindo áreas antropizadas), categorizados pelo tamanho da população no ponto.

3.3. Ocorrência de espécies invasoras por estado de conservação do ecossistema

Nos ecossistemas florestais, com exceção da Floresta Estacional Decidual, os pontos de ocorrência, em sua maioria, foram registrados na classe denominada como áreas antropizadas que representam áreas com elevado grau de alteração das condições naturais do fragmento. Nas fisionomias estruturalmente mais abertas, foi observada a maior frequência de pontos de ocorrência em habitat preservado. Entre os tipos de vegetação e à porcentagem dos pontos que se localizam em áreas classificadas como conservadas, temos: o Campo Úmido com 63,70% do total de pontos, o Cerradão com 75,30% do total de pontos, o Cerrado s.s. com 52,30% do total de pontos, a Floresta Estacional Decidual com 45,70% do total de pontos e a Mata Galeria com 66,20% do total de pontos. Na restinga aberta, os pontos foram geralmente registrados em ambientes classificados como degradados (Figura 48).

3.4. Ocorrência de espécies invasoras por localização na paisagem ou no fragmento

Apesar do maior número de registros de ocorrência das espécies ter sido feita em regiões de Floresta Estacional Semidecidual, a maior parte dos registros neste caso se deu em margens de rodovia (53,3%) ou bordas de fragmentos (40,00%) e com frequência muito menor no interior de fragmentos (3,00%). O mesmo padrão foi observado para o Cerradão e demais fisionomias florestais. Já nas fisionomias estruturalmente mais abertas, como Campo Cerrado (58,50%), Campo Úmido (57,10%) e Restinga Aberta (63,60%), a maioria dos pontos de ocorrência de espécies invasoras estavam no interior de fragmentos (Figura 49).

Figura 48– Frequência dos pontos de ocorrência das espécies amostradas no Estado de São Paulo, categorizados pelo estado de conservação do fragmento.

Figura 49— Frequência dos pontos de ocorrência das espécies amostradas no estado de São Paulo, categorizados pela localização do ponto na paisagem, dentro das regiões correspondentes a cada tipo de vegetação.

3.5. Registros de ocorrência segundo a localização e estado de conservação do ecossistema

Pela análise do conjunto dos atributos dos pontos coletados, pudemos observar como o estado de conservação e a localização do ponto devem influenciar a ocorrência de espécies não nativas (Figura 50). Na Floresta Estacional Semidecidual, por exemplo, apesar do grande número de registros de ocorrência, de um total de 1108 pontos, apenas 21 (1,9%) foram registrados no interior de fragmentos considerados conservados. Os pontos de ocorrência foram registrados na maioria das vezes em bordas de fragmentos ou em áreas antropizadas. Ainda para a Floresta Estacional Semidecidual, observando o número de espécies no interior de fragmentos, registramos sete espécies no total, mas apenas três delas ocorrendo em alta densidade. Considerando apenas os registros em comunidades conservadas, o número cai para quatro espécies registradas no interior dos fragmentos, com apenas duas ocorrendo em alta densidade (Figura 51). O mesmo padrão não se aplica ao cerrado *stricto sensu*, por exemplo. No cerrado *stricto sensu*, entre os 649 pontos de ocorrência, 118 pontos (18,2%) foram registrados no interior de fragmentos considerados conservados e o mesmo número de espécies é encontrado nesta fisionomia, independentemente do estado de conservação.

3.6. Árvores de classificação condicional

Os modelos de árvores foram propostos para tentar elucidar um pouco mais das relações entre ocorrências e densidade populacional com as variáveis de estado de conservação e localização do ponto. Os modelos de árvores ajustados para a Floresta Estacional Semidecidual (Figura 52), Floresta Ombrófila Densa (Figura 53) e cerrado *stricto sensu* (Figura 54), confirmam algumas das observações anteriores sobre a influência dos distúrbios e da localização no padrão dos registros de ocorrência e ausência das espécies invasoras para estes dois tipos de vegetação.

Figura 50 – Número absoluto dos pontos de ocorrência das espécies amostradas por tipo de vegetação e categorizados pelo estado de conservação do ecossistema e localização do ponto na paisagem.

Figura 51 - Número total das espécies amostradas em cada tipo de vegetação, com destaque para aquelas que foram registradas no interior de fragmentos de vegetação nativa considerada conservada (IntFragCons) e para as que formam populações maciças dentro dos ecossistemas naturais considerados conservados (DensPop_IntFragCons).

Figura 52 – Árvore de classificação condicional para os pontos classificados quanto ao estado populacional na **Floresta Estacional Semidecidual** utilizando como preditores a localização e o estado de conservação. Loc: Variável de localização [Int_Frag = Interior de fragmento, Bord_Frag = borda de fragmento, Rodovia = Margem de Rodovia, Riparia = Zona Ripária], Cons: Variável de estado de conservação [Veg_Prim = vegetação Primária, Veg_Reg = vegetação nativa em regeneração, Veg_Degrad = vegetação nativa degradada, Antrop = antropizado], Aus: ausente; Iso: indivíduos isolados; Disp: população dispersa; Dens: População em alta densidade.

Figura 53 – Árvore de classificação condicional para os pontos classificados quanto ao estado populacional na **Floresta Ombrófila Densa** utilizando como preditores a localização e o estado de conservação. Loc: Variável de localização [Int_Frag = Interior de fragmento, Bord_Frag = borda de fragmento, Rodovia = Margem de Rodovia, Riparia = Zona Ripária], Cons: Variável de estado de conservação [Veg_Prim = vegetação Primária, Veg_Reg = vegetação nativa em regeneração, Veg_Degrad = vegetação nativa degradada, Antrop = antropizado], Aus: ausente; Iso: indivíduos isolados; Disp: população dispersa; Dens: População em alta densidade.

Figura 54 – Árvore de classificação condicional para os pontos classificados quanto ao estado populacional **no cerrado *stricto sensu*** utilizando como preditores a localização e o estado de conservação. Loc: Variável de localização [Int_Frag = Interior de fragmento, Bord_Frag = borda de fragmento, Rodovia = Margem de Rodovia, Riparia = Zona Ripária], Cons: Variável de estado de conservação [Veg_Prim = vegetação Primária, Veg_Reg = vegetação nativa em regeneração, Veg_Degrad = vegetação nativa degradada, Antrop = antropizado], Aus: ausente; Iso: indivíduos isolados; Disp: população dispersa; Dens: População em alta densidade.

Os modelos ajustados para os três tipos de vegetação possuem características comuns e algumas diferenças em relação aos padrões de invasão que se destacam. A variável localização é o nó de divisão principal nos modelos para Floresta Estacional Semidecidual e cerrado *stricto sensu*, dividindo os pontos entre os que foram classificados como interior do fragmento e as demais classes. Na Floresta Ombrófila Densa o nó principal passa a ser a variável de conservação, dividindo os pontos entre a classe de vegetação primária e as demais classes. Em comum, os modelos classificam a maioria dos pontos de ocorrência como ambientes perturbados e bordas de fragmentos, independentemente da densidade da população. Os modelos para Floresta Ombrófila Densa (Figura 53) e Floresta Estacional Semidecidual (Figura 52) mostram que é muito menos frequente registrar espécies não nativas no interior de fragmentos do que em outras posições na paisagem. Entretanto, na outra extremidade do espectro encontra-se o cerrado *stricto sensu* (Figura 54). Neste tipo de vegetação, em comparação com os demais, a presença de espécies não nativas é mais frequente no interior dos fragmentos, ocorrendo inclusive em alta densidade. Na Floresta Estacional Semidecidual e na Floresta Ombrófila Densa, a invasão é menos provável em fragmentos primários ou em regeneração, enquanto para o cerrado *stricto sensu* o estado de conservação passa a não ser uma grande barreira para impedir a invasão.

4. Discussão

A invasibilidade ou a resistência ecológica é variável entre os tipos de vegetação do estado de São Paulo e intrinsecamente dependente do estado de conservação e da localização dos pontos de invasão na paisagem ou no fragmento. Assim, dadas as condições necessárias para que o processo de invasão se inicie, praticamente todos os tipos vegetacionais mostram algum grau de suscetibilidade à invasão por espécies exóticas em algum momento. Não só o número de espécies avistadas, mas a frequência de ocorrências e o tamanho populacional também são dependentes do estado de conservação e da localização do ponto. O efeito conjunto da localização e do estado de conservação é facilmente observado para Floresta Estacional Semidecidual, como exemplo. Todo o conjunto de espécies avaliado pode ser encontrado neste tipo de vegetação, contudo, considerando-se apenas os pontos localizados no interior de fragmentos, o número de espécies se reduz para sete e, considerando-se apenas os pontos no interior de fragmentos conservados, o número se reduz para quatro. Se ainda considerarmos o tamanho das populações, de quatro espécies ocorrendo no interior de fragmentos conservados, o número se reduz para apenas duas espécies ocorrendo em alta densidade no interior de fragmentos conservados de Floresta Estacional Semidecidual.

Entretanto, o efeito da localização e do estado de conservação ou a magnitude com que essas variáveis influenciam ou facilitam o processo de invasão é contexto dependente (dependente do tipo de vegetação). Segundo nossas análises, mesmo sob condições variadas de grau de conservação, os ecossistemas florestais são mais resistentes à invasão quando comparados às fisionomias do cerrado, por exemplo. No cerrado *stricto sensu*, mesmo no interior de fragmentos bem conservados, é possível encontrar com frequência espécies invasoras ocorrendo em alta densidade. Nesses casos, características intrínsecas de cada ecossistema (resistência biótica e abiótica) e características regionais que vão além de processos locais tornam regiões naturalmente mais resistentes a invasões, como nos casos da Restinga, de áreas de Várzea e Floresta Ombrófila.

4.1. Invasibilidade e resistência ecológica dos tipos de vegetação no Estado de São Paulo

Considerando-se um gradiente de resistência entre os tipos de vegetação, a Restinga se mostrou como o ecossistema mais resistente a invasões. No meio deste gradiente encontram-se as Florestas Ombrófilas e as Florestas Estacionais e, no outro extremo, as fisionomias de cerrado, principalmente campo úmido, campo cerrado e cerrado *stricto sensu*, que se mostraram como os ecossistemas mais suscetíveis à invasão para o conjunto de espécies selecionado.

Ainda que o papel dos distúrbios e pressão de propágulos sejam fundamentais, a resistência ecológica ainda possui um papel importante no processo de invasão por espécies não nativas. Para os tipos de vegetação do estado São Paulo, as diferenças entre resistência à invasão observadas podem estar relacionadas a propriedades e características locais de cada ambiente, como disponibilidade de recursos não utilizados pelas espécies nativas, capacidade competitiva das espécies nativas, interações alelopáticas, efeitos de inimigos naturais (Hierro et al., 2005; Richardson & Pyšek, 2006c).

Rejmánek (1989) argumenta que comunidades em ambientes méxicos seriam mais suscetíveis à invasão do que comunidades em ambientes extremos e que ambientes xeromórficos tendem a não favorecer a germinação ou a sobrevivência dos seedlings de uma grande parte de espécies não nativas. Este poderia ser o caso da Restinga. Entretanto, considerando o conjunto de espécies avaliado, o padrão encontrado neste estudo foi de fragmentos conservados de Floresta Estacional Semidecidual ou Floresta Ombrófila Densa e Mista serem mais resistentes à invasão e ambientes como o cerrado *stricto sensu*, que podem ser considerados ambientes mais extremos, são constantemente invadidos mesmo em áreas conservadas.

A resistência dos ecossistemas à invasão pode ser compreendida como um continuum, onde as comunidades seriam mais ou menos suscetíveis à invasão em função do conjunto de suas características bióticas e abióticas (D'Antonio et al., 2001). Entretanto, a resistência não é estática. Na presença de distúrbios ou de outras forças exógenas, a resistência das comunidades à invasão pode diminuir e mesmo ecossistemas naturalmente mais resistentes, como a Restinga e os ecossistemas florestais, quando expostos a distúrbios com frequências e intensidades variadas, podem se tornar suscetíveis à invasão.

Em geral, a resistência de um ecossistema à invasão pode variar no tempo, dependendo das alterações no seu estado de conservação e da exposição a eventos de distúrbio e pressão de propágulos. Quando conservados, os ecossistemas geralmente apresentam alta resistência à invasão, mas quando perturbados podem se tornar suscetíveis à invasão. Pelo menos considerando o conjunto de espécies avaliado, o cerrado *stricto sensu* apresenta baixa resistência à invasão mesmo quando encontra-se em bom estado de conservação. Ressaltamos, no entanto, que é preciso avaliar a interdependência entre o ecossistema e a espécie invasora. Segundo nossas análises, o cerrado *stricto sensu* é suscetível à invasão ou apresenta baixa resistência ao conjunto de espécies avaliado, mas isso não significa que este ecossistema sempre apresentará baixa resistência, uma vez que nem todas as espécies não nativas apresentarão compatibilidade fisiológica com as características ambientais do cerrado *stricto sensu*.

4.2. O grau de conservação do ecossistema e a vulnerabilidade à invasão

Áreas altamente degradadas, como as áreas classificadas como antropizadas neste estudo, são comunidades tão modificadas que a resistência à invasão praticamente não existe. Desde que as condições locais de recursos permitam e fontes de propágulos estejam presentes, a invasão dessas áreas é praticamente certa. Outros estudos comparativos entre ecossistemas também

apontam a suscetibilidade à invasão de áreas antropizadas e comunidades degradadas (Alpert et al., 2000; Chytrý et al., 2008).

Por meio dos modelos de árvores condicionais, observamos que a variável estado de conservação, utilizada indiretamente como medida da intensidade de distúrbios, exerce forte influência sobre a classificação dos pontos. Mais precisamente, a classe de vegetação primária foi selecionada em todos os modelos para classificar os pontos de ausência e as demais categorias de tamanho de população. Estes resultados ressaltam a importância dos distúrbios, sejam antrópicos ou naturais, ao facilitar o estabelecimento de espécies não nativas.

O efeito de eventos de distúrbio e do estado de conservação também é contexto dependente. Certas comunidades apresentam resiliência e mecanismos de adaptação a determinados tipos de impacto e, portanto, os efeitos de um mesmo distúrbio devem ser diferentes nas comunidades de cada tipo de vegetação avaliada. As plantas do cerrado, por exemplo, apresentam adaptação ao fogo. O efeito de um incêndio em um fragmento florestal deve, portanto, incorrer em flutuações mais severas na resistência ecológica deste ecossistema à invasão do que em fragmentos de cerrado.

4.3. Posição na paisagem e vulnerabilidade à invasão

A variável localização na paisagem é um dos principais nós na divisão nos modelos de árvores condicionais de classificação dos pontos de ausência e das diferentes categorias de densidade populacional (é o nó mais importante no cerrado *stricto sensu* e na Floresta Estacional Semidecidual). A primeira divisão do nó de localização sempre se dá entre o interior de fragmento e entre borda de fragmento ou margem de rodovia.

A variável localização está indiretamente relacionada com a frequência de distúrbios e com a pressão de propágulos no processo de invasão. Enquanto rodovias e estradas podem se tornar barreiras para algumas espécies (Forman & Alexander, 1998), os mesmos ambientes podem facilitar a dispersão de outras espécies, agindo como condutores na paisagem, ligando a matriz de espécies não nativas a pontos futuros de invasão (Gelbard & Belnap, 2003). Estradas estão diretamente relacionadas tanto a distúrbios quanto à dispersão das espécies não nativas (Menuz & Kettenring, 2012). Áreas mais próximas de rodovias a adensamentos populacionais são mais propensas a receber propágulos (Pyšek & Richardson, 2010).

Em termos de frequência de eventos de distúrbio e pressão de propágulos, o interior do fragmento sofre menos interferência do que as áreas de borda ou margens de rodovia (Murcia, 1995). Áreas de borda consistem em habitats de características modificadas pela exposição dos fluxos provenientes da matriz (Cadenasso & Pickett, 2000; Ries, Fletcher, Battin, & Sisk, 2004). De forma geral, apresentam maiores valores de luminosidade e velocidade do vento do que o interior do fragmento (Harper et al., 2005). Áreas de borda também estão mais expostas e são mais permeáveis à entrada de propágulos das espécies não nativas. Margens de rodovias e estradas podem potencializar o transporte de propágulos de forma não intencional até fragmentos distantes de áreas fonte (Mack & Lonsdale, 2001).

Desde que um fragmento seja grande o suficiente para que uma área core exista e considerando que nove das 10 espécies avaliadas são anemocóricas, o número de propágulos que é disperso por uma fonte externa até o interior do fragmento é geralmente menor do que o número de propágulos que chega na borda do fragmento (Lambrinos, 2006). Sendo menor o número de propágulos, menores as chances de uma espécie não nativa se estabelecer e sobreviver no interior do fragmento (Cassey, Blackburn, Duncan, & Lockwood, 2005). Este fator pode explicar,

em parte, a maior frequência de registros de ocorrência em alta densidade em áreas de bordas e margens de rodovia, em comparação com o interior dos fragmentos. Este efeito, porém, é também contexto dependente e a magnitude com que a resistência diminui em áreas de borda é diferente entre os tipos de vegetação de acordo com o grau de permeabilidade do fragmento. Não se pode desconsiderar, porém, que a disponibilidade de luz, em se tratando de fragmentos florestais, é muito maior na borda do que no interior e que todas as espécies analisadas ocorrem exclusivamente ou preferencialmente em ambientes com alta disponibilidade de luz. Ou seja, a pressão de propágulos perde a relevância quando os filtros que impedem a invasão estão relacionados com a germinação e o estabelecimento das plantas e não com a chegada dos propágulos.

4.4. Influência dos distúrbios na invasão

Nenhum dos tipos de vegetação avaliados no estado de São Paulo se mostrou livre do risco de invasão por espécies exóticas. Mesmo o ambiente mais resistente, mais isolado e mais conservado pode ser invadido mediante eventos de distúrbio e da disponibilidade de propágulos capazes de colonizar essas áreas (D'Antonio et al. 2001).

Distúrbios em diferentes intensidades e frequências podem ocasionar algum tipo de ruptura ecológica e podem gerar uma oportunidade ou criar um nicho (ou espaço) vago na comunidade para que uma nova espécie se estabeleça (Hobbs & Huenneke, 1992). Distúrbios são aceitos amplamente pelos estudiosos da ecologia de invasões como facilitadores no processo de invasão por espécies não nativas (Byers, 2002; Hierro, Villarrea, Eren, Graham, & Callaway, 2006). Eventos de distúrbio e a decorrente flutuação de recursos podem ajudar a elucidar como e porque algumas espécies não nativas invadem determinadas comunidades. A teoria da flutuação de recursos (Davis et al. 2000) estabelece que as comunidades são mais ou menos suscetíveis à invasão quando ocorre aumento ou diminuição da quantidade de recursos. Esta teoria se baseia no pressuposto de que a competição por recursos seria o principal fator que limitaria a chegada de novas espécies na comunidade e que, caso os recursos como água, luz, nutrientes ou espaço não estejam disponíveis, uma nova espécie não conseguiria se estabelecer neste sistema.

A consequência mais importante desta teoria é que qualquer comunidade pode ser invadida ou pode repelir invasoras de acordo com a disponibilidade de recursos após algum evento de distúrbio. Esta teoria pode ser aplicada para explicar o declínio no número de espécies avistadas segundo o grau de conservação no interior de fragmentos. O efeito do grau de conservação no processo de invasão é mais aparente na Floresta Estacional Semidecidual, onde apenas duas espécies foram registradas no interior de fragmentos conservados em alta densidade (*Urochloa decumbens* e *Pteridium arachnoideum*). Contudo, o mesmo efeito pode ser observado nas comunidades onde registramos um grande número de ocorrências em ambientes conservados, como o cerrado *stricto sensu*, que passa de um total de nove espécies avistadas para um conjunto de cinco espécies ocorrendo no interior de fragmentos conservados (*Pinus elliotti*, *Urochloa decumbens*, *Melinis minutiflora*, *Megathyrus maximus* e *Pteridium arachnoideum*).

A ocorrência e a frequência de distúrbios podem ser ainda mais desastrosas caso as espécies invasoras sejam adaptadas e consigam se aproveitar de determinado evento de distúrbio (Holle & Simberloff, 2005). No Cerrado, por exemplo, o fogo é considerado um evento de distúrbio endógeno ao ecossistema. Contudo, a ocorrência de incêndios não naturais pode promover a invasão por espécies não nativas também adaptadas a regimes de fogo, como as gramíneas africanas *U. decumbens* e *M. minutiflora*. Nesta situação, tais espécies encontrariam condições favoráveis para o seu estabelecimento, estando ainda livres das forças seletivas naturais em

habitat não nativo, como a presença dos grandes herbívoros africanos, que estão ausentes no Cerrado – *Enemy release hypothesis* (Keane & Crawley, 2002; Williamson, 1996).

4.5. Fatores que causam heterogeneidade

Na prática, determinar a invasibilidade de comunidades não é um processo simples e direto. Uma comunidade pode apresentar suscetibilidade à invasão por determinada espécie, mas não será invadida caso não existam propágulos, caso o número de propágulos não seja suficiente para a colonização ou se o ambiente não oferecer os recursos (luz, água e nutrientes) para que esses propágulos germinem e se estabeleçam. A resistência à invasão ainda pode variar no tempo, fazendo que em determinado momento uma comunidade que parecia resistente passe a ser suscetível.

As espécies que avaliamos neste estudo são consideradas invasoras e já estabelecidas na maior parte das diferentes regiões ecológicas do estado de São Paulo e do Brasil (Zenni & Ziller, 2011). Para que possam ser consideradas invasoras, é de se supor que essas espécies tenham superado todos os estágios e filtros ambientais do processo de invasão (Richardson, Pyšek, et al., 2000), mostrando-se adaptadas aos novos ambientes. Mas apenas estar adaptada não é o suficiente para que a invasão se caracterize. Tomando como exemplo a gramínea *U. decumbens*, apesar de nativa de uma região com características ambientais semelhantes às da savana brasileira e de ser encontrada em alta densidade no interior de muitos fragmentos de cerrado *stricto sensu*, não está presente em muitos outros fragmentos desta fisionomia e em outras fisionomias do cerrado. Isto ocorre porque, apesar das características abióticas do cerrado *stricto sensu* atenderem os limites fisiológicos de *U. decumbens*, uma série de outros fatores e condições são necessários para que o processo de invasão tenha sucesso.

Para que ocorra o estabelecimento de espécies não nativas é necessário que uma população fonte forneça os propágulos (Daehler, 2003) e que a espécie não nativa seja capaz de aproveitar esta situação (Kolar & Lodge, 2001). A pressão de propágulos pode ser um dos fatores responsáveis pela grande variação de presença ou ausência e do tamanho populacional de determinada espécie ou conjunto de espécies entre os fragmentos de um mesmo tipo de vegetação. A pressão de propágulos não deve ser considerada uma das características inerentes da resistência do ecossistema (Richardson & Pyšek 2006), mas sim um dos agentes externos a interagir com a resistência das comunidades (Blackburn & Duncan 2001). De forma simplificada, quando a resistência for alta, um número maior de propágulos é necessário para que a população não nativa se estabeleça. Seguindo o mesmo raciocínio, se a resistência for baixa, um número menor de propágulos será necessário para que a invasão ocorra.

A relação entre pressão de propágulos, resistência dinâmica e distúrbios compõe o conjunto de fatores que se relacionam e explicam porque o número de espécies no interior de fragmentos conservados é sempre menor do que o número de espécies e ocorrências em comunidades em algum estágio de degradação. De acordo com a teoria de flutuação de recursos (Davis, Grime, & Thompson, 2000) e dependendo das características das espécies da fonte geradora de propágulos, comunidades conservadas só serão invadidas caso a resistência destas comunidades seja alterada por algum evento exógeno ou endógeno ao sistema.

Além da resistência ecológica ou invasibilidade ser dependente de características inerentes da própria comunidade, ela também é dependente da configuração e relação das metacomunidades que são formadas regionalmente (Davis, 2005). Dependendo da forma como as metacomunidades são estruturadas, a pressão de propágulos pode chegar a ser mais importante que a própria resistência do ecossistema (Holle & Simberloff, 2005; Levine, 2000).

Certamente, a pressão de propágulos sobre cada região ecológica também é distinta e deve ser levada em consideração no entendimento dos mecanismos do processo de invasão e da resistência dos tipos de vegetação do estado São Paulo. Grande parte das áreas de Floresta Ombrófila Densa e de Restinga do estado encontram-se na forma de um continuum, composto por grandes fragmentos protegidos pelo complexo de unidades de conservação da Serra do Mar. A Floresta Estacional Semidecidual, com exceção do Parque Estadual do Morro do Diabo, existe na forma de milhares de fragmentos pequenos e dispersos, vulneráveis à chegada de propágulos de espécies exóticas. Da mesma forma, os fragmentos de Cerrado amostrados geralmente estão localizados em pequenas unidades de conservação ou encontram-se altamente fragmentados e próximos de aglomerados urbanos, o que pode ser considerado um fator indireto da pressão de propágulos (Chytrý et al., 2008).

No estado de São Paulo, a Floresta Estacional Semidecidual e o cerrado *stricto sensu*, além de estarem submetidos a estresses climáticos semelhantes, passaram por processos também semelhantes de distúrbio e de pressão de propágulos. No entanto, o cerrado difere da floresta estacional por ser uma vegetação naturalmente aberta, com alta disponibilidade de luz, que possibilita o estabelecimento e o fluxo de propágulos de espécies invasoras exigentes em luz, como as gramíneas africanas e *Pinus elliottii*, que podem se desenvolver nos solos pobres e ácidos do cerrado.

5. Conclusões

Embora esta possibilidade tenha grande dificuldade prática, uma visão mais completa da resistência ou invasibilidade deve considerar todo o conjunto de espécies invasoras presentes no estado de São Paulo. Mesmo considerando o conjunto limitado de espécies, acreditamos que este estudo traz luz a observações importantes na área de biologia de invasões no estado de São Paulo, principalmente no que tange à conservação dos tipos de vegetação avaliados no estudo.

Para a conservação desses ecossistemas, pudemos demonstrar que, de forma geral, se os fragmentos forem mantidos livres de distúrbios antrópicos, são grandes as chances de que se mantenham livres da invasão por espécies não nativas, mesmo sob pressão de fonte de propágulos. Apesar das espécies avaliadas serem consideradas invasoras em outros países além do Brasil, de forma geral, as espécies raramente ocorrem em alta densidade no interior de fragmentos conservados. Mediante estas observações gerais, atenção especial deve ser direcionada às fisionomias de cerrado, pois como foi demonstrado, este ecossistema é suscetível à invasão e encontra-se ameaçado devido ao grau de fragmentação e à falta de interesse público na sua conservação.

Regra geral, são mais resistentes à invasão os ecossistemas florestais em regiões úmidas, como a Floresta Ombrófila Densa e a Restinga fechada e mais suscetíveis os ecossistemas campestres ou savânicos em regiões de clima estacional. Os ecossistemas florestais conservados apresentam alta resistência, mas quando perturbados, tornam-se suscetíveis à invasão. O cerrado *stricto sensu* conservado apresenta menor resistência a invasão quando comparado aos ecossistemas florestais, mas a magnitude como sua resistência é afetada pelos distúrbios é aparentemente menor neste ecossistema, já que os registros de invasão entre áreas conservadas e não conservadas são semelhantes.

O processo de invasão por espécies não nativas deve ser considerado como dependente das características e propriedades da comunidade, da espécie invasora e dos processos exógenos e endógenos desta comunidade. Algumas espécies não nativas são encontradas com frequência

em determinada região ecológica, independentemente das condições de conservação dos ecossistemas, mas mesmo recebendo todas as oportunidades parecem não conseguir se estabelecer em outras regiões ecológicas.

A suscetibilidade à invasão não pode ser avaliada de forma isolada, sendo fundamental que se compreendam as interações locais e os processos regionais que levam algumas comunidades do mesmo tipo vegetacional a serem invadidas e outras a se manterem livres das espécies não nativas. Alguns pesquisadores argumentam que a invasibilidade é simplesmente uma característica que se confunde com a teoria da estruturação de comunidades e de dinâmica de metacomunidades (Davis, 2005). Nesta situação, quando uma comunidade se torna menos resistente ou possui maior invasibilidade, não somente espécies não nativas, mas também espécies nativas ganham a chance de se estabelecer. Entretanto, em um contexto de fragmentos altamente impactados e inseridos em matrizes antrópicas, como no caso do estado de São Paulo, espécies não nativas com maior capacidade de competição tendem a se sobrepor às espécies nativas e se estabelecer criando comunidades monodominantes ou pobres em diversidade espécies.

Há uma diferença muito grande quando a invasibilidade dos tipos de vegetação é analisada incluindo regiões antropizadas ou considerando apenas ecossistemas naturais. Áreas conservadas apresentam maior resistência e somente serão invadidas caso uma janela seja criada por algum evento de distúrbio e caso a correta pressão de propágulos exista. Existem espécies que podem ocupar áreas antropizadas em toda uma região, mas não são capazes de vencer a resistência dos ecossistemas naturais (por exemplo, *Leucaena leucocephala*), de modo que não se constituem em ameaças relevantes à conservação da biodiversidade nativa. Por outro lado, para as fisionomias de cerrado não basta apenas que os fragmentos estejam conservados, mas também é preciso que se eliminem as fontes de propágulos de espécies potencialmente invasoras neste ecossistema. Os ecossistemas de restinga apresentam alta resistência à invasão, mas da mesma forma que nas demais regiões ecológicas, à medida que seu estado de conservação se degrada e a frequência de distúrbios aumenta, essas comunidades podem se tornar mais suscetíveis à invasão. A proporção de espécies ou de ocorrências em que a invasão se manifesta como populações maciças no interior de ecossistemas naturais é rara no estado de São Paulo, merecendo destaque *Urochloa decumbens* e *Pinus elliottii* em fisionomias abertas de cerrado, *Pteridium arachnoideum* e *Hedichium coronarium* em Floresta Ombrófila Densa. Esta constatação é relevante, pois ações de manejo devem priorizar esses casos (Durigan, Ivanauskas, Zakia, & Abreu, 2013).

6. Referências Bibliográficas

- Abreu, R. C. R. de, & Durigan, G. (2011). Changes in the plant community of a Brazilian grassland savannah after 22 years of invasion by *Pinus elliottii* Engelm. *Plant Ecology & Diversity*, 4(2-3), 269–278. <http://doi.org/10.1080/17550874.2011.594101>
- Alpert, P., Bone, E., & Holzapfel, C. (2000). Invasiveness, invasibility and the role of environmental stress in the spread of non-native plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 3(1), 52–66. <http://doi.org/10.1078/1433-8319-00004>
- Byers, J. E. (2002). Impact of non-indigenous species on natives enhanced by anthropogenic alteration of selection regimes. *Oikos*. <http://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2002.970316.x>
- Cadenasso, M. L., & Pickett, S. T. A. (2000). Linking Forest Edge Structure to Edge Function: Mediation of Herbivore Damage. *Journal of Ecology*, 88(1), 31–44.
- Cassey, P., Blackburn, T. I. M. M., Duncan, R. P., & Lockwood, J. L. (2005). Lessons from the establishment of exotic species: a meta-analytical case study using birds. *Journal of Animal Ecology*, 250–258. <http://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2004.00918.x>
- Chytrý, M., Jarošík, V., Pyšek, P., Hájek, O., Knollová, I., Tichý, L., & Danihelka, J. (2008). Separating habitat invasibility by alien plants from the actual level of invasion. *Ecology*, 89(6), 1541–1553.
- D’Antonio, C. M. D., Levine, J., & Thomsen, M. (2001). Ecosystem resistance to invasion and the role of propagule supply: a California. *Journal of Mediterranean Ecology*, 2, 233–245.
- Daehler, C. C. (2003). Performance comparisons of co-occurring native and alien invasive plants: implications for conservation and restoration. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 34, 183–211. <http://doi.org/10.1146/132403>
- Davis, M. A. (2005). Invasibility: the local mechanism driving community assembly and species diversity. *Ecography*, 28(5), 696–704.
- Davis, M. a., Grime, J. P., & Thompson, K. (2000). Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. *Journal of Ecology*, 88(3), 528–534. <http://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2000.00473.x>
- Durigan, G., Ivanauskas, N. M., Zakia, M. J. B., & Abreu, R. C. R. De. (2013). Control of Invasive Plants: Ecological and Socioeconomic Criteria for the Decision Making Process. *Natureza & Conservação*, 11(July), 23–30.
- Elton, C.S. (1958) *The Ecology of Invasions by Animals and Plants*. Methuen, London.
- Forman, R. T. T., & Alexander, L. E. (1998). ROADS AND THEIR MAJOR ECOLOGICAL EFFECTS. *Annual Review of Ecology and Systematics*. <http://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.29.1.207>
- Gelbard, J. L., & Belnap, J. (2003). Roads as Conduits for Exotic Plant Invasions in a Semiarid Landscape. *Conservation Biology*, 17(2), 420–432. <http://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2003.01408.x>

- Harper, K. A., Macdonald, S. E., Burton, P. J., Chen, J., Brososke, K. D., Saunders, S. C., & E, E. U. G. (2005). Edge Influence on Forest Structure and Composition in Fragmented Landscapes. *Conservation Biology*, 19(3), 768–782.
- Hierro, J. L., Maron, J. L., & Callaway, R. M. (2005). A biogeographical approach to plant invasions : the importance of studying exotics in their introduced and native range. *Journal of Ecology*, 5– 15. <http://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2004.00953.x>
- Hierro, J. L., Villarrea, D., Eren, Ö., Graham, J. M., & Callaway, R. M. (2006). Disturbance Facilitates Invasion: The Effects Are Stronger Abroad than at Home. *The America Naturalist*, 168(2), 144–156. <http://doi.org/10.1086/521238>
- Hobbs, R. J., & Huenneke, L. F. (1992). Disturbance, diversity, and invasion: implications for conservation. *Conserv. Biol.*, 6, 324–337.
- Hobbs, R. J., & Humphries, S. E. (1995). An Integrated Approach to the Ecology and Management of Plant Invasions. *Conservation Biology*, 9(4), 761–770.
- Holle, B. Von, & Simberloff, D. (2005). Ecological Resistance To Biological Invasion Overwhelmed By Propagule Pressure. *Ecology*, 86(12), 3212–3218. <http://doi.org/10.1890/05-0427>
- Hothorn, T., Hornik, K., & Zeileis, A. (2006). Unbiased Recursive Partitioning: A Conditional Inference Framework. *Journal of Computational and Graphical Statistics*, 15(3), 651–674. <http://doi.org/10.1198/106186006X133933>
- I3N (2015) Base de dados nacional de espécies exóticas invasoras, I3N Brasil, Instituto Hórus de Desenvolvimento e Conservação Ambiental, Florianópolis – SC. Acesso em (DATA 27/03/2015).
- IBGE – Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. (2012). Manual técnico da vegetação brasileira. Série Manuais Técnicos em Geociências., Rio de Janeiro. 271p.
- Keane, R. M., & Crawley, M. J. (2002). Exotic plant invasions and the enemy hypothesis. *Trends in Ecology & Evolution*, 17(4), 164–170.
- Kolar, C. S., & Lodge, D. M. (2001). Progress in invasion biology: predicting invaders. *Trends in ecology & evolution (Personal edition)*, 16(4), 199–204. Recuperado de <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/11245943>
- Lambrinos, J. G. (2006). Spatially variable propagule pressure and herbivory influence invasion of chaparral shrubland by an exotic grass. *Oecologia*, 147(2), 327–34. <http://doi.org/10.1007/s00442-005-0259-1>
- Levine, J. M. (2000). Species Diversity and Biological Invasions: Relating Local Process to Community Pattern. *Science*, 288(5467), 852–854. <http://doi.org/10.1126/science.288.5467.852>
- Levine, J. M., & D’Antonio, C. M. D. (1999). Elton revisited : A Review of Evidence Linking Diversity Invasibility. *Oikos*, 87, 15–26.
- Lockwood, J. L., Cassey, P., & Blackburn, T. (2005). The role of propagule pressure in explaining species invasions. *Trends in ecology & evolution*, 20(5), 223–8. <http://doi.org/10.1016/j.tree.2005.02.004>

- Lonsdale, W. M. (1999). Global Patterns of Plant Invasions and the Concept of Invasibility. *Ecology*. <http://doi.org/10.2307/176544>
- Mack, R. N., & Lonsdale, W. M. (2001). Humans as Global Plant Dispersers: Getting More Than We Bargained For. *BioScience*, 51(2), 95. [http://doi.org/10.1641/0006-3568\(2001\)051\[0095:HAGPDG\]2.0.CO;2](http://doi.org/10.1641/0006-3568(2001)051[0095:HAGPDG]2.0.CO;2)
- Matos, S., & Belinato, T. A. (2010). Interference of *Pteridium arachnoideum* (Kaulf.) Maxon.(Dennstaedtiaceae) on the establishment of rainforest trees. *Brazilian Journal of Biology*, 70, 311–316. <http://doi.org/10.1038/066042b0>
- Menuz, D. R., & Kettenring, K. M. (2012). The importance of roads, nutrients, and climate for invasive plant establishment in riparian areas in the northwestern United States. *Biological Invasions*, 15(7), 1601–1612. <http://doi.org/10.1007/s10530-012-0395-6>
- Murcia, C. (1995). Edge effects in fragmented forests: Implications for conservation. *Tree*, 10(2), 58–63.
- Pivello, V. R., Shida, C. N., & Meirelles, S. T. (1999). Alien grasses in Brazilian savannas: A threat to the biodiversity. *Biodiversity and Conservation*, 8(9), 1281–1294. <http://doi.org/10.1023/A:1008933305857>
- Pyšek, P., & Richardson, D. M. (2010). Invasive Species, Environmental Change and Management, and Health. *Annual Review of Environment and Resources*, 35(1), 25–55. <http://doi.org/10.1146/annurev-environ-033009-095548>
- R Development Core Team (2008). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.
- Rejmánek, M. (1989) Invasibility of plant communities. In: *Biological Invasions. A Global Perspective* (eds J.A. Drake, H.A. Mooney, F. di Castri, R.H. Groves, F.J. Kruger, M. Rejmánek & M. Williamson), pp. 369–388. John Wiley & Sons, Chichester
- Richardson, D. M., & Pyšek, P. (2006). Plant invasions: merging the concepts of species invasiveness and community invasibility. *Progress in Physical Geography*, 30(3), 409–431. <http://doi.org/10.1191/0309133306pp490pr>
- Richardson, D. M., & Pyšek, P. (2008). Fifty years of invasion ecology – the legacy of Charles Elton. *Diversity & distributions*, 14, 161–168. <http://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2008.00464.x>
- Richardson, D. M., Pyšek, P., Rejmánek, M., Barbour, M. G., Dane Panetta, F., & West, C. J. (2000). Naturalization and invasion of alien plants: Concepts and definitions. *Diversity and Distributions*, 6(2), 93–107. <http://doi.org/10.1046/j.1472-4642.2000.00083.x>
- Ries, L., Fletcher, R. J., Battin, J., & Sisk, T. D. (2004). Ecological Responses To Habitat Edges: Mechanisms, Models, and Variability Explained. *Annual Reviews*, 35, 491–522. <http://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.35.112202.130148>
- Santos, S. B., Pedralli, G., & Meyer, S. T. (2005). Aspectos da fenologia e ecologia de *Hedychium coronarium* (Zingiberaceae) na estação ecológica do Tripuí, Ouro Preto-MG. *Planta Daninha*, 23, 175–180. <http://doi.org/10.1590/S0100-83582005000200002>

- Vitousek, P. M., D'Antonio, C. M. D., Loope, L. L., Rejmánek, M., & West, D. B. (1997). Introduced Species : A Significant Component of Human-caused global environmental change. *New Zealand Journal of Ecology*, 21, 1–16.
- Williamson, M. (1996). The characters of successful invaders. *Biological Conservation*, 78(1-2), 163–170. [http://doi.org/10.1016/0006-3207\(96\)00025-0](http://doi.org/10.1016/0006-3207(96)00025-0)
- Zenni, R. D., & Ziller, S. R. (2011). An overview of invasive plants in Brazil. *Revista Brasileira de Botânica*, 34(3), 431–446.

Capítulo 3

Modelagem de nicho ecológico de espécies invasoras

Resumo

Objetivo: Projetar a distribuição potencial das espécies invasoras estudadas no estado de São Paulo para todo o globo com base em informações de ocorrência de área nativa e áreas invadidas e de dados climáticos de temperatura e precipitação e discutir a aplicação, limitações e as bases teóricas dos modelos de nicho ecológicos aplicados a invasões biológicas.

Material e métodos: Os dados de ocorrência utilizados foram obtidos dos portais de biodiversidade GBIF e Specieslink. Como atributos foram utilizadas as camadas bioclimáticas Bioclim de temperatura e precipitação, disponibilizadas pelo Wordclim e transformadas por meio de uma PCA. Os modelos de nicho ecológico foram executados por meio do algoritmo MaxEnt, variando o número de componentes da PCA utilizados (5, 7 e 10 componentes). Os modelos foram avaliados por meio da técnica PartialROC. Para cada espécie, os modelos de nicho foram treinados em áreas hipotéticas onde sabidamente a espécie teve oportunidades históricas de dispersão e então foram projetados para todo o globo. Como resultados, foram apresentados os mapas de distribuição binários, os limites fisiológicos de temperatura e precipitação baseados na saída dos modelos e as características de classificação climática onde ocorrem os pontos de presença para cada espécie.

Resultados: Os modelos de nicho resultaram em mapas que representam a distribuição potencial das espécies no globo. Para o conjunto de espécies avaliado, grande parte das áreas que são suscetíveis mas não foram invadidas se concentram em regiões de clima savânico e tropical úmido a semi-úmido. A avaliação dos limites fisiológicos demonstra a grande amplitude de variação de temperatura e precipitação que estas espécies podem suportar. A combinação de climas proveniente das diferentes áreas invadidas fornecidas aos modelos de nicho ecológico resulta na identificação de áreas potenciais com clima muitas vezes diferente dos locais onde a espécie é considerada nativa, revelando que, para espécies invasoras, os limites fisiológicos podem ser muito mais amplos do que o vivenciado em habitat nativo.

Conclusões: Os modelos de nicho ecológico representam uma ferramenta de caráter preditivo e explicativo muito poderosa na área de invasões biológicas. No entanto, uma série de pressupostos e limitações devem ser considerados para a correta interpretação dos modelos de distribuição resultantes. Hipóteses sobre a distribuição e configuração do diagrama BAM devem ser estabelecidos a priori, de forma a se identificar qual porção do nicho ecológico está sendo, de fato, estimada.

1. Introdução

Por muito tempo, o tema de invasões biológicas tem sido o foco da atenção de muitos pesquisadores e ecólogos por conta dos impactos negativos potenciais sobre a biodiversidade, ecossistemas e economia (Gaertner et al. 2009; Pyšek et al. 2012). De forma simplificada, os estudos sobre invasões biológicas podem ser classificados em: explicações – perguntas relacionadas ao sucesso de invasão de uma espécie em determinada local ou os motivos que levam uma espécie a se dispersar tão rapidamente – ou previsões (Williamson, 1999) que, diferentemente das explicações, são perguntas relacionadas a previsões ou de generalizações sobre a probabilidade de eventos que ainda não ocorreram (NRC, 2002).

O interesse sobre a previsão de sucesso de estabelecimento de espécies não nativas remonta aos primeiros movimentos e experimentos de introdução de espécies com objetivo de atender as necessidades e anseios humanos (NRC, 2002). Mais recentemente, considerando o agravamento do problema das invasões biológicas decorrente da globalização e do transporte de espécies para regiões muito distantes (Mack & Lonsdale, 2001), a previsão tornou-se uma ferramenta essencial também para a conservação de ecossistemas.

Na área de invasões biológicas, a predição torna-se uma ferramenta ainda mais relevante porque já se sabe que, uma vez estabelecida, a erradicação de uma espécie exótica em determinado local ou região pode ser muito difícil e custosa e, em alguns casos, até mesmo impossível (Rejmánek, 2005). Logo, prevenir a introdução de espécies potencialmente invasoras é sem dúvida a forma mais custo-efetiva de manejo. No entanto, na década de 90, com a exceção de poucos casos, chegou-se à conclusão de que poucos ou mesmo nenhum fator permitiria que se fizessem previsões consistentes sobre o sucesso ou falha de invasões (Rejmánek & Richardson, 1996).

Há muito tempo se sabe que a similaridade climática entre a região nativa e a região alvo de invasão é fundamental para que a invasão se estabeleça com sucesso (Scott & Panetta, 1993) e que a dispersão, o estabelecimento e a disseminação de espécies invasoras são por vezes limitados pela incompatibilidade climática entre a região nativa e a região alvo (Pyšek, Jarošík, & Kučera, 2003). Por conta dessas observações, pouco tempo depois da declaração de Rejmánek e Richardson (1996), surge uma nova abordagem visando prever o comportamento e os padrões das invasões biológicas, conhecida como “climate matching” (Mack 1996; NAS, 2002). Esta abordagem se baseia na teoria de nichos ecológicos como limitadores da distribuição potencial das espécies e envolve uma interpretação simples do conceito de que as espécies estariam aptas a se estabelecer em áreas que sejam compatíveis com o conjunto de condições ambientais exigidos pela espécie (Peterson, 2003).

As técnicas de “climate matching” foram aplicadas para predições sobre invasão por diversas espécies com sucesso (Martin, 2001; Welk, Schubert, & Hoffmann, 2002) e foram se desenvolvendo e se aperfeiçoando até culminarem nas ferramentas conhecidas hoje como modelos de nicho ecológico (ENM – *ecological niche models* ou *environmental niche models*) ou modelos de distribuição de espécies (Guisan & Zimmermann, 2000b). Esses modelos relacionam dados sobre a distribuição da espécie (ocorrência ou abundância em locais conhecidos) com informações sobre as características ambientais e/ou características desses locais (Elith & Leathwick, 2009). Os modelos utilizam-se das definições de nicho de Grinnell’s (1917) – que descreve o nicho como as exigências de uma espécie em termos de habitat e clima (fatores ambientais), que são expressas geograficamente – e de MacArthur (1972) – que integra as definições de nicho de exigências

ambientais e do papel das espécies – que tratam o nicho ecológico como o limitador na distribuição geográfica de uma espécie (Peterson, 2003).

Em invasões biológicas especificamente, os modelos de nicho ecológico relacionam os pontos de ocorrência – seja em área nativa ou em outras regiões onde se sabe que a espécie é invasora (Jiménez-Valverde et al., 2011) – com as características ambientais e hipóteses sobre quais características ambientais definiriam o nicho ecológico da espécie são estabelecidas. Este nicho é então projetado no espaço geográfico para se classificarem as regiões entre aquelas que estão dentro e fora do nicho da espécie (Peterson & Vieglais, 2001; Peterson, 2001), regiões onde a espécie não nativa encontraria ou não condições ambientais para se estabelecer. Além do potencial preditivo, a modelagem de nicho ecológico pode avaliar o potencial de espécies não nativas ou invasoras em áreas e vizinhanças de onde a espécie já se encontra, identificando regiões chaves e locais potenciais como corredores ou áreas de expansão das frentes de invasão, permitindo que sejam direcionados esforços para prevenir a invasão nesses locais (Broennimann & Guisan, 2008).

Apesar das críticas e da atenção exigida com relação aos pressupostos básicos dos modelos de nicho ecológico (Guisan & Thuiller, 2005; Hulme, 2003) e de limitações quanto à inclusão de processos locais (Ficetola, Thuiller, & Miaud, 2007), a eficiência destes modelos em prever invasões é de crucial importância para prevenir ou manejar invasões (Gallien, Münkemüller, Albert, Boulangeat, & Thuiller, 2010; Peterson & Vieglais, 2001). O desenvolvimento de algoritmos cada vez mais eficientes – MaxEnt, GARP, RandomForest, SVM – a grande quantidade de informações sobre a ocorrência das espécies disponíveis em bancos de dados públicos e a quantidade cada vez maior de informações ambientais disponibilizadas na forma de layers ou camadas para todo o globo (Thuiller et al., 2008) fazem desses modelos ferramentas que demandam baixo investimento de tempo ou dinheiro, tornando-se populares e com aplicações em diversos estudos relacionados com invasões biológicas (Iguchi et al., 2004; Peterson, 2003; Peterson, Papes, & Kluza, 2003; Skovl, 2000; Thuiller et al., 2008).

Considerando-se o potencial preditivo e a necessidade de dados que permitam ações proativas para evitar novas invasões ou ações de manejo e proposições de políticas mais eficientes na área de invasões biológicas, este estudo teve como objetivo modelar a distribuição potencial de 10 espécies não nativas consideradas de alto risco no estado de São Paulo, projetando os modelos para todo o globo com base em informações de habitat nativo e invadido. Com base nesses modelos e nos pontos de ocorrência obtidos, extraímos informações do nicho grinelliano de cada espécie com relação aos limites e preferências em função das características e variáveis climáticas (temperatura e precipitação). Por fim, discutimos como os pressupostos e o arcabouço teórico por trás dos modelos de nicho ecológico, frequentemente ignorados em muitos outros estudos já realizados, podem afetar e até mesmo nublar repostas provenientes de modelos de nicho ecológico na área de invasões biológicas.

2. Material e métodos

2.1. Ocorrências e dados ambientais

A abordagem de projeção das distribuições potenciais em todo o planeta requer a utilização de todos os pontos de ocorrência da espécie que estejam disponíveis em habitat nativo e invadido quanto das regiões nativas. O maior repositório global de dados de ocorrência é o GBIF (*Global*

Biodiversity Information Facility), um portal de informações sobre a biodiversidade, de onde foram extraídas informações sobre a distribuição global das espécies (<http://www.gbif.org>). Completamos as ocorrências das espécies não nativas para o Brasil por meio do portal brasileiro de informações sobre a biodiversidade – o specieslink (<http://splink.cria.org.br/>), que disponibiliza informações primárias e desenvolve ferramentas para análise e síntese sobre a biodiversidade.

O controle de qualidade dos dados de ocorrência consistiu principalmente em remover dados duplicados e dados localizados fora das regiões descritas nos bancos de dados (em nível de país). Aplicamos um procedimento de filtragem dos dados de ocorrência pela proximidade, pelo qual, a partir de um conjunto de pontos de ocorrência com distância menor de 150 km, mantivemos apenas um dos pontos para ser utilizado nos modelos de distribuição. Este procedimento foi aplicado de forma a evitar enviesamento de informações ambientais a serem fornecidas pelos modelos devido à alta densidade de pontos de ocorrência em algumas áreas, em especial para a América Central e América do Sul.

As camadas bioclimáticas foram obtidas do banco de dados Worldclim (<http://www.worldclim.org/>), com resolução espacial de 10 minutos. O conjunto de camadas climáticas do Worldclim inclui 19 variáveis, que representam informações de temperatura e precipitação, com valores médios, de máxima, mínima e desvios, em intervalos de tempo ou períodos definidos, como seco e chuvoso (Tabela 6). Deste conjunto de dados, mantivemos todas as variáveis, com exceção das variáveis bio8, bio9, bio18 e bio19, que representam respectivamente informações sobre temperatura média no trimestre mais seco e mais úmido e precipitação no trimestre mais quente e mais frio. Essas variáveis apresentam algumas distorções, perceptíveis em macro escala, decorrentes de interpolações dos algoritmos em áreas com falta de informações no espaço. Para evitar colinearidade e superajuste dos modelos de nicho (Peterson & Nakazawa, 2007), reduzimos a dimensionalidade do espaço ambiental, transformando as 15 variáveis bioclimáticas por meio de uma PCA, restando para análise os 10 primeiros componentes da PCA, que respondem por 99% da variação dos dados.

Tabela 6 – Descrição das variáveis Bioclim do banco de dado Worldclim utilizadas na modelagem preditiva de distribuição espacial de espécies não nativas em escala global.

Bioclim	Descrição
Bio1	Temperatura média anual (°C)
Bio2	Variação de temperatura média diurna (°C)
Bio3	Isotermalidade (Bio02 ÷ Bio07)
Bio4	Sazonalidade de temperatura (Desvio Padrão)
Bio5	Temperatura máxima da semana mais quente (°C)
Bio6	Temperatura mínima na semana mais fria (°C)
Bio7	Amplitude Térmica Anual (Bio05-Bio06) (°C)
Bio10	Temperatura média do período mais quente (°C)
Bio11	Temperatura média do período mais frio (°C)
Bio12	Precipitação anual (mm)
Bio13	Precipitação da semana mais chuvosa do ano (mm)
Bio14	Precipitação da semana mais seca (mm)
Bio15	Sazonalidade da precipitação (C of V)

Bio16	Precipitação do período mais chuvoso (mm)
Bio17	Precipitação do período mais seco (mm)

2.2. Modelos de nicho ecológico e hipóteses de dispersão

A integração dos dados de ocorrência das espécies não nativas e dos dados ambientais foi feita por meio do algoritmo de máxima entropia (MaxEnt - Phillips et al. 2006). MaxEnt estima a adequação de cada célula gerando uma distribuição de probabilidade de máxima entropia a partir das camadas de variáveis ambientais sobre a região alvo, que é sujeita às restrições dos dados presenças observadas. Para todos os modelos gerados, as configurações específicas foram 20% dos dados para teste com 10 réplicas geradas com aplicação de bootstrap e semente aleatória. O algoritmo MaxEnt produz uma camada adicional de “clamping” dos modelos (ex: estendendo os valores terminais de suscetibilidade para além dos limites das variáveis apresentadas na região de calibração do modelo), incorporando combinações das variáveis ambientais que não existem na região de treinamento e que podem levar a superajuste do modelo. Como desejamos evitar ao máximo o superajuste, os modelos foram gerados permitindo extrapolação, sem utilizar a opção de “clamping”.

Os modelos de nicho ecológico devem ser treinados apenas em áreas que foram acessíveis à espécie durante o período histórico de dispersão (Barve et al., 2012). Para excluir áreas não acessadas por cada uma das espécies, delimitamos polígonos no espaço geográfico limitando estas áreas no processo de treinamento para cada espécie. As áreas de movimento delimitadas constituem hipóteses sobre a limitação de dispersão e foram baseadas em áreas de buffer criada com base nos dados de ocorrência disponíveis. A ideia foi excluir do treinamento áreas que sabidamente não foram acessadas – como áreas em círculos polares por exemplo – áreas que sabidamente a espécie não tenha acessado ou as quais não se sabe se a espécie está ou não presente devido à limitação da amostragem dos dados.

Para cada espécie foram gerados três modelos de nicho, variando o número de componentes da PCA das variáveis bioclimáticas transformadas. Foram gerados modelos utilizando os cinco primeiros componentes, sete primeiros componentes e dez componentes, visando selecionar o melhor modelo decorrente do procedimento de avaliação.

2.3. Avaliação de qualidade dos modelos e mapas binários

Realizamos análises de ROC parcial (Peterson, Papes, & Soberón, 2008) para cada modelo. No caso de algoritmos que utilizam apenas dados de presença, dados de background são utilizados para calcular os erros de comissão (tanto real quanto aparentes) na avaliação ROC. No entanto, interpretação de avaliações ROC's que utilizam apenas de dados de presença e background diferem do ROC convencional que utiliza dados de presença e ausência. A diferenciação é necessária pois a avaliação passa a ser feita entre presença e um ponto aleatório e não mais entre presença e ausência verdadeira. Geralmente o que se observa ao utilizar pontos aleatórios é a translocação da curva AUC que se move artificialmente para a direita produzindo valores relativamente baixos de AUC. Logo, a interpretação direta dos valores de AUC feita de forma convencional não é apropriada para modelos que se utilizam apenas de dados de presença, já que os valores de AUC estão condicionados a

proporção de dados de presença em relação ao tamanho da área de estudo de onde os pontos de background são extraídos.

Por esta razão, utilizamos a técnica de ROC parcial (Peterson et al., 2008) que ao invés de avaliar uma medida de performance global, permite enfatizar um subsetor do espaço ROC, ignorando setores que representam por exemplo altas taxas de omissão – classificações incorretas dos pontos de ocorrência e/ou áreas com altas taxas de comissão – ausências classificadas incorretamente. Desta forma, a avaliação é conduzida somente na porção da curva ROC que provê previsões com níveis aceitáveis da taxa de omissão e restringe o espectro de previsões àquele onde os modelos estão de fato a gerar estimativas (MaxEnt está limitado à faixa de previsão de 40-90% de falsos positivos).

Calculamos as AUC parciais utilizando a ferramenta PartialROC, disponível no pacote ENMGadgets (Barve & Barve, 2014), um pacote de R que fornece ferramentas para modelagem de nicho ecológico. Apresentamos os resultados da ROC parcial como a razão (razão de AUC) entre a AUC parcial calculada para cada modelo e a AUC parcial de um modelo nulo – com previsões randômicas sobre suscetibilidade. As manipulações de bootstrapping foram executadas internamente para avaliar o significado estatístico da razão de AUC obtida, sendo avaliadas por meio de um teste unicaudal com significado estatístico (valor de $p \leq 0.05$), através da contagem do número de repetições de bootstrap dos índices com razão de AUC < 1 e o número total de reamostragens. As reamostragens de bootstrap consistiram em utilizar 50% dos pontos de teste com substituição, repetidos 1000 vezes, a partir do conjunto total de dados de teste. Mantivemos os modelos com maior proporção razão de AUC média para cada cenário.

Para produzir os mapas binários de potencial de distribuição espacial da espécie, utilizamos como limiar (threshold) o valor que incluísse no mínimo 90% dos dados de ocorrência do treinamento (Peterson, Papes, & Eaton, 2007), assumindo a possibilidade de que até 10% dos dados de presença estejam incorretos. Extraímos informações das variáveis bioclimáticas com base nos mapas binários das regiões que foram classificadas como potenciais, para gerar gráficos de limiares fisiológicos para temperatura e precipitação. Os limiares foram representados na forma de gráficos de linha, apresentados os valores extremos encontrados no globo (world range), os limiares de temperatura e precipitação para a espécie no mundo (world model) e os valores dos limiares de precipitação e temperatura apenas para o estado de São Paulo (São Paulo model). Também extraímos as informações das variáveis ambientais em função dos pontos de ocorrência, gerando histogramas de temperatura e precipitação que indicam as faixas climáticas preferenciais ocupadas pelas espécies não nativas. Por fim, também extraímos informações dos pontos de ocorrência sobre a classificação climática de Köppen (Kottek, Grieser, Beck, Rudolf, & Rubel, 2006) nos locais onde estes pontos estão localizados, gerando histogramas que representam as classes climáticas preferencias de cada espécie não nativa.

3. Resultados

3.1. *Psidium guajava*

Figura 55 – Pontos de ocorrência de *Psidium guajava* obtidos, destacando os pontos filtrados e utilizados nos modelos de distribuição (vermelho).

De um total de 2771 pontos, mantivemos 483 ocorrências após o procedimento de filtragem dos pontos pela distância no espaço geográfico (Figura 55). Os modelos selecionados pela ROC parcial foram os modelos gerados utilizando os sete primeiros componentes da PCA (Figura 56). O modelo de distribuição de *P. guajava* indica que a espécie tem potencial para ocupar praticamente toda a região tropical de climas quentes e uma parcela dos subtrópicos de clima moderado como na região mais ao sul da América do Sul. A maior parte da distribuição se concentra nas áreas úmidas, mas a espécie também pode ser encontrada em áreas de clima semi-úmido e semi-árido como em partes de Zimbábue, Costa sul da Índia e norte da Austrália. Segundo a classificação de Köppen (Figura 57), a maioria dos pontos ocorre em áreas tropicais e temperadas, sendo a maioria absoluta em áreas tropicais de savana (Aw) e em áreas temperadas marcadas pela ausência de estação seca e com verões quentes (Cfa). Pelos gráficos de limites de temperatura e precipitação (Figura 58) observamos que *P. guajava* parece ser mais exigente com relação à temperatura, preferindo temperaturas mais altas, e mais tolerante a baixas precipitações. No estado de São Paulo a espécie parece estar mais restrita a áreas com menor precipitação e valores mais elevados de temperatura (acima de 20 °C). Os histogramas de frequência dos pontos de ocorrência mostram que a espécie ocupa com mais frequência áreas com faixa de temperatura entre 21 e 26 °C e temperaturas máximas entre 30 e 33 °C (Figura 59). Apesar de se concentrar nas faixas de maior temperatura e precipitação, a espécie é encontrada com mais frequência em áreas com precipitações entre 1000 e 2000 mm anuais e precipitação na semana mais seca próxima de zero (Figura 60). Estes resultados demonstram que *P. guajava* ocupa áreas com temperaturas mais elevadas mas não possui muita restrição quanto à precipitação, preferindo áreas de baixa precipitação, mas não ocorrendo em regiões de clima estritamente árido.

Figura 56 – Modelo de distribuição espacial de *Psidium guajava* projetado para todo o mundo. Áreas em verde representam as áreas potenciais para ocorrência da espécie.

Figura 57 – Pontos de ocorrência de *Psidium guajava* em diferentes regiões do mundo, segundo a classificação climática de Köppen.

Figura 58 – Limites das variáveis de temperatura e precipitação para todo o mundo (World Range) e resultantes dos modelos de distribuição de *Psidium guajava* nas áreas consideradas como potenciais para o mundo (World Model) e para São Paulo (São Paulo Model).

Figura 59 – Histograma de frequência dos pontos de ocorrência de *Psidium guajava* no mundo, em classes de clima com base em diferentes variáveis de temperatura.

Figura 60 – Histograma de frequência dos pontos de ocorrência de *Psidium guajava* no mundo, em classes baseadas em variáveis de precipitação pluviométrica. .

3.2. *Leucaena leucocephala*

Figura 61 –Pontos de ocorrência de *Leucaena leucocephala* obtidos, destacando os pontos filtrados e utilizados nos modelos de distribuição (vermelho).

Do total de 2704 pontos de presença de *L. leucocephala*, utilizamos 629 para gerar os modelos de distribuição da espécie após o procedimento de seleção por distância (Figura 61). Segundo os modelos de distribuição, *L. leucocephala* ocorre em praticamente toda a extensão Tropical (desde áreas superúmidas até semiáridas) e em porções de regiões Temperadas úmidas, como ao Sul da China e Sul do Brasil (Figura 62). Pelos pontos de ocorrência classificados segundo Köppen (Figura 63), os pontos estão majoritariamente localizados em áreas Tropicais de savana (Aw) e em menor escala nas regiões de clima temperado sem estações marcadas por seca (Cfa) ou de clima árido quente de desertos (BWh) e de estepes (BSh). Observando-se os limites de temperatura e precipitação (Figura 64), percebemos que a espécie evita regiões de baixas temperaturas e é mais tolerante a extremos de precipitação. Os modelos apontam áreas suscetíveis para *L. leucocephala* com valores de temperatura média entre 12.1 a 27.3 °C, valores de temperatura média no período mais frio entre 3.9 e 26.5 °C e valores de temperatura média no período mais quente entre 18.5 e 31 °C. A precipitação anual varia entre 124 e 2700 mm e os valores de precipitação no período mais seco podem ser próximos de zero. Dentro dos intervalos apresentados, os histogramas de temperatura (Figura 66) indicam que *L. leucocephala* possui preferência pela faixa de temperaturas mais altas e que praticamente nunca ocorre em regiões com temperaturas menores que zero. Os histogramas de precipitação mostram que, apesar de ocorrer em ampla faixa de precipitação, a espécie se concentra preferencialmente na faixa de precipitações de até 2000 mm e pode tolerar precipitações de menos de 100 mm no período mais seco.

Figura 62 – Modelo de distribuição espacial de *Leucaena leucocephala* projetado para o mundo. Áreas em verde representam as áreas potenciais para ocorrência da espécie.

Figura 63 – Pontos de ocorrência de *Leucaena leucocephala* em todo o mundo, em cada região segundo a classificação climática de Köppen.

Figura 64 – Limites das variáveis de temperatura e precipitação para todo o mundo (World Range) e resultantes dos modelos de distribuição de *Leucaena leucocephala* nas áreas consideradas como potenciais para o mundo (World Model) e para São Paulo (São Paulo Model).

Figura 65 – Histograma de frequência dos pontos de ocorrência de *Leucaena leucocephala* no mundo, em classes segundo as variáveis de precipitação pluviométrica.

Figura 66 – Histograma de frequência dos pontos de ocorrência de *Leucaena leucocephala* no mundo, em classes segundo variáveis bioclimáticas de temperatura.

3.3. *Hedychium coronarium*

Figura 67 – Pontos de ocorrência de *Hedychium coronarium* obtidos, destacando os pontos filtrados e utilizados nos modelos de distribuição (vermelho).

Reunimos um total de 996 pontos de ocorrência de *H. coronarium*. De sua área nativa na Índia, apenas cinco pontos foram encontrados disponíveis nos bancos de dados. Do total de pontos obtidos, mantivemos 312 registros para serem utilizados nos modelos de distribuição (Figura 67). Pelo modelo de distribuição, *H. coronarium* tem potencial para ocupar principalmente áreas de clima tropical úmido. Na América do Sul, os modelos apontam como adequadas praticamente toda a região tropical úmida e superúmida do continente e parte de áreas temperadas e boreais úmidas do Uruguai e Chile. Na região nativa, apenas as regiões de clima úmido e semi-úmido foram apontadas como adequadas para a espécie (Figura 68). Pela classificação dos pontos de ocorrência segundo os tipos climáticos de Köppen (Figura 69), observamos que a espécie é mais exigente com relação à umidade disponível e nem tão exigente com relação à temperatura. A espécie pode ocorrer em áreas classificadas como tropicais e temperadas, sem estações secas ou com estações secas em determinado período do ano, mas principalmente em áreas tropicais de floresta (Af) e savana (Aw) e em regiões temperadas com verão quente e sem estação seca definida (Cfa). A distribuição de *H. coronarium* fica restrita à faixa de temperatura média entre 11.1 e 27 °C, com temperaturas mínimas na semana mais fria chegando a 0°C e temperatura média do período mais frio entre 5.5 e 26.3 °C (Figura 70). A precipitação anual mínima das regiões de ocorrência da espécie é de 1001 mm, compreendendo apenas climas úmidos. No entanto, a espécie é capaz de suportar condições de baixa pluviosidade como 12 mm de precipitação no período mais seco. Nos histogramas de precipitação observamos que a espécie fica concentrada na faixa entre 1000 mm e 2500 mm de chuva, sendo capaz de sobreviver nas faixas entre 0 e 100 mm no período mais seco, mas a maioria dos pontos se concentram na faixa entre 100 e 300 mm de chuva no período de estiagem (Figura 71). Apesar de ocorrer em temperaturas mais baixas, a espécie tem preferência por ambientes de clima mais quente, ocupando principalmente as faixas de temperatura média entre 23 e 26 °C (Figura 72), mesmo no período mais frio do ano (Bio11).

Figura 68 – Modelo de distribuição espacial de *Hedychium coronarium* projetado para o mundo. Áreas em verde representam as áreas potenciais para ocorrência da espécie.

Figura 69 – Número de pontos de ocorrência de *Hedychium coronarium* entre regiões do mundo segundo a classificação climática de Köppen.

Figura 70 – Limites das variáveis de temperatura e precipitação para todo o mundo (World Range) e resultantes dos modelos de distribuição de *Hedygium coronarium* nas áreas consideradas como potenciais para o mundo (World Model) e para São Paulo (São Paulo Model).

Figura 71 – Histograma de frequência dos pontos de ocorrência de *Hedychium coronarium* no mundo, por classe climáticas, com base em variáveis de precipitação pluviométrica.

Figura 72 – Histograma de frequência dos pontos de ocorrência de *Hedychium coronarium* no mundo, em classes segundo variáveis bioclimáticas de temperatura.

3.4. *Calotropis procera*

Figura 73 – Todos os pontos de ocorrência de *Calotropis procera* obtidos, destacando os pontos filtrados e utilizados nos modelos de distribuição (vermelho).

Reunimos, no total, 1054 pontos de ocorrência de *C. procera* no mundo, sendo que, destes, 315 permaneceram após o procedimento de seleção de dados pelo critério de distância mínima (Figura 73). Para *C. procera*, foi possível obter um número maior de pontos provenientes de sua área nativa, que parte do norte do continente Africano, África tropical e algumas regiões da Ásia. Segundo os modelos de distribuição de *C. procera*, as áreas potenciais estão concentradas nas regiões tropicais de superúmida a áridas e em porções menores de áreas classificadas como temperadas áridas e semiáridas, como no norte da Argentina, porções da China e Austrália (Figura 74). Dentre as regiões tropicais, os pontos de ocorrência utilizados se concentram majoritariamente em regiões classificadas como tropicais de savana (Aw) e em regiões áridas de clima quente (Bsh) (Figura 75). Todas estas observações são reforçadas ao observamos os limites de temperatura e pressão dos modelos de distribuição de *C. procera* (Figura 76). A espécie tem como limites a temperatura média anual variando entre 14.3 e 28.7 °C, com temperaturas máximas na semana mais quente próximas de 40 °C. Os limites de precipitação anual apontados pelos modelos ficam entre 219 e 1911 mm, os limites para precipitação no período mais chuvoso entre 112 e 921 mm e os limites para precipitação no período mais seco entre 0 e 192 mm. Os histogramas mostram que, dentro da faixa de temperatura média anual em que a espécie *C. procera* já foi registrada, ela se encontra com mais frequência nas faixas de altas temperaturas entre 25 e 28 °C (Figura 78). Mesmo no período mais frio, os registros se concentram na faixa de temperatura média de 20 a 27 °C. Em termos de precipitação, as ocorrências se concentraram na faixa entre 500 e 1500 mm de precipitação anual e entre 0 e 50 mm no período mais seco (Figura 77).

Figura 74 – Modelo de distribuição espacial de *Calotropis procera* projetado para o mundo. Áreas em verde representam as áreas potenciais para ocorrência da espécie.

Figura 75 – Pontos de ocorrência de *Calotropis procera* em diferentes regiões climáticas, segundo a classificação de Köppen.

Figura 76 – Limites das variáveis de temperatura e precipitação para todo o mundo (World Range) e resultantes dos modelos de distribuição de *Calotropis procera* nas áreas consideradas como potenciais para o mundo (World Model) e para São Paulo (São Paulo Model).

Figura 77 – Histograma de frequência dos pontos de ocorrência de *Calotropis procera* no mundo, em classes de clima segundo variáveis climáticas baseadas na precipitação pluviométrica.

Figura 78 – Histograma de frequência dos pontos de ocorrência de *Calotropis procera* no mundo, por classes de clima baseadas em variáveis de temperatura.

3.5. *Schizolobium parahyba*

Figura 79 – Todos os pontos de ocorrência de *Schizolobium parahyba* obtidos, destacando os pontos filtrados e utilizados nos modelos de distribuição (vermelho).

Para *S. parahyba* obtivemos 478 pontos, distribuídos entre América do Sul e América Central, regiões que abrangem a ocorrência natural da espécie. Deste total, utilizamos 150 pontos nos modelos de distribuição da espécie (Figura 79). Os modelos para *S. parahyba* apontam como áreas potenciais principalmente as tropicais e temperadas de alta umidade na América do Sul, incluindo grandes áreas no Brasil, Honduras, Nicarágua e pequenas áreas do México, Argentina e Estados Unidos. No continente africano, as áreas potenciais se limitam à faixa tropical de alta umidade no Gabão e República Democrática do Congo. A surpresa fica por conta das áreas apontadas como potenciais na Europa, incluindo parte da Alemanha, Inglaterra, Irlanda e França (Figura 80). Os pontos de ocorrência estão localizados principalmente na região tropical (Aw, Af e Am), mas também nas temperadas (Cfa) e com menor frequência nas temperadas marcadas por alguma estação seca (Figura 81). Os limites de temperatura extraídos dos modelos de distribuição indicam que *S. parahyba* pode ocorrer em locais com temperaturas médias entre 3.3 e 26.9 °C e temperatura média no período mais frio entre -4.7 e 26.5 °C (Figura 82). A espécie possui tolerância ao frio, podendo suportar temperaturas baixas e geadas. Com relação aos limites de precipitação, os modelos apontam que a espécie aparenta ser ainda menos exigente, ocorrendo entre faixas de 635 e 3099 mm de precipitação anual e entre 14 e 544 mm de precipitação no período mais seco. Entretanto, os histogramas dos pontos de ocorrência não indicam que a espécie ocorre em temperaturas extremamente baixas e preferencialmente ocupa áreas com faixa de temperatura média anual entre 18 e 25 °C e com temperatura média no período mais frio preferencialmente entre 15 e 25 °C (Figura 84). Os histogramas de precipitação com relação aos pontos de ocorrência aparentam maior concordância com os modelos, mostrando que a espécie ocorre principalmente nas faixas de 1000 a 2500 mm de precipitação anual e é capaz de suportar períodos sem chuvas, como mostra o histograma para a variável Bio17 (Figura 83).

Figura 80 – Modelo de distribuição espacial de *Schizolobium parahyba* projetado para o mundo. Áreas em verde representam as áreas potenciais para ocorrência da espécie.

Figura 81 – Pontos de ocorrência de *Schizolobium parahyba* em todo o mundo, agrupados por região segundo a classificação climática de Köppen.

Figura 82 – Limites das variáveis de temperatura e precipitação para todo o mundo (World Range) e resultantes dos modelos de distribuição de *Schizolobium parahyba* nas áreas consideradas como potenciais para o mundo (World Model) e para São Paulo (São Paulo Model).

Figura 83 – Histograma de frequência dos pontos de ocorrência de *Schizolobium parahyba* no mundo, por classe de clima com base em variáveis de precipitação.

Figura 84 – Histograma de frequência dos pontos de ocorrência de *Schizolobium parahyba* no mundo, por classe de clima com base em variáveis de temperatura.

3.6. *Pteridium arachnoideum*

Figura 85 – Todo os pontos de ocorrência de *Pteridium arachnoideum* obtidos, destacando os pontos filtrados e utilizados nos modelos de distribuição (vermelho).

Apesar da espécie ser considerada cosmopolita, os 532 pontos de *P. arachnoideum* disponíveis foram encontrados apenas na faixa da América do Sul até a América Central (Figura 85). Destes pontos, mantivemos 213 registros de ocorrência para alimentar os modelos de distribuição. O modelo selecionado para *P. arachnoideum* indica em maior parte áreas tropicais de áridas a úmidas e temperadas de alta umidade (Figura 86). Em pequenas frações da área potencial existem climas classificados como temperado úmido, na costa leste dos Estados Unidos e na pequena porção indicada como potencial na Europa. Na América do Sul foram classificadas como potenciais porções da Bolívia, Peru, Argentina e Colômbia e, no Brasil, as regiões Sul, Litoral, Centro e frações da Amazônia. Os pontos de ocorrência ocorrem principalmente em climas tropicais de savana (Aw) e temperados sem estação seca e de verão com altas temperaturas (Cfa) (Figura 87). Os limites de temperatura e precipitação extraídos dos modelos de distribuição para *P. arachnoideum* indicam que a espécie não ocorre em baixas temperaturas, mas adapta-se abaixo ou altas precipitações (Figura 88). Os valores ficam entre 12 e 26.7 °C para a temperatura média anual, entre 8 e 25.3 °C para temperatura média no período mais frio e entre 15.1 e 28.8 °C para a temperatura média no período mais quente. Os valores de precipitação ficam entre 579 e 2438 mm para precipitação anual e entre 1 e 333 mm de precipitação no período mais seco do ano. Os histogramas de frequência da distribuição baseados em temperatura e precipitação refletem os mesmos resultados extraídos dos limites das variáveis bioclimáticas dos modelos de distribuição. *P. arachnoideum* ocorre com mais frequência na faixa de temperatura média entre 15 e 25 °C e no período mais frio entre temperaturas médias praticamente dentro da mesma faixa, entre 14 e 24 °C. Os valores de precipitação anual adequados para a ocorrência da espécie se concentram na faixa entre 1000 e 2000 mm.

Figura 86 – Modelo de distribuição espacial de *Pteridium arachnoideum* projetado para o mundo. Áreas em verde representam as áreas potenciais para ocorrência da espécie.

Figura 87 – Pontos de ocorrência de *Pteridium arachnoideum* por região climática, segundo a classificação climática de Köppen.

Figura 88 – Limites das variáveis de temperatura e precipitação para todo o mundo (World Range) e resultantes dos modelos de distribuição de *Pteridium arachnoideum* nas áreas consideradas como potenciais para o mundo (World Model) e para São Paulo (São Paulo Model).

Figura 89 – Histograma de frequência dos pontos de ocorrência de *Pteridium arachnoideum* no mundo, por classes separadas com base em variáveis de precipitação pluviométrica.

Figura 90 – Histograma de frequência dos pontos de ocorrência de *Pteridium arachnoideum* no mundo, por classe de clima com base em variáveis de temperatura

3.7. *Pinus elliottii*

Figura 91 – Todos os pontos de ocorrência de *Pinus elliottii* obtidos, destacando os pontos filtrados e utilizados nos modelos de distribuição (vermelho).

Para a espécie *P. elliottii* reunimos, no total, 236 pontos de ocorrência, concentrados na região nativa no Sudeste dos Estados Unidos e no sudeste e litoral do Brasil. Destes pontos, apenas 73 foram utilizados para gerar os modelos de distribuição (Figura 91). Os pontos de ocorrência ficam localizados massivamente nas regiões classificadas como temperadas, sem estação seca e com verões quentes (Cfa) (Figura 93). Os modelos de distribuição gerados concentram os pontos de ocorrência potencial em áreas costeiras, no sudeste dos Estados Unidos, do Brasil e da China. Outras áreas potenciais estão no Caribe, México, costa oeste dos Estados Unidos, Madagascar, porções do continente africano e da Europa e Japão. Segundo os modelos, *P. elliottii* se adapta bem a regiões de clima tropical e temperado de úmido a subúmido (Figura 92). Os modelos indicam que *P. elliottii* pode ocorrer em uma grande amplitude de temperatura, incluindo regiões com temperaturas abaixo de 0°C, com limites de temperatura média entre -16.4 e até 27.1 °C e entre -34.4 °C e 25.4 °C de temperatura média no período mais frio (Figura 94). Esses valores devem ser decorrentes da inclusão, no modelo, de áreas da porção noroeste da Europa. O mesmo é válido para a precipitação. Neste caso, os modelos apontam áreas com variação de precipitação anual entre 53 e 2215 mm por ano e com precipitação no período mais seco entre 0 e 278 mm. Analisando os histogramas dos pontos de ocorrência baseados em variáveis de temperatura e precipitação, verifica-se que, apesar da ampla faixa, apenas um ponto está no limite extremo de baixas temperaturas, sendo que a maioria dos pontos está localizada na faixa entre 17 e 23 °C de temperatura média e no período mais frio entre 10 e 20 °C de temperatura média (Figura 95). Para precipitação, os valores se concentram em faixas intermediárias entre 1250 e 1750 mm de precipitação anual e entre 100 e 300 mm de chuva no período mais seco (Figura 96).

Figura 92 – Modelo de distribuição espacial de *Pinus elliottii* projetado para o mundo. Áreas em verde representam as áreas potenciais para ocorrência da espécie.

Figura 93 – Pontos de ocorrência de *Pinus elliottii* em diferentes regiões do mundo, segundo a classificação climática de Köppen.

Figura 94 – Limites das variáveis de temperatura e precipitação para todo o mundo (World Range) e resultantes dos modelos de distribuição de *Pinus elliottii* nas áreas consideradas como potenciais para o mundo (World Model) e para São Paulo (São Paulo Model).

Figura 95 – Histograma de frequência dos pontos de ocorrência de *Pinus elliottii* no mundo, entre classes de clima separadas com base em variáveis de precipitação pluviométrica.

Figura 96 – Histograma de frequência dos pontos de ocorrência de *Pinus elliottii* no mundo, por categorias de clima baseadas em variáveis de temperatura.

3.8. *Urochloa decumbens*

Figura 97 – Todos os pontos de ocorrência de *Urochloa decumbens* obtidos, destacando os pontos filtrados e utilizados nos modelos de distribuição (vermelho).

Para a gramínea *U. decumbens*, obtivemos um total de 666 pontos, localizados principalmente nas Américas Central e do Sul e na região nativa da África central. Destes, 197 foram utilizados para gerar os modelos de distribuição (Figura 97). Em sua maioria, os pontos de ocorrência estão localizados nas regiões de savana (Aw) e em regiões temperadas sem estação seca e com verão quente (Cfa). Com menor frequência, a espécie também ocorre em regiões de clima árido (BSh e BWk) (Figura 99). Os modelos de distribuição indicam como áreas potenciais para *U. decumbens* principalmente as áreas de clima tropical de superúmido a semiárido e, em menor escala, e regiões de clima temperado superúmido e úmido (Figura 98). As regiões potenciais estão localizadas na África Central, onde a espécie é nativa, e em grande parte do Brasil, da América Central, Costa Sudeste dos Estados Unidos, o conjunto de ilhas que engloba Indonésia, Filipinas e Papua Nova Guiné e a Costa leste da Austrália. Os limites de temperatura e precipitação extraídos dos modelos de distribuição mostram que *U. decumbens* está limitada a uma faixa estreita de temperaturas, em locais com pequena variação de temperatura anual, evitando temperaturas baixas e regiões de baixa precipitação, tolerando altas precipitações (Figura 100). Para a temperatura média, *U. decumbens* ocorre entre 15.5 e 26.9 °C e em locais onde a temperatura média no período mais frio não extrapole os limites de 11.7 e 26.5 °C. Para a precipitação, embora ocorra na faixa entre 916 e 3069 mm anuais, a espécie pode suportar precipitações entre 10 e 476 mm na estação seca. Os histogramas de frequência dos pontos de ocorrência baseados em variáveis de temperatura e precipitação reforçam os resultados dos modelos de distribuição que foram gerados para *U. decumbens*. Os histogramas de temperatura mostram que a espécie ocorre em faixas de temperatura mais alta, entre 18 e 23 °C de temperatura média, e na faixa entre 16 e 22 °C no período mais frio do ano (Figura 102). Para precipitação, a espécie ocorre principalmente na faixa entre 1000 e 1500 mm anuais e entre 0 e 200 mm no período mais seco do ano (Figura 101).

Figura 98 – Modelo de distribuição espacial de *Urochloa decumbens* projetado para o mundo. Áreas em verde representam as áreas potenciais para ocorrência da espécie.

Figura 99 – Pontos de ocorrência de *Urochloa decumbens* em diferentes regiões do mundo segundo a classificação climática de Köppen.

Figura 100 – Limites das variáveis de temperatura e precipitação para todo o mundo (World Range) e resultantes dos modelos de distribuição de *Urochloa decumbens* nas áreas consideradas como potenciais para o mundo (World Model) e para São Paulo (São Paulo Model).

Figura 101 – Histograma de frequência dos pontos de ocorrência de *Urochloa decumbens* no mundo, em classes de clima com base em variáveis relacionadas com a precipitação pluviométrica.

Figura 102 – Histograma de frequência dos pontos de ocorrência de *Urochloa decumbens* no mundo, entre categorias de clima com base em variáveis de temperatura..

3.9. *Melinis minutiflora*

Figura 103 – Todos os pontos de ocorrência de *Melinis minutiflora* obtidos, destacando os pontos filtrados e utilizados nos modelos de distribuição (vermelho).

Para *M. minutiflora* obtivemos 1486 pontos de ocorrência, distribuídos principalmente nas Américas Central e do Sul. Destes pontos, após o procedimento de seleção por distância, mantivemos 383 registros de ocorrência (Figura 103). Segundo os pontos de ocorrência, *M. minutiflora* ocorre com mais frequência em climas tropicais de savana (Aw) e com menor frequência em regiões com clima temperado sem estações secas e com verão quente (Cfa) (Figura 105). Os modelos de distribuição de *M. minutiflora* indicam que a espécie tem potencial de ocorrer em praticamente toda a América Central e Caribe e em praticamente toda a América do Sul, excluindo a região Amazônica e os Andes. Também foram indicadas como potenciais algumas regiões da África Central, Tailândia, Vietnã, uma pequena fração da China e o complexo de arquipélagos formado pela Indonésia, Papua Nova Guiné e Filipinas, no sudeste Asiático, e a costa leste da Austrália (Figura 104). Avaliando os limites estabelecidos pelo recorte das áreas potenciais indicadas pelos modelos de distribuição, observamos que *M. minutiflora* ocorre em uma faixa estreita de temperatura média (Bio1 entre 16.3 e 26.8 °C) e não ocorre em baixas temperaturas (Bio11 entre 12.8 e 25.8 °C). Quanto à precipitação, a espécie ocorre em um gradiente variando de 829 a 2599 mm de precipitação anual, suportando longos períodos de seca, como mostra a variável Bio17, entre 4 e 314 mm de precipitação no período mais seco (Figura 106). Da faixa de precipitação indicada pelo modelo, *M. minutiflora* parece ter preferência pela faixa limitada entre 1000 e 2000 mm de precipitação anual e de precipitações no período mais seco entre 0 e 200 mm (Figura 107). Com relação à temperatura, a espécie ocupa toda a faixa de temperatura média apontada pelos modelos com a mesma preferência (Figura 108) e, durante o período mais frio do ano, sua preferência está nas faixas de temperatura mais amenas, entre 14 e 25 °C de temperatura média.

Figura 104 – Modelo de distribuição espacial de *Melinis minutiflora* projetado para o mundo. Áreas em verde representam as áreas potenciais para ocorrência da espécie.

Figura 105 – Pontos de ocorrência de *Melinis minutiflora* em diferentes regiões do mundo, segundo a classificação climática de Köppen.

Figura 106 – Limites das variáveis de temperatura e precipitação para todo o mundo (World Range) e resultantes dos modelos de distribuição de *Melinis minutiflora* nas áreas consideradas como potenciais para o mundo (World Model) e para São Paulo (São Paulo Model).

Figura 107 – Histograma de frequência dos pontos de ocorrência de *Melinis minutiflora* no mundo, entre categorias de clima, separadas com base em variáveis de precipitação pluviométrica.

Figura 108 – Histograma de frequência dos pontos de ocorrência de *Melinis minutiflora* no mundo, entre classes de clima separadas com base em variáveis de temperatura.

3.10. *Megathysus maximus*

Figura 109 – Todo os pontos de ocorrência de *Megathysus maximus* obtidos, destacando os pontos filtrados e utilizados nos modelos de distribuição (vermelho).

Para *M. maximus*, 4220 pontos de ocorrência da espécie foram obtidos em todo o mundo, muitos deles concentrados em áreas onde a espécie é considerada nativa e também na América Central e Costa leste da Austrália. Após o procedimento de seleção dos pontos pela mínima distância, 338 pontos de ocorrência foram mantidos para a modelagem (Figura 109). Segundo a classificação climática de Köppen, a maioria dos pontos encontra-se em áreas de clima tropical savânico (Aw) e de clima árido e quente (BSh) (Figura 111). Os modelos de distribuição para *M. maximus* apontam como áreas potenciais de ocorrência da espécie grandes porções das Américas Central e do Sul e do continente Africano. Também são indicadas como potenciais algumas regiões do sudeste Asiático, incluindo a Índia e uma pequena porção da China, e o nordeste da Austrália. Nessas áreas se concentram regiões de clima tropical e temperado de superúmido a semiárido (Figura 110). Segundo os limites extraídos dos modelos de distribuição, *M. maximus* não se adapta a temperaturas baixas, mas é capaz de tolerar baixas precipitações (Figura 112). Para a temperatura, ocorre entre os limites de 15.6 a 27.5 °C de temperatura média anual e de 10.2 a 26.5 °C de temperatura média no período mais frio. Para precipitação, ocorre entre os limites de 447 a 3232 mm de precipitação anual e de 1 a 322 mm de precipitação no período mais seco. Entre as faixas apresentadas como limites, os pontos de ocorrência se concentram entre 19 e 27 °C de temperatura média e 17 a 25 °C de temperatura média no período mais frio (Figura 114). Para precipitação, os pontos ocorrem com mais frequência nas faixas entre 500 e 1500 mm de precipitação anual e 0 a 150 mm de precipitação no período mais seco (Figura 114).

Figura 110 – Modelo de distribuição espacial de *Megathysus maximus* projetado para o mundo. Áreas em verde representam as áreas potenciais para ocorrência da espécie.

Figura 111 – Pontos de ocorrência de *Megathysus maximus* em diferentes regiões do mundo, segundo a classificação climática de Köppen.

Figura 112 – Limites das variáveis de temperatura e precipitação para todo o mundo (World Range) e resultantes dos modelos de distribuição de *Megathysus maximus* nas áreas consideradas como potenciais para o mundo (World Model) e para São Paulo (São Paulo Model).

Figura 113 – Histograma de frequência dos pontos de ocorrência de *Megathysus maximus* no mundo, entre classes de clima baseadas em variáveis de precipitação pluviométrica.

Figura 114 – Histograma de frequência dos pontos de ocorrência de *Megathysus maximus* no mundo, entre classes de clima baseadas em variáveis de temperatura.

4. Discussão

O relatório da Academia de Ciências dos Estados Unidos (NAS, 2002) reuniu e avaliou o conhecimento científico na área de ciências de invasões biológicas, reconheceu os avanços e desafios futuros. Deste estudo saíram questões relacionadas à previsão como: 1) quais são as espécies que possuem a maior probabilidade de se tornarem invasoras, 2) quando elas chegariam, 3) com que rapidez elas iriam se disseminar e 4) quais os danos ou quão dominantes estas espécies se tornariam. As conclusões do relatório eram de que invasões por espécies exóticas seriam em sua maioria imprevisíveis. Porém, em revisão sobre a previsibilidade de ocorrência de espécies invasoras, Peterson (2003) argumentou que, de forma geral, invasões são realmente extremamente difíceis de serem antecipadas e que questões tão detalhadas como as que foram levantadas seriam pouco factíveis de se responder. Contudo, Peterson (2003) defendeu que uma das características dos processos de invasões biológicas seria possível de se prever com sucesso: a extensão geográfica potencial da invasão por determinada espécie, ou seja, a amplitude máxima de sua ocorrência possível.

O potencial de invasão por diversas espécies pode ser estimado antes ou após a introdução da espécie (Peterson & Vieglais, 2001) e projetado geograficamente no espaço na forma dos mapas de distribuição possível. Os mapas de distribuição representam as áreas potenciais de distribuição das espécies invasoras e devem contribuir de forma significativa na capacidade de planejamento e direcionamento de ações por gestores. Os resultados produzidos neste estudo devem orientar a identificação de novas áreas potenciais para invasão, de forma a se evitem futuras introduções e novos focos de invasão, considerando tanto o aspecto geográfico, o de biodiversidade e o monetário. Mesmo para invasões já estabelecidas, através desses mapas é possível identificar rotas críticas, pontos de entrada e regiões mais propícias onde seria possível que a espécie ampliasse sua distribuição.

Mesmo para espécies exóticas amplamente difundidas no mundo todo, como as gramíneas africanas ou a zingiberácea *H. coronarium*, os modelos de nicho ecológico aqui desenvolvidos indicam muitas outras áreas potenciais além daquelas onde as espécies não nativas já estão presentes. As áreas potenciais ainda não ocupadas representam locais que enquadram nos limites de tolerância ambiental da espécie, mas que, por motivos outros, como limitações de dispersão ou de janelas de oportunidades, ainda não foram invadidas (Peterson & Vieglais, 2001). Espera-se ainda que possam ser desencadeadas ações pra que boa parte das áreas potenciais nunca venham a ser invadidas. É neste resultado que reside o potencial dos modelos de nicho preditivo para a biologia de invasão, pois em vez de soluções de natureza reativa para os problemas de invasão, as ações podem passar para o domínio de soluções proativas, de abordagem preditiva.

Os mapas de distribuição potencial das espécies devem ser interpretados e utilizados sob a ótica de peças orientativas e deve-se ter em mente as limitações e os pressupostos teóricos sob os quais as bases de cada modelo se sustentam. Estes resultados devem ser interpretados como mapas de riscos, que avaliam o potencial de invasão de cada uma das espécies no globo em termos de limitações climáticas. Esses mapas não garantem que a invasão irá ocorrer nessas áreas, mesmo após uma eventual introdução. Deve-se considerar que a distribuição atual das espécies fornece apenas uma informação parcial sobre o nicho das espécies (Soberón & Nakamura, 2009). Os modelos de nicho desenvolvidos para a espécies não nativas são baseados no pressuposto de que o clima seria o fator que controla a distribuição das espécies em macro escala ou em escala global. Em escalas intermediárias – regional ou local – é esperado que outros fatores, como geologia, solos, configurações de paisagem ou interações bióticas passem a ter

uma influência maior, limitando a distribuição destas espécies a apenas uma fração da distribuição potencial (Pearson & Dawson, 2003). Especialmente para espécies invasoras, quando outros fatores como distúrbios (Hierro et al., 2006; Hobbs & Huenneke, 1992) e pressão de propágulos (Lockwood et al., 2005; Simberloff, 2009) são determinantes para o sucesso de invasão em escala local.

4.1. Limitações dos modelos de nicho ecológico

Na prática os modelos de nicho ecológico fazem estimativas entre o nicho fundamental existente e o nicho ocupado (Soberón & Peterson, 2005). No entanto algumas limitações relacionadas aos modelos e aos dados disponibilizados podem fazer com essas estimativas sejam subestimadas. Caso as espécies não estejam em equilíbrio no meio, os modelos correlacionais não serão capazes de capturar todas as combinações ambientais relacionadas com os limites fisiológicos da espécie simplesmente porque estes dados não foram apresentados aos algoritmos (Fitzpatrick & Hargrove, 2009; Guisan, Petitpierre, Broennimann, Daehler, & Kueffer, 2014). O mesmo problema pode ser ocasionado caso dados de ocorrência não estejam disponíveis em áreas cruciais para se delimitar todo o potencial de distribuição das espécies. Esta limitação fica clara ao observar a ausência de dados de ocorrência principalmente nos domínios do continente Asiático, região onde a falta de dados foi notada para todo o conjunto de espécies avaliado. No caso do *H. coronarium* e outras espécies nativas desta região, a distribuição potencial pode ser subestimada pois dados de ocorrência nestas regiões não estão disponíveis em bancos de dados e repositórios online.

Como consequência, tomando como exemplo o mapa de distribuição de *H. coronarium*, observamos que o mapa não inclui como suscetíveis regiões da Índia, região nativa da espécie e onde sabe-se que a espécie deve ser encontrada. Esta é uma limitação de ordem prática dos modelos e que não pode ser ignorada para que os tomadores de decisão tenham ciência dos riscos e da probabilidade de algumas das áreas classificadas como não suscetíveis apresentarem na verdade suscetibilidade à invasão por aquela espécie. A limitação dos dados de ocorrência e de outras informações importantes podem ser superadas por meio de acordos com os países detentores destas informações e no esforço coletivo dos pesquisadores em disponibilizar seus dados em plataformas online, de forma gratuita e organizada segundo uma metodologia padronizada.

4.2. O diagrama BAM

Em uma simplificação do fenômeno de distribuição de espécies, podemos dizer que a distribuição é resultado da interação entre condições ambientais (**A**), interações bióticas (**B**) e dispersão (**M**), interação esta representada por Sóberon e Peterson (2005) na forma de um diagrama de Venn (Figura 115), conhecido como BAM diagrama.

Figura 115 – BAM diagrama, que representa as interações entre fatores bióticos (**B**), abióticos (**A**) e movimento (**M**), que condicionam a ocorrência de uma espécie em determinado local. Quatro áreas do diagrama foram destacadas: **G** representando o espaço geográfico em que as análises foram desenvolvidas, **G_A** toda a área abiótica suscetível, **G_o** a área de distribuição ocupada, **G_i** a área de distribuição invasível.

Neste diagrama, **G** é o espaço geográfico considerado para as análises, **A** representa as regiões do espaço geográfico onde os recursos (variáveis scenopoéticas) permitem um crescimento positivo da espécie. O conjunto **B** representa as regiões do espaço geográfico onde as interações bióticas são favoráveis para a presença de espécie. **M** (relacionado ao movimento individual das espécies) corresponde às regiões do espaço geográfico que foram exploradas pela espécie em todo ou em parte do período da história. **G_A** é a região onde, na ausência de competidores ou de outras interações bióticas negativas, a espécie é capaz de estabelecer populações (Pulliam, 2000) em um cenário de dispersão geográfica ilimitada. Da intersecção desses conjuntos ($A \cap B \cap M$) resulta **G_o**, que define a “área distribucional ocupada” que é um subconjunto da região explorada pela espécie onde tanto as condições abióticas quanto as interações abióticas permitem a manutenção de suas populações. **G_i** ($A \cap B \cap M^c$), por outro lado, seria a área de distribuição a ser invadida, área onde a espécie poderia se estabelecer caso os fatores atuantes que limitam a dispersão fossem superados (M^c é o complemento de **M**, representando todas as áreas para as quais a espécie não é capaz de enviar propágulos ou se estabelecer e se disseminar). A união da área ocupada (**G_o**) e da área invasível (**G_i**) é definida com a “área de distribuição potencial” ($G_p = G_o \cup G_i$), que seria um subconjunto do espaço ambiental chamado de “nicho bioticamente reduzido” (Peterson 2003) ou nicho realizado (Hutchinson 1957). Qualquer população que se estabeleça fora de **G_o** pode ser considerada como população receptoras (sink populations) enquanto aquelas que se estabelecem dentro de **G_o** podem ser consideradas populações fonte (source populations). Como consequência da reciprocidade entre nicho e distribuição geográfica – dualidade de Hutchinson (Colwell & Rangel, 2009) – o espaço ambiental ocupado **E_o** (nicho ocupado) e o espaço ambiental invasível **E_i** (nicho invasível) podem ser obtidos respectivamente por meio das funções $\eta(G_o)$ e $\eta(G_i)$.

Conceitualmente, o nicho fundamental (**N_f**) é um conjunto de características fisiológicas da espécie e só poderia ser obtido por meio de métodos mecânicos (Kearney & Porter, 2004), independentemente das condições ambientais existentes. Por conta desta limitação prática,

Sóberon e Peterson (2005) cunharam o termo nicho fundamental existente (E_A), que seria o subconjunto de condições ambientais existentes de todo o espaço ambiental que está dentro dos limites de tolerância da espécie na ausência de competidores ou de interações bióticas negativas. Modelos de nicho ecológico realizam estimativas de E_A por meio de técnicas correlativas, relacionando as informações de presença da espécie com as variações ambientais. No entanto, segundo argumentam alguns pesquisadores (Gallien et al., 2010), a informação de presença da espécie provém de distribuições que foram influenciadas ou limitadas por interações bióticas ou por limitações de dispersão. Sob certas configurações do BAM diagrama, é possível chegar a estimativas muito próximas de E_A principalmente em se tratando de espécies exóticas, pois o efeito de restrição de distribuição proporcionado por interações bióticas negativas ou de limites de dispersão é, em teoria, menor (Higgins & Richardson, 2014; Rejmánek, 2005). Obviamente, cada caso deve ser avaliado isoladamente e, sem a consideração dos pressupostos e formulação de hipóteses claras sobre as configurações do BAM diagrama, não é possível interpretar corretamente os resultados provenientes dos modelos de nicho ecológico.

4.3. Efeitos de escala, interações bióticas e dispersão

Em muitos casos, assume-se que o espaço ambiental não é restringido pelas interações bióticas e, neste caso, $E_o \approx E_i$ (Guisan & Thuiller, 2005), esta interpretação deve ser verdadeira para a maioria dos estudos realizados em escala continental, onde o clima deve ser o principal fator atuante sobre a distribuição das espécies (Woodward, 1987; Woodward et al. 1990; Prentice et al. 1992) e o número de casos de predições corretas utilizando espécies invasoras na modelagem de nicho sugere que esta aproximação é correta para invasões biológicas (Peterson, 2003). Quando consideramos os possíveis efeitos de interações bióticas (hipotetizando que estas interações sejam negativas para a espécie alvo) sobre G_A , obtém-se G_P , que seria a região de distribuição potencial dada por $G_P = G_A \cap B$. G_O – a área de distribuição ocupada – seria formada pelas áreas distribuição potencial G_P , limitadas pela capacidade de dispersão da espécie ou $G_O = G_A \cap B \cap M$. Desta forma, para espécies com distribuição muito restrita, somente a área G_O é possível de ser obtida por meio de estudos que se utilizem de dados observacionais.

Em termos de invasão por espécies exóticas, é de interesse que se consiga mapear G_i , que seriam as regiões suscetíveis do ponto de vista das variáveis ambientais senopoéticas (não consumidas ou modificadas pela espécie) e das interações bióticas, mas que não estiveram acessíveis a indivíduos da espécie em questão. Para tanto, recomenda-se incorporar aos modelos de nicho ecológico informações sobre as áreas nativas e invadidas (complementando as informações de A e ampliando M), de forma a revelar porções do nicho que não estavam representadas apenas no habitat nativo (Beaumont et al., 2009). A incorporação de informações de áreas invadidas se reforça se considerarmos a teoria baseada na *enemy release hypothesis* (Keane & Crawley, 2002). Segundo a teoria, em habitat não nativo as espécies invasoras estariam potencialmente livres de interações negativas, como a presença de predadores. Se considerarmos um cenário hipotético de uma espécie invasora em que o habitat nativo e invadido apresentassem exatamente o mesmo conjunto de condições ambientais mas: a) em habitat nativo a espécie estivesse limitada devido a presença de um predador natural à apenas uma porção do conjunto de condições ambientais e b) em habitat invadido a espécie fosse capaz de ocupar todo o conjunto de condições ambientais, uma vez que estaria livre do seu predador natural, só seríamos capazes de capturar todo o conjunto de condições ambientais se incorporássemos aos modelos as informações de ambos os habitats – nativo e invadido.

A escala é outro fator importante com relação ao restritor espacial **B**. Mesmo considerando que alguma espécie sofra interferência via interação biótica, dependendo da escala e da resolução espacial é muito provável que este efeito não interfira ou não tenha influência nas estimativas dos modelos de nicho ecológico em larga escala ou em resolução grosseira (Pearson & Dawson, 2003). Embora a competição por recursos ou competição indireta por meio de predadores se manifeste na escala de células individuais em uma representação quadricular (resolução fina), **A**, o espaço ambiental, é definido por um conjunto de células que é formado por agrupamentos de células onde os valores individuais são sumarizados na forma de um valor médio único (formam as informações de resolução grosseira). Neste sentido, ao agregar células individuais para compor a célula em resolução grosseira, os efeitos decorrentes das interações bióticas nas células individuais são diluídos e muitas vezes podem nem ser notados nas células de resolução mais grosseira (Soberón, 2010) (Figura 116). Este efeito é conhecido como *eltonian noise hypothesis* (Peterson 2011) e é dependente da resolução espacial em que se trabalha. Como exemplo, supondo um cenário extremo, onde muitas populações locais são eliminadas por competidores, o padrão de resolução grosseira não será afetado até o momento em que a eliminação da espécie ocorra em todas as células de **B** que compõem uma célula de **A**. E, mesmo que os competidores conseguissem excluir toda a população em um conjunto de células de resolução grosseira em **A**, o espaço ambiental só seria afetado se as células em que a população foi excluída representassem uma combinação única das condições de nicho (Pearson & Dawson, 2003).

Figura 116 – Representação de uma célula de resolução de 40 km do espaço G_0 , onde a ocorrência da espécie em uma escala menor de 10 km pode ser afetada por interações bióticas, mas que não atuam de forma a eliminar a espécie na célula de resolução de 40 km. Neste cenário, o efeito de **B** não é detectado na resolução de 40 km.

Outra implicação da escala e da resolução, que é semelhante ao efeito de escala por condições bióticas, é que dependendo da escala espacial, uma espécie pode parecer altamente especializada a determinada condição climática ou região ecológica em uma escala global e nem tão especializada em uma escala local. Apesar dos mapas de distribuição em escala global concentrarem as previsões a regiões climáticas muito limitadas, em uma abordagem em escala regional, com uma resolução mais fina, é possível que os modelos capturem áreas limítrofes e outras combinações e condições climáticas além daquelas apontadas pelos modelos de nicho ecológico em escala global (Hirzel & Guisan, 2002).

Outro efeito a se destacar é o da extensão espacial. A delimitação da extensão espacial deve ser coerente com a extensão do fenômeno que desejamos estudar. A delimitação espacial é função

da dispersão das espécies, relacionada com o **M** do diagrama BAM e em alguns casos também com **B** (caso a espécie necessite de alguma interação obrigatória ou de algum dispersor/polinizador específico). Para modelos que se utilizam de ausências, pseudo-ausências ou pontos de background (como é o caso deste estudo) a delimitação dos limites de **M** tem implicações diretas sobre as características dos modelos e sobre a sua qualidade (Peterson, 2011). Uma análise conduzida em áreas onde se tem dúvidas sobre o histórico de dispersão da espécie, pode levar à inclusão de falsos pontos de ausência, pseudo-ausência ou background. A espécie pode estar ausente daquela região por uma série de outros fatores que não a incompatibilidade climática, como regiões além da capacidade de dispersão da espécie ou mesmo por falhas de identificação ou de detecção. A inclusão destes pontos é irrelevante aos objetivos de previsão e pode induzir os modelos ao erro (Anderson & Raza, 2010). A extensão espacial também tem implicações diretas em essencialmente todas as técnicas de avaliação dos modelos. As técnicas de avaliação são muito sensíveis à porcentagem da área total de estudo onde a espécie foi prevista como presente (Jiménez-Valverde, Lobo, & Hortal, 2008). Desta forma, em especial durante a calibração dos modelos, deve-se concentrar o foco em regiões dentro de **M** do diagrama BAM, onde a informação de ausências (ou backgrounds ou pseudo-ausências) será maximizada e os erros minimizados (Barve et al., 2011).

4.4. Da distribuição ao nicho das espécies invasoras

Já destacamos que os modelos de nicho ecológico realizam estimativas de nicho compreendidas entre o nicho fundamental existente E_A e o nicho ocupado E_o (Jiménez-Valverde, Lobo, & Hortal, 2008) e que a posição ao longo desse espectro depende da configuração do BAM diagrama, da utilização ou não de ausências verdadeiras e, em particular, das técnicas de modelagem de nicho utilizadas (Anderson & Raza, 2010). Considerando as configurações do BAM diagrama apresentadas na Figura 117, podemos realizar ponderações sobre alguns exemplos. O primeiro caso A representaria um caso extremo hipotético de uma espécie exótica que já teve acesso a todas as localidades de **G**. Esta espécie também é uma excelente competidora e não possui predadores capazes de eliminá-la. Para este exemplo, caso um conjunto de dados de ocorrência representativo do espaço ambiental **A** fosse apresentado, os modelos conseguiriam estimativas de nicho ($\hat{E}$) muito próximas de E_A (nicho fundamental existente). O caso B representa um exemplo hipotético mais real, o de uma espécie invasora que já foi introduzida em boa parte de **G**, é uma boa competidora, mas algumas interações bióticas negativas ainda são capazes de restringir sua distribuição. Neste caso, as estimativas de nicho ($\hat{E}$) estariam dentro do espectro entre E_A e E_o , mas mais próximas de E_A , caso os pontos de presença fossem uniformemente distribuídos em $A \cap B$. O caso B seria o caso de espécies exóticas como as gramíneas africanas, que foram utilizadas neste estudo. Estas espécies foram introduzidas em boa parte do mundo pela importância econômica e fora de sua área nativa são competidoras agressivas e não possuem predadores naturais. E por fim, o caso C representaria uma espécie invasora em estado inicial de invasão ou que ainda não foi introduzida em muitas outras localidades e que não possui sua distribuição limitada por interações negativas como competição. Neste caso, as estimativas de nicho ($\hat{E}$) possivelmente ficariam mais longe de E_A e se concentrariam em regiões mais próximas de E_P e E_o . Estimativas mais precisas de $\hat{E}$ dependeriam da incorporação de pontos de ausência verdadeira aos modelos (pontos dentro de **M** e fora de **A**) e de como os pontos de ocorrência estariam distribuídos, se de maneira uniforme dentro de **B** ou enviesados em algumas porções de **A**. Este pode ser o caso de *S. parahyba*, uma espécie nativa que começa a invadir outras regiões ecológicas além dos domínios da Floresta Ombrófila Densa. Como o espaço de treinamento ficou restrito apenas a uma faixa da América do Sul e Central, é possível que a dimensão de nicho E_i seja maior, pois a espécie pode ser capaz de suportar novas

combinações de ambientes, que não foram incluídas na região de treinamento. Ainda assim, os mapas resultantes estimam regiões potenciais para o estabelecimento de *S. parahyba* em diferentes continentes, algumas com características climáticas distintas da sua região nativa no Brasil.

Figura 117. Exemplos de possíveis configurações do BAM diagrama. O cenário A representa o caso extremo de uma espécie invasora sem competidores e que teve acesso a todo o espaço ambiental (A), para este caso os modelos de nicho devem realizar estimativas muito próximas de E_A . O cenário B representa uma espécie que é boa competidora e que teve acesso à maior parte do espaço ambiental, neste caso os modelos de nicho devem realizar estimativas entre o espectro E_A e E_o com tendência a estimativas mais próximas de E_A . E por fim o cenário C representa uma espécie que é boa competidora, mas ainda não teve acesso à maioria das áreas do espaço ambiental A. Neste caso os modelos de nicho também devem fazer estimativas entre o espectro E_p e E_o , sendo que as estimativas seriam dependentes da representatividade do espaço amostral oferecido aos modelos na forma dos pontos de ocorrência.

Desta avaliação enfatizamos que a interpretação correta dos resultados dos modelos de nicho ecológico depende da avaliação e definição das hipóteses no BAM diagrama, bem como da qualidade e da distribuição dos dados de ocorrência. Os algoritmos estimam as regiões do BAM diagrama buscando similaridades entre as condições ambientais associadas com o conjunto de pontos de ocorrência e o restante da extensão geográfica delimitada pelo estudo. Logo, os modelos de nicho ecológico estarão enviesados na busca de G_A ou G_o , dependendo das configurações específicas do BAM diagrama, de quão uniformemente o espaço ambiental (E) foi amostrado e da configuração e parametrização dos algoritmos utilizados.

4.5. Melhores práticas para a modelagem de nicho de espécies exóticas

Quando os modelos de nicho ecológico são voltados para espécies exóticas, a primeira questão que deve ser respondida é: O objetivo principal dos modelos é estimar a distribuição potencial ou distribuição atual da espécie não nativa? Esta questão é fundamental, pois, no primeiro caso

os objetivos estão relacionados com características de previsão, onde as inferências sobre um conjunto de observações serão transferidas para áreas estatisticamente independentes e no segundo caso estão relacionados com características explicativas, seja em torno da espécie, seja em torno dos ambientes que estão sendo invadidos. De forma simples, para o primeiro caso, seria indicada a utilização modelos de nicho ecológico com todas as informações sobre a espécie disponíveis; para o segundo caso, seriam indicados modelos de distribuição de espécies e técnicas mecanicistas em escalas mais detalhadas ou multiescalas, incluindo outras variáveis relacionadas à distribuição da espécie que não somente as variáveis climáticas.

Em se tratando de invasões biológicas, são preferíveis erros que superestimem as regiões de ocorrência a erros que subestimem as previsões de suscetibilidade. Estes “erros” não devem ser considerados um revés do processo se o objetivo for identificar áreas potenciais suscetíveis à invasão (Peterson, 2006). Existem algumas condições que podem fazer com que as estimativas da área potencial de invasão por uma espécie sejam subestimadas: 1) se os dados utilizados para estimar a distribuição potencial incluírem apenas um subconjunto dos ambientes que a espécie pode utilizar; 2) se os algoritmos utilizados para estimar a área potencial estiverem causando superajuste aos dados que estão sendo apresentados aos modelos; 3) se a distribuição da espécie for limitada a apenas uma porção da área potencial e 4) se uma combinação de condições ambientais que for suscetível para a espécie só ocorrer em regiões onde as interações bióticas não permitem o estabelecimento das espécies.

Usualmente, os modelos são calibrados em área nativa e projetados para outras regiões, mas estudos mais recentes recomendam que se incorporem também informações sobre as áreas invadidas (Broennimann & Guisan, 2008; Jiménez-Valverde et al., 2011). A justificativa é que ao calibrar os modelos utilizando as regiões nativas e invadidas é provável que se produzam informações mais completas, pois as ocorrências nessas áreas podem revelar partes do nicho fundamental das variáveis climáticas que não estão representadas ou são limitadas na área nativa (Beaumont et al., 2009), seja por interações que facilitam o estabelecimento da espécie (mutualismo, por exemplo), plasticidade ecológica ou fisiológica e microevolução adaptativa (Bruno, Stachowicz, & Bertness, 2003; M. B. Davis & Shaw, 2001; C. D. Thomas et al., 2001).

Se o objetivo for a modelagem ecológica potencial das espécies invasoras, a utilização de dados de presença e algoritmos que reduzem a importância e influência dos pontos de ausência é recomendada. Nestes casos, a única informação relevante sobre ausência seria aquela que reúne condições ambientais que inequivocamente representam áreas não suscetíveis (Lobo, Jiménez-Valverde, & Hortal, 2010). No entanto, tal informação muitas vezes não é conhecida para cada espécie. A utilização de dados exclusivos de presença na modelagem de nicho ecológico de espécies invasoras ainda se sustenta, pois: 1) dados de presença são mais fáceis de se obter do que pontos de ausência e para muitas espécies os dados de ocorrência estão prontamente disponíveis para utilização em bancos de dados públicos (Soberón & Peterson, 2005) e 2) é muito difícil identificar uma ausência genuína de uma ausência decorrente de esforço amostral inadequado (Lobo, 2008).

De forma geral, espécies exóticas serão quase sempre encontradas em situação de não equilíbrio, devido à restrição em sua capacidade de dispersão e interações bióticas. Em se tratando de modelagem de nicho ecológico, resultados espúrios podem ser produzidos caso os pressupostos de não equilíbrio não sejam atendidos ou considerados (Peterson, 2005). Interações bióticas parecem ser menos problemáticas para espécies consideradas invasoras, pois, em habitat não nativo, estas espécies estão geralmente livres de seus competidores e/ou predadores naturais (Heger & Jeschke, 2014; Keane & Crawley, 2002). Em termos do BAM

diagrama, isso significa que **B** seria tão grande que passaria a não limitar **A** ou **M**. E mesmo considerando um cenário em que, em habitat nativo, a espécie alvo tenha sua distribuição limitada por competição exclusiva, caso o objetivo for apenas estimar os limites fisiológicos, capturar tal interação não é interessante, pois os modelos irão interpretar e projetar estas áreas como áreas não suscetíveis, quando, na verdade, elas são apenas restritas por interações bióticas. Portanto, se o objetivo principal for projetar e prever a distribuição potencial de uma espécie invasora em termos de características de clima, talvez seja mais seguro fazer as projeções em escala maior (global ou continental), de forma a evitar que possíveis interações bióticas que se processam em escalas menores (Soberón, 2007) sejam capturadas pelos modelos de nicho ecológico.

Os limites de dispersão exigem uma atenção maior por parte dos pesquisadores, pois é possível que áreas suscetíveis mas não acessíveis pela espécie por conta de limitações de dispersão ou barreiras geográficas sejam interpretadas pelo modelo como áreas não suscetíveis (Anderson, Gómez-Laverde, & Peterson, 2002). Este caso também leva a resultados que subestimam a distribuição potencial real da espécie alvo. Mesmo considerando que muitas das espécies invasoras tenham superado as limitações naturais de dispersão e as barreiras geográficas por intermédio da ação humana (NAS 2002), é fundamental uma delimitação, ainda que hipotética, das áreas que foram acessadas com sucesso ou não pelas espécie durante toda a sua história de dispersão, em especial durante o processo de treinamento dos modelos de nicho ecológico (Barve et al., 2011a). Em alguns casos, como no caso das gramíneas exóticas alvo deste estudo, esses limites podem virtualmente não existir e em outros, como para *S. parahyba* os limites podem ser mais facilmente estabelecidos.

Em resumo, se o objetivo da modelagem de nicho for identificar áreas que não estão ocupadas, mas que são suscetíveis à invasão caso as barreiras geográficas e interações biológicas sejam superadas, mesmo considerando as limitações práticas e teóricas, no mínimo os esforços serão informativos e podem ajudar a responder e conduzir a novas hipóteses. De forma geral, modelos de nicho ecológico para espécies invasoras vão sempre estar limitados a uma distribuição geográfica ocupada que é apenas uma fração da distribuição potencial da espécie ($G_o \subseteq G_p$). Em espaços geográficos de escalas amplas e resolução grosseira, se os modelos de nicho ecológico foram bem calibrados, levando em consideração todos os pressupostos e limitações, incluindo todas as áreas que sabidamente a espécie já acessou e se esses modelos não forem substancialmente enviesados, poderão produzir excelentes resultados preditivos e prover uma ferramenta fundamental para gestores e práticos nas áreas de invasões biológicas.

Em casos onde o objetivo é a modelagem de nicho atual ou ocupado, a inclusão de ausências, em especial daquelas que estariam localizadas nas fronteiras entre condições que conferem suscetibilidade ou não do espaço ambiental, podem facilitar a correta classificação destas zonas ao prover contrastes explícitos ao algoritmo de modelagem (Jiménez-Valverde et al., 2011; Lobo et al., 2010). Por outro lado, se o foco mais importante não for o preditivo e o objetivo for explorar características da distribuição atual da espécie, deve-se considerar a inclusão de variáveis mais diretamente relacionadas com a ecologia das espécies invasoras em um escala apropriada de avaliação (Milbau et al., 2009). Esta abordagem podem conferir um maior poder de discriminação aos modelos de nicho ecológico (Rödder, Schmidtlein, Veith, & Lötters, 2009). Recomenda-se também a utilização de técnicas mais complexas que são mais adequadas para estimar o nicho realizado destas espécies (Jiménez-Valverde, Lobo, & Hortal, 2008c). Por fim, recomenda-se considerar uma abordagem em múltiplas escalas ou multi-hierárquica, capaz de

incorporar de forma direta ou indireta processos que se manifestam em escalas mais finas (Razgour, Hanmer, & Jones, 2011; Václavík, Kupfer, & Meentemeyer, 2011).

5. Conclusões

De forma ideal, seria de interesse a obtenção do nicho fundamental completo da espécie. No entanto, este nicho só poderia ser estimado por meio de técnicas mecanicistas baseadas em modelos de processos fisiológicos (Kearney & Porter, 2009). Esta não é uma tarefa fácil, pois requer muitos experimentos laboratoriais, medidas e cálculos e se tornar inviável, especialmente quando se deseja trabalhar com muitas espécies. Para aplicações práticas, mesmo considerando as suas limitações, os modelos de nicho possibilitam acessar informações sobre as áreas de distribuição potencial e, no mínimo, informações sobre a área de distribuição ocupada (G_o). Esta informação já é suficiente para que seja possível identificar áreas potenciais de invasão. Os mapas resultantes dos modelos de distribuição potencial constituem-se como ferramentas auxiliares para a tomada de decisão, especialmente relativas à prevenção de invasões, evitando-se a introdução e cultivo das espécies exóticas onde ainda não foram introduzidas (Foxcroft, Richardson, & Pysek, 2013).

No entanto, para ações e políticas voltadas para o controle de invasões biológicas já existentes, é necessário a obtenção de informações mais precisas e detalhadas sobre a área ocupada pela espécie, sobre filtros ambientais e possíveis interações bióticas. Nestes casos, os modelos de distribuição de espécies devem ser construídos abordando outras escalas espaciais mais finas de forma a se detectar padrões relacionados à distribuição das espécies em nível local ou de micro escala. Este tipo de procedimento é capaz de gerar informações que possam orientar possíveis práticas de manejo e controle da espécie invasora.

6. Referências Bibliográficas

- Anderson, R. P., & Raza, A. (2010). The effect of the extent of the study region on GIS models of species geographic distributions and estimates of niche evolution: preliminary tests with montane rodents (genus *Nephelomys*) in Venezuela. *Journal of Biogeography*, 37(7), 1378–1393. <http://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2010.02290.x>
- Anderson, R. P., Gómez-Laverde, M., & Peterson, a. T. (2002). Geographical distributions of spiny pocket mice in South America: Insights from predictive models. *Global Ecology and Biogeography*, 11, 131–141. <http://doi.org/10.1046/j.1466-822X.2002.00275.x>
- Barve, N., Barve, V., Jiménez-valverde, A., Lira-noriega, A., Maher, S. P., Peterson, A. T., ... Villalobos, F. (2012). The crucial role of the accessible area in ecological niche modeling and species distribution modeling. *Ecological Modelling*, 222(11), 1810–1819. <http://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2011.02.011>
- Beaumont, L. J., Gallagher, R. V., Thuiller, W., Downey, P. O., Leishman, M. R., & Hughes, L. (2009). Different climatic envelopes among invasive populations may lead to underestimations of current and future biological invasions. *Diversity and Distributions*, 15(3), 409–420. <http://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2008.00547.x>
- Broennimann, O., & Guisan, A. (2008). Predicting current and future biological invasions : both native and invaded ranges matter. *Global Change Biology*, (May), 585–589. <http://doi.org/10.1098/rsbl.2008.0254>
- Bruno, J. F., Stachowicz, J. J., & Bertness, M. D. (2003). Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology and Evolution*, 18(3), 119–125. [http://doi.org/10.1016/S0169-5347\(02\)00045-9](http://doi.org/10.1016/S0169-5347(02)00045-9)
- Colwell, R. K., & Rangel, T. F. (2009). Hutchinson ' s duality : The once and future niche. *PNAS*, 106(2), 19651–19658.
- Davis, M. B., & Shaw, R. G. (2001). Range Shifts and Adaptive Responses to Quaternary Climate Change. *Science*, 292, 673–679.
- Elith, J., & Leathwick, J. R. (2009). Species Distribution Models: Ecological Explanation and Prediction Across Space and Time. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 40(1), 677–697. <http://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120159>
- Ficetola, G. F., Thuiller, W., & Miao, C. (2007). Prediction and validation of the potential global distribution of a problematic alien invasive species - the American bullfrog. *Diversity and Distributions*, 13(4), 476–485. <http://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2007.00377.x>
- Fitzpatrick, M. C., & Hargrove, W. W. (2009). The projection of species distribution models and the problem of non-analog climate. *Biodiversity and Conservation*, 18(8), 2255–2261. <http://doi.org/10.1007/s10531-009-9584-8>
- Foxcroft, L. C., Richardson, D. M., & Pys, P. (2013). Plant Invasions in Protected Areas. <http://doi.org/10.1007/978-94-007-7750-7>

- Gallien, L., Münkemüller, T., Albert, C. H., Boulangeat, I., & Thuiller, W. (2010). Predicting potential distributions of invasive species: where to go from here? *Diversity and Distributions*, 16(3), 331–342. <http://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2010.00652.x>
- Guisan, A., & Thuiller, W. (2005). Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters*, 8(9), 993–1009. <http://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00792.x>
- Guisan, A., & Zimmermann, N. E. (2000). Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling*, 135, 147 – 186.
- Guisan, A., Petitpierre, B., Broennimann, O., Daehler, C., & Kueffer, C. (2014). Unifying niche shift studies: insights from biological invasions. *Trends in ecology & evolution*, 29(5), 260–9. <http://doi.org/10.1016/j.tree.2014.02.009>
- Heger, T., & Jeschke, J. M. (2014). The enemy release hypothesis as a hierarchy of hypotheses. *Oikos*, 123(6), 741–750. <http://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2013.01263.x>
- Hierro, J. L., Villarrea, D., Eren, Ö., Graham, J. M., & Callaway, R. M. (2006). Disturbance Facilitates Invasion: The Effects Are Stronger Abroad than at Home. *The American Naturalist*, 168(2), 144–156. <http://doi.org/10.1086/521238>
- Higgins, S. I., & Richardson, D. M. (2014). Invasive plants have broader physiological niches. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1–5. <http://doi.org/10.1073/pnas.1406075111>
- Hirzel, a, & Guisan, a. (2002). Which is the optimal sampling strategy for habitat suitability modelling. *Ecological Modelling*, 157(2-3), 331–341. [http://doi.org/10.1016/S0304-3800\(02\)00203-X](http://doi.org/10.1016/S0304-3800(02)00203-X)
- Hobbs, R. J., & Huenneke, L. F. (1992). Disturbance , Diversity , and Invasion : Implications for Conservation. *Conservation Biology*, 6(3), 324–337.
- Hulme, P. E. (2003). Biological invasions: winning the science battles but losing the conservation war? *Oryx*, 37(02), 178–193. <http://doi.org/10.1017/S003060530300036X>
- Iguchi, K., Matsuura, K., McNyset, K. M., Townsend, a. P., Scachetti-Pereira, R., Powers, K. a., ... Yodo, T. (2004). Predicting Invasions of North American Basses in Japan Using Native Range Data and a Genetic Algorithm. *Transactions of the American Fisheries Society*, 133, 845–854. <http://doi.org/10.1577/T03-172.1>
- Jiménez-Valverde, A., Lobo, J. M., & Hortal, J. (2008). Not as good as they seem : the importance of concepts in species distribution modelling, 885–890. <http://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2008.00496.x>
- Jiménez-Valverde, a., Peterson, a. T., Soberón, J., Overton, J. M., Aragón, P., & Lobo, J. M. (2011). Use of niche models in invasive species risk assessments. *Biological Invasions*, 13(12), 2785–2797. <http://doi.org/10.1007/s10530-011-9963-4>
- Keane, R. M., & Crawley, M. J. (2002). Exotic plant invasions and the enemy hypothesis. *Trends in Ecology & Evolution*, 17(4), 164–170.

- Kearney, M., & Porter, W. (2009). Mechanistic niche modelling : combining physiological and spatial data to predict species' ranges. *Ecology Letters*, 12, 334–350.
<http://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01277.x>
- Kearney, M., & Porter, W. P. (2004). Mapping the Fundamental Niche: Physiology, Climate, and the Distribution of a Nocturnal Lizard. *Ecology*, 85(11), 3119–3131.
<http://doi.org/10.1890/03-0820>
- Kottek, M., Grieser, J., Beck, C., Rudolf, B., & Rubel, F. (2006). World map of the Köppen-Geiger climate classification updated. *Meteorologische Zeitschrift*, 15(3), 259–263.
<http://doi.org/10.1127/0941-2948/2006/0130>
- Lobo, J. M. (2008). More complex distribution models or more representative data? *Biodiversity Informatics*, 5, 14–19. <http://doi.org/10.1093/molbev/msm137>
- Lobo, J. M., Jiménez-Valverde, A., & Hortal, J. (2010). The uncertain nature of absences and their importance in species distribution modelling. *Ecography*, 33(1), 103–114.
<http://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2009.06039.x>
- Lockwood, J. L., Cassey, P., & Blackburn, T. (2005). The role of propagule pressure in explaining species invasions. *Trends in ecology & evolution*, 20(5), 223–8.
<http://doi.org/10.1016/j.tree.2005.02.004>
- Mack, R. N. (1996). Predicting the identity and fate of plant invaders: Emergent and emerging approaches. *Biological Conservation*.
- Mack, R. N., & Lonsdale, W. M. (2001). Humans as Global Plant Dispersers: Getting More Than We Bargained For. *BioScience*, 51(2), 95. [http://doi.org/10.1641/0006-3568\(2001\)051\[0095:HAGPDG\]2.0.CO;2](http://doi.org/10.1641/0006-3568(2001)051[0095:HAGPDG]2.0.CO;2)
- Martin, T. E. (2001). Abiotic vs Biotic Influences on Habitat Selection of Coexisting Species : Climate Change Impacts ? *Wildlife Biology Faculty Publications*, 82, 175–188.
- Milbau, A., Stout, J. C., Graae, B. J., & Nijs, I. (2009). A hierarchical framework for integrating invasibility experiments incorporating different factors and spatial scales. *Biological Invasions*, 11(4), 941–950. <http://doi.org/10.1007/s10530-008-9306-2>
- Pearson, R. G., & Dawson, T. P. (2003a). Predicting the impacts of climate change on the distribution of species : are bioclimate envelope models useful ? *Ecology*, 361–371.
- Pearson, R. G., & Dawson, T. P. (2003b). Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology and Biogeography*, 12(5), 361–371. <http://doi.org/10.1046/j.1466-822X.2003.00042.x>
- Peterson, A. T. (2001). Predicting Species' Geographic Distributions Based on Ecological Niche Modeling. *The Condor*, 103(3), 599. [http://doi.org/10.1650/0010-5422\(2001\)103\[0599:PSGDBO\]2.0.CO;2](http://doi.org/10.1650/0010-5422(2001)103[0599:PSGDBO]2.0.CO;2)
- Peterson, A. T. (2003). Predicting the geography of species' invasions via ecological niche modeling. *The Quarterly review of biology*, 78(4), 419–33. Recuperado de <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/14737826>

- Peterson, A. T. (2005). Predicting potential geographic distributions of invading species. *Current Science*, 89(1), 9.
- Peterson, A. T. (2006). Uses and requirements of ecological niche models and related distributional models. *Biodiversity Informatics*, 3, 59–72. <http://doi.org/10.1182/blood-2009-09-244962.An>
- Peterson, A. T., & Nakazawa, Y. (2007). Environmental data sets matter in ecological niche modelling: an example with *Solenopsis invicta* and *Solenopsis richteri*. *Global Ecology and Biogeography*, 071113201427001–??? <http://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2007.00347.x>
- Peterson, A. T., & Vieglais, D. A. (2001). Predicting Species Invasions Using Ecological Niche Modeling : New Approaches from Bioinformatics Attack a Pressing Problem. *BioScience*, 51(5), 363–372.
- Peterson, A. T., Papes, M., & Eaton, M. (2007). Transferability and model evaluation in ecological niche modeling : a comparison of GARP and Maxent. *Ecography*, 30, 550–560. <http://doi.org/10.1111/j.2007.0906-7590.05102.x>
- Peterson, A. T., Papes, M., & Kluza, D. A. (2003). Predicting the potential invasive distributions of four alien plant species in North America. *Weed Science*, 863–868.
- Peterson, A. T., Papes, M., & Soberón, J. (2008). Rethinking receiver operating characteristic analysis applications in ecological niche modeling. *Ecological Model*, 213, 63–72. <http://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2007.11.008>
- Phillips, S. J., Anderson, R. P., & Schapire, R. E. (2006). Maximum entropy modeling of species geographic distributions, 190, 231–259. <http://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026>
- Prentice, I. C., Cramer, W., Harrison, S. P., Leemans, R., Monserud, R. a., & Solomon, A. M. (1992). A Global Biome Model Based on Plant Physiology and Dominance, Soil Properties and Climate. *Journal of Biogeography*, 19(2), 117. <http://doi.org/10.2307/2845499>
- Pulliam, H. R. (2000). On the relationship between niche and distribution. *Ecology Letters*, 3, 349–361.
- Pyšek, P., Jarošík, V., & Kučera, T. (2003). Inclusion of Native and Alien Species in Temperate Nature Reserves: An Historical Study from Central Europe. *Conservation Biology*, 17(5), 1414–1424. <http://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2003.02248.x>
- Razgour, O., Hanmer, J., & Jones, G. (2011). Using multi-scale modelling to predict habitat suitability for species of conservation concern: The grey long-eared bat as a case study. *Biological Conservation*, 144(12), 2922–2930. <http://doi.org/10.1016/j.biocon.2011.08.010>
- Rejmánek, M. (2005). Invasive plants: what we know and what we want to know. *American Journal of Botany*, 92(6), 901–902. <http://doi.org/10.3732/ajb.92.6.901>
- Rejmánek, M., & Richardson, D. M. (1996). What Attributes Make Some Plant Species More Invasive? *Ecology*, 77(6), 1655. <http://doi.org/10.2307/2265768>

- Rödger, D., Schmidtlein, S., Veith, M., & Lötters, S. (2009). Alien invasive slider turtle in unpredicted habitat: a matter of niche shift or of predictors studied? *PloS one*, 4(11), e7843. <http://doi.org/10.1371/journal.pone.0007843>
- Scott, J. K., & Panetta, F. D. (1993). Predicting the Australian Weed Status of Southern African Plants. *Journal of Biogeography*, 20(1), 87–93.
- Simberloff, D. (2009). The Role of Propagule Pressure in Biological Invasions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 40, 81–102. <http://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120304>
- Skovl, F. (2000). Potential Plant Distribution Mapping Based on Climatic Similarity Author. *Taxon*, 49(3), 503–515.
- Soberón, J. (2007). Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecology letters*, 10(12), 1115–23. <http://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01107.x>
- Soberón, J. M. (2010). Niche and area of distribution modeling: a population ecology perspective. *Ecography*, 33(1), 159–167. <http://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2009.06074.x>
- Soberón, J., & Nakamura, M. (2009). Niches and distributional areas: concepts, methods, and assumptions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106 Suppl , 19644–50. <http://doi.org/10.1073/pnas.0901637106>
- Soberón, J., & Peterson, A T. (2005). Interpretation of Models of Fundamental Ecological Niches and Species ' Distributional Areas. *Biodiversity Informatics*, 2, 1–10. <http://doi.org/10.1093/wber/lhm022>
- Thomas, C. D., Bodsmorth, E. J., Wilson, R. J., Simmons, A. D., Davies, Z. G., Musche, M., & Conradt, L. (2001). Ecological and evolutionary processes at expanding range margins. *Nature*, 441, 577–581.
- Thuiller, W., Albert, C., Araújo, M. B., Berry, P. M., Cabeza, M., Guisan, A., ... Zimmermann, N. E. (2008). Predicting global change impacts on plant species' distributions: Future challenges. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 9(3-4), 137–152. <http://doi.org/10.1016/j.ppees.2007.09.004>
- Václavík, T., Kupfer, J. a., & Meentemeyer, R. K. (2011). Accounting for multi-scale spatial autocorrelation improves performance of invasive species distribution modelling (iSDM). *Journal of Biogeography*, no–no. <http://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2011.02589.x>
- Welk, E., Schubert, K., & Hoffmann, M. (2002). Present and potential distribution of invasive garlic mustard (*Alliaria petiolata*) in North America. *Diversity and Distributions*, 8, 219–233. Recuperado de <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1046/j.1472-4642.2002.00144.x/full>
- Woodward, F. I., Fogg, G. E., & Heber, U. (1990). The Impact of Low Temperatures in Controlling the Geographical Distribution of Plants [and Discussion]. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 326(1237), 585–593. <http://doi.org/10.1098/rstb.1990.0033>

Woodward, F.I. (1987) *Climate and plant distribution*. Cambridge University Press, Cambridge.

Capítulo 4

Modelagem de nicho ecológico de espécies invasoras para o
estado de São Paulo

Resumo

Objetivo: Explorar a abordagem multi-hierárquica de modelagem de distribuição de espécies, compatibilizando as relações de escalas, resolução e dos fatores que devem influenciar a distribuição das espécies estudadas no estado de São Paulo.

Material e métodos: As espécies selecionadas para esta análise foram *Megathyrus maximus*, *Pinus elliottii* e *Schizolobium parahyba*. Para explorar a abordagem multi-hierárquica, foram utilizados os modelos de macro escala (escala continental), gerados no capítulo 3, para projetar a distribuição potencial destas espécies no estado de São Paulo, utilizando camadas climáticas de resolução de 30". Para os modelos de meso escala, utilizamos apenas os pontos de presença das espécies coletadas no estado de São Paulo e como fatores regionais utilizamos o índice de vegetação aprimorado, elevação, temperatura de superfície da terra, índice de aridez, potencial de evapotranspiração e as variáveis de distância de rodovias e distância de corpos hídricos em resolução de 30" para alimentar o algoritmo MaxEnt. Por meio da análise comparativa da saída dos modelos de macro e meso, discutimos a relação entre as escalas e os principais fatores ambientais responsáveis pelos padrões de distribuição nos modelos de meso escala para cada espécie.

Resultados: Os modelos de meso escala permitiram explorar a relação de fatores mais regionais com a distribuição das espécies. *M. maximus* tem preferência por áreas de baixa altitude, de temperaturas elevadas e de alta radiação, podendo ocupar ampla variação de cobertura vegetal (EVI) e tem sua distribuição inversamente relacionada com a distância de rodovias. A espécie *S. parahyba* tem preferência por áreas com maior disponibilidade hídrica e maior evapotranspiração potencial, está limitada a faixas mais baixas de altitude, parece não ser influenciada pela distância de corpos hídricos e tem baixa probabilidade de ocorrência em áreas com pouca cobertura vegetal (EVI). *P. elliottii* tem sua presença inversamente relacionada a distância de estradas e corpos hídricos, evita regiões de alta temperatura e regiões com valores muito baixos de aridez. Sua presença também está inversamente correlacionada com a cobertura vegetal, indicando preferência por áreas mais abertas. De forma geral, o índice de concordância entre os mapas de macro e meso escalas foram altos (maiores que 70%), a concordância foi maior para *M. maximus* e menor para *P. elliottii* e *S. parahyba*.

Conclusões: Os modelos de meso escala refinam as previsões feitas pelos modelos de macro escala, principalmente na situação onde os fatores regionais passam a modificar localmente as características climáticas ou a atuar como barreiras ambientais para o estabelecimento das espécies invasoras. Os modelos de nicho em macro escala se mostram adequados para a previsão em escala continental. Contudo, para o planejamento regional, de controle e prevenção de espécies invasoras, os modelos de distribuição de meso escala são mais apropriados. A abordagem multi-hierárquica se mostrou uma ferramenta importante para a prevenção de invasões biológicas, que demanda baixo custo operacional e financeiro e provê resultados com grau elevado de confiança. Como ferramenta para pesquisa, a abordagem permite identificar os limites e os fatores chaves que atuam em cada escala, contribuindo para agregar conhecimento sobre as espécies invasoras e sobre características relacionadas à invasibilidade dos ecossistemas.

1. Introdução

Nas últimas décadas, em decorrência da globalização e do comércio internacional, o deslocamento de espécies promovido por humanos de forma intencional ou acidental para regiões muito distantes de suas regiões de origem tem crescido em frequência e extensão (Levine & D'Antonio, 2003). Em paralelo às mudanças climáticas globais (Bellard, Bertelsmeier, Leadley, Thuiller, & Courchamp, 2012), invasões biológicas constituem um dos principais componentes das mudanças globais promovidas pela ação humana, alterando as condições físicas naturais, os habitats e a composição de espécies (Chapin et al., 2000). Invasões biológicas podem provocar impactos negativos significativos para a economia, afetando especialmente a agricultura, a silvicultura e a saúde (Pimentel, 2001), o funcionamento dos ecossistemas, além de incorrer em perdas documentadas da biodiversidade nativa (Mack et al., 2000).

Uma vez que espécies exóticas invasoras estão estabelecidas, a erradicação é difícil e em alguns casos impossível (Rejmánek, 2005). Desta forma, prevenir a invasão seria a melhor alternativa de manejo. Com este objetivo, técnicas de modelagem preditiva de distribuição têm sido aplicadas para diversas espécies invasoras no mundo (Peterson & Viegals, 2001). A distribuição atual das espécies pode ser projetada por meio de modelos baseados em nicho ecológico, os quais estimam o nicho realizado das espécies não nativas em regiões potenciais de invasão, permitindo prever onde estas espécies poderão ou não estabelecer populações viáveis (Soberón & Peterson, 2005). No entanto, estudos recentes têm questionado a validade dos modelos de nicho, citando que muitos outros fatores além dos climáticos são fundamentais para determinar a distribuição das espécies e sua dinâmica no tempo (Davis, Jenkinson, Lawton, Shorrocks, & Wood, 1998; Gallien et al., 2010) e que, de maneira indireta, os pontos de distribuição utilizados nos modelos correlacionais são influenciados por estes fatores, que por sua vez, não são considerados diretamente nos modelos de nicho. Essas críticas inspiraram pesquisadores a incluir fatores ambientais, como dispersão das espécies e dinâmica populacional nos modelos de nicho, a fim de explicar, em maior detalhe, os padrões biogeográficos manifestados.

De fato, outros fatores ambientais que não o clima podem exercer influência direta ou indireta sobre as espécies, incluindo preditores distais e preditores proximais (Austin, 2002). Segundo Guisan e Zimmermann (2000), esses fatores podem ser classificados em: i) fatores limitantes, ligados a variáveis que controlam as espécies ecofisiologicamente (ex: temperatura, precipitação, solo), ii) distúrbios, definidos como todo o tipo de perturbação natural ou antrópica que afeta um sistema natural e iii) disponibilidade de recursos, que compreende todos os compostos que podem ser assimilados pelos organismos (ex: água, nutrientes e energia). As relações entre as espécies e esses fatores ambientais podem gerar padrões de distribuição espacial que se organizam em escalas espaciais diferentes (Pearson & Dawson, 2003), frequentemente de maneira hierárquica (Pearson et al. 2004).

Desta forma, a questão central dos modelos de distribuição de espécies passa a residir na construção e identificação de escalas apropriadas de abordagem. Dentro do espaço climático continental que define os limites fisiológicos das espécies, outros fatores influenciam sua distribuição de forma hierárquica, com fatores diferentes definindo a distribuição das espécies em escalas espaciais diferentes (Collingham, Wadsworth, Huntley, & Hulme, 2000; Franklin, 1995). Turner et al. (2001) definem como hierárquico um sistema que é interconectado por diferentes

níveis, onde os níveis superiores limitam os níveis inferiores em graus variados. Esses níveis podem ser definidos em escalas de tempo e espaço diferentes, com processos diferentes se destacando em cada uma delas.

Para plantas terrestres, um sistema hierárquico de controle ambiental de distribuição de espécies foi sugerido, pelo qual as variáveis climáticas responderiam pelos padrões em larga escala espacial (como continentais) e outro nível, fatores como a geologia e a topografia responderiam por padrões ambientais em escalas mais finas (Franklin, 1995). Seguindo este raciocínio, Pearson e Dawson (2003) fizeram uma revisão de como fatores climáticos e outros fatores como topografia, cobertura de solo e interações bióticas operam em escalas diferentes e influenciam a distribuição das espécies em diferentes escalas. Esses autores propuseram um esquema onde fatores abióticos seriam os fatores dominantes sobre largas escalas, e as interações bióticas, recursos, microtopografia e fragmentação de habitat passariam a ser mais importantes em escalas menores. Nesta abordagem, a resolução espacial estaria associada com a extensão geográfica sob investigação, com largas escalas associadas a grandes extensões e resolução grosseira e escalas menores associadas à pequenas extensões com resolução mais fina.

Em se tratando de modelos de distribuição de espécies, os modelos hierárquicos oferecem talvez uma das melhores abordagens para políticas de conservação e manejo, já que permitem aos pesquisadores e tomadores de decisão explorar os fatores de influência nas escalas desejadas e apropriadas, sejam elas de país, estado ou região ecológica. Ainda que os modelos bioclimáticos respondam de forma satisfatória às questões relativas à distribuição das espécies, a compartimentalização dessa distribuição em diferentes escalas pode responder a questões mais específicas sobre restrições espaciais e demandas específicas por recursos.

De forma a dar continuidade às análises de distribuição potencial realizadas em escala continental (macro escala) no capítulo 2, propusemos como objetivo deste capítulo gerar modelos de distribuição em escala regional (meso escala) para três das espécies invasoras analisadas nos capítulos anteriores, compatibilizando as relações de escalas, resolução e dos fatores que devem influenciar a distribuição destas espécies no estado de São Paulo. De posse dos modelos de meso escala, buscamos realizar uma comparação relacional com os resultados obtidos pelos modelos de macro escala sob a ótica de estruturas hierárquicas proposta por Turner et al. (2001) e Pearson e Dawson (2003), destacando qual o papel e como os fatores de escala regional influenciam a distribuição das espécies selecionadas. As espécies selecionadas para esta análise foram *Megathyrsus maximus* (gramínea africana amplamente distribuída em todo o planeta), *Pinus elliottii* (espécie de pinus reportada como invasora em diversos países do hemisfério sul) e *Schizolobium parahyba* (espécie arbórea nativa de florestas tropicais úmidas dentro do Brasil, mas considerada invasora em outros tipos de vegetação). Para explorar a abordagem multi-hierárquica, utilizamos os modelos de macro escala (escala continental) gerados no capítulo 3 para projetar a distribuição potencial destas espécies no estado de São Paulo utilizando camadas climáticas de resolução de 30". Para os modelos de meso escala, utilizamos apenas os pontos de presença das espécies coletadas no estado de São Paulo e como fatores regionais: o índice de vegetação aprimorado, elevação, temperatura de superfície da terra, índice de aridez, potencial de evapotranspiração e as variáveis de distância de rodovias e distância de corpos hídricos em resolução de 30" para alimentar o algoritmo MaxEnt. Por meio de uma análise comparativa da saída dos modelos de macro e meso,

discutimos a relação entre as escalas e os principais fatores ambientais responsáveis pelos padrões de distribuição nos modelos de meso escala para cada espécie.

2. Material e métodos

2.1. Área de estudo

Para a análise de meso escala definimos como área de estudo e extensão geográfica os limites político-administrativos do estado de São Paulo, Brasil. A escolha desses limites reside no fato de que um dos objetivos deste estudo é dar suporte a políticas públicas relacionadas com invasões biológicas, que geralmente são construídas em nível estadual. A maior parte dos pontos de amostragem utilizados neste estudo localiza-se em unidades de conservação administradas por órgãos da Secretaria do Meio Ambiente do Estado de São Paulo. No entanto, a metodologia aqui utilizada poderia ser aplicada em qualquer outro estado ou país, com restrição apenas aos limites de extensão geográfica definidos para cada escala espacial.

2.2. Espécies alvo e dados de presença

Escolhemos três espécies invasoras no estado de São Paulo com base no conhecimento acumulado sobre estas espécies e em hipóteses que elaboramos a partir de estudos pré-existentes ou de observações reunidas durante a coleta dos dados de ocorrência no estado de São Paulo. As espécies selecionadas são apresentadas a seguir.

Megathyrsus maximus (Jacq.) B.K. Simon & S.W.L. Jacobs

Utilizamos 551 pontos de ocorrência de *M. maximus* registrados no estado de São Paulo, abrangendo todos os tipos vegetacionais e condições de conservação dos ecossistemas.

De origem Africana, esta gramínea se desenvolve na maioria dos tipos de solo, preferindo os bem drenados, úmidos e férteis, embora algumas variedades sejam tolerantes a solos de menor fertilidade e drenagem mais pobre. Apresenta tolerância a baixo pH do solo e alta saturação por alumínio, mas é geralmente intolerante a alagamento ou alta salinidade no solo. As variedades da espécie são mais adaptadas a regiões com mais de 1000 mm de precipitação anual. A tolerância à seca pode variar entre os cultivares, mas nenhuma das variedades tolera mais de quatro meses de seca. A espécie ocorre desde o nível do mar até altitudes de mais de 2000m. Cresce sobre luz total e mesmo sob sombra parcial de até 30%. Embora não se desenvolva bem em ambientes sombreados, algumas variedades parecem tolerar o sombreamento.

Nossa hipótese é que, dentre as três espécies selecionadas, *M. maximus* deve ser a espécie mais generalista e a que menos deve sofrer interferência de filtros ambientais em meso escala (escala regional). Portanto, sua distribuição em escala regional deve ser muito próxima da distribuição prevista para os modelos de macro escala (escala continental).

Pinus elliottii Engelm. var. *elliottii*

Utilizamos 407 pontos de ocorrência de *P. elliottii* registrados principalmente na porção sul da metade do estado de São Paulo.

P. elliottii foi introduzido no Brasil em 1948, pelo Serviço Florestal do Estado de São Paulo, e é até hoje é amplamente cultivado no estado de São Paulo e especialmente na região sul do Brasil para produção de madeira e para a indústria de celulose e papel. Em sua região de ocorrência natural o

clima é quente e úmido com verões marcados por chuvas e períodos de seca no outono e primavera. A precipitação média nesta região é de 1270 mm por ano. A temperatura anual é de 17 °C, com extremos de 41°C e -18°C. Apesar de adaptado a uma grande variedade de áreas e condições topográficas, se desenvolve melhor em margens e linhas de drenagem com ampla disponibilidade de umidade.

Como pudemos observar nos capítulos anteriores desta tese, *P. elliottii* possui distribuição limitada no estado de São Paulo. Deste resultado, da literatura e de nossa experiência prática, hipotetizamos que essa limitação pode estar ligada a fatores direta ou indiretamente relacionados com a disponibilidade de água no solo e umidade relativa do ar em escala regional e não somente local.

Schizolobium parahyba (Vell.) S.F. Blake

Utilizamos 187 pontos de ocorrência de *S. parahyba* no estado de São Paulo, a grande maioria concentrada nas áreas litorâneas e na porção sul-sudeste do estado.

Schizolobium parahyba é uma espécie arbórea de grande porte e crescimento muito rápido. Nativa do Sul do México até o Sul do Brasil. Embora nativa no Brasil, a espécie é considerada invasora em regiões de Floresta Estacional Semidecidual (Rodolfo Cesar Real De Abreu et al., 2013) Cresce rapidamente em ambientes perturbados. Não se desenvolve naturalmente em áreas de savana e em ambientes xeromórficos como o da Caatinga ou em altitudes maiores de 700 m acima do nível do mar (Turchetto-Zolet et al., 2012). Pode inibir a regeneração de outras espécies, mas não causa preocupação em florestas primárias, pois se dispersa lentamente e se reproduz de forma não frequente e é intolerante à sombra (Poorter & Hayashida-Oliver, 2000). Desenvolve-se em solos bem drenados, de média fertilidade, com pH entre 5 e 7.5. Introduzida, mas não considerada invasora, na Tanzânia, Porto Rico e Estados Unidos

S. parahyba é a única espécie nativa do Brasil no conjunto de espécies avaliado. Registamos pontos de invasão em Floresta Estacional Semidecidual, região fora da área de ocorrência nativa da Floresta Ombrófila Densa. No entanto, registamos alguns pontos de ocorrência em outros tipos de vegetação, como o cerrado ou a restinga. Acreditamos que a espécie esteja limitada às condições ambientais características de ecossistemas florestais e investigamos a possibilidade de detectar este padrão por meio dos índices de vegetação em escala regional.

2.3. Definição das escalas de abordagem

Utilizamos a abordagem de extensão de escalas proposta por Whittaker, Willis, & Field (2001). Nessa abordagem, a escala global corresponde a extensões maiores que 10000 km, a continental a extensões entre 2000 e 10000 km, a regional de 200 a 2000 km, a de paisagem a extensões de 10 a 200 km, a local de 1 a 10 km, a de site a extensões de 10 a 1000 m e, por fim, a de microescala correspondendo a extensões menores que 10 m. Nas análises apresentadas neste capítulo, selecionamos a escala global para os modelos de macro escala em resolução de 10 minutos e a de escala regional para os modelos de meso escala com resoluções de 30 segundos. As escalas utilizadas são descritas a seguir.

2.4. Macro escala

Na abordagem de macro escala utilizamos os mesmos modelos de distribuição gerados no capítulo 2. Para obter os mapas de distribuição em macro na mesma resolução e extensão dos mapas produzidos em meso escala, projetamos a distribuição potencial das espécies selecionadas

utilizando as variáveis bioclimáticas transformadas por meio de uma PCA com resolução de 30'' com recorte para o estado de São Paulo. Os dados de ocorrência em escala global foram utilizados para produzir os mapas binários finais de presença e ausência por meio de um limitador mínimo correspondente ao valor do potencial de presença que incluísse pelo ao menos 90% dos dados de ocorrência utilizados no treinamento (Peterson et al., 2007).

2.5. Meso escala

Para análises de meso escala utilizamos os dados de presença coletados em campo, aplicando um filtro espacial de distância de 2 km, de forma a eliminar a possibilidade de maior densidade de pontos em algumas regiões em decorrência apenas de esforço amostral diferenciado. Assim, diminuimos a interferência de autocorrelação espacial artificial ocasionada pela concentração de pontos em algumas unidades amostrais (Diez & Pulliam, 2007). A influência dos fatores ambientais foi avaliada como a curva gerada pelos algoritmos de MaxEnt, que relacionam a probabilidade de presença em função do fator ambiental isolado, quando todos os demais fatores ambientais são mantidos em seus valores médios (Phillips & Dudík, 2008). Nesses gráficos são apresentados os *features* que foram ajustados em termos de valores médios (linha vermelha) e desvio padrão (representando pela nuvem azul).

2.6. Variáveis e fatores ambientais

As variáveis ambientais foram todas obtidas na resolução de 30''. Porém, para obter os níveis de compatibilidade de resolução e de extensão exigidos em ordem centesimal para a manipulação e operação entre as camadas ambientais no software R, todas as imagens foram reamostradas e recortadas para os limites administrativos do estado de São Paulo. Ainda que o MaxEnt seja pouco sensível a ordem de grandeza das variáveis (Elith et al., 2011), decidimos por uniformizar a magnitude entre as variáveis, todas as variáveis foram padronizadas para média 0 e desvio padrão 1. Para a abordagem de meso escala, selecionamos variáveis relacionadas com a topografia, com o tipo de vegetação, com a temperatura/radiação incidente, umidade disponível e/ou retirada e métricas de paisagem relacionadas à distância de corpos hídricos e rodovias.

Como variável representativa do tipo de vegetação, utilizamos o índice de vegetação aprimorado (EVI) e como variável de temperatura/radiação utilizamos a temperatura da superfície da terra (LST). As duas variáveis são integrantes do conjunto de imagens do satélite MODIS, disponível em <http://reverb.echo.nasa.gov/>. O índice de vegetação aprimorado (EVI) foi desenvolvido como uma métrica alternativa, de forma a suprir algumas limitações do índice mais utilizado – o NDVI. O EVI foi especialmente desenvolvido para ser mais sensível a mudanças em áreas com alta biomassa (um problema sério para o NDVI), para reduzir a influência de condições atmosféricas nos valores dos índices de vegetação e para corrigir sinais de outras camadas de copas das árvores. Deste modo, o EVI tende a ser mais sensível do que o NDVI a diferenças na cobertura de copas, em índices como o de área foliar, estrutura de copas, fenologia de plantas e stress (Huete et al., 2002). As variáveis MODIS utilizadas correspondem aos valores de média, mediana, máximo, mínimo e amplitude de uma composição de imagens do período de 1 de janeiro de 2002 até 31 de dezembro de 2013, amostradas diariamente para LST e a cada 16 dias para EVI. As imagens foram obtidas na forma de frações da área de estudo total, exigindo que estas sejam mosaicadas e georeferenciadas.

Como variáveis de topografia utilizamos a elevação (SRTM) e a partir desta imagem derivamos as variáveis de declividade (slope), face de exposição (aspect) e índice topográfico composto (CTI). A

imagem de SRTM foi obtida na resolução de 1 km em <http://vterrain.org/Elevation/SRTM/>, com recorte para América do Sul, sendo posteriormente recortada para os limites do estado de São Paulo.

A declividade é caracterizada pela máxima inclinação (ângulo vertical) de um plano tangente a um ponto na superfície do terreno, em relação ao horizonte. A face de exposição é o azimute (ângulo horizontal) da projeção da direção determinada pela declividade; corresponde a uma linha perpendicular às curvas de nível e é medida em graus em relação ao norte (Evans, 1972). A face de exposição é uma medida da direção para a qual a superfície do declive está voltada. Em outras palavras, a declividade é o ângulo de inclinação do terreno e a face de exposição está relacionada com a exposição à luz solar. Já o índice topográfico composto representa a umidade disponível em estado estacionário, ou as áreas de acúmulo de água e reserva na superfície e está altamente relacionado com a umidade do solo.

As variáveis distância de rodovias e de corpos d'água foram extraídas de camadas em shapefile produzidas pelo IBGE. As imagens foram convertidas em raster com resolução de 1 km, gerando-se um raster final de distâncias utilizando a função de distâncias euclidianas do software de informação geográfica ARCMAP10 (ESRI 2011).

As variáveis relacionadas com a umidade do ar foram o índice de aridez (AI) e a evapotranspiração potencial (PET), disponíveis em <http://www.cgiar-csi.org/data/global-aridity-and-pet-database>. O índice de aridez é uma medida numérica do grau de aridez com relação ao clima em determinado local e a evapotranspiração potencial é uma medida da capacidade da atmosfera de remover água por meio de processos de evapotranspiração (ET) em determinado local. A evapotranspiração potencial está relacionada com a quantidade de energia no ambiente e depende principalmente do calor e da radiação. Essas variáveis estão relacionadas com a disponibilidade de água ou umidade do ar em cada ponto. As camadas ambientais foram adquiridas na resolução 30'' para todo o globo, na forma de médias anuais do período compreendido entre 1950 e 2000. As camadas foram posteriormente recortadas para os limites do estado de São Paulo.

A extensão geográfica tem efeitos importantes sobre os resultados dos modelos de distribuição de nicho (Barve et al., 2011b). Por conta disso, utilizamos um buffer de 2 km em torno dos pontos de ocorrência ou de ausência das espécies selecionadas, de forma a não inserir nas análises áreas de background que não tivessem sido de fato amostradas nas expedições de coleta dos pontos. Todas as análises de treinamento dos modelos foram calibradas dentro das extensões destes buffers e depois projetadas para todo o estado de São Paulo.

2.7. Modelos de distribuição de meso escala

Os modelos de distribuição foram gerados por meio do programa MaxEnt 3.3.3.k (Phillips et al., 2006), com configurações específicas de bootstrap com 10 réplicas, 30% de pontos para teste, semente aleatória e sem clamping. Para produzir os mapas binários, utilizamos como limitador mínimo o valor que incluísse pelo menos 95% dos dados de ocorrência utilizados no treinamento (Peterson et al., 2007), levando em consideração que todos os dados foram coletados pela mesma pessoa e registrados com erro mínimo.

2.8. Seleção de variáveis ambientais

As variáveis preditoras (variáveis ambientais) passaram por um procedimento de filtro por correlação. Entre um conjunto de variáveis com alta correlação (Spearman > 0.7), selecionamos uma das variáveis para ser mantida e as demais foram descartadas do conjunto.

Depois do procedimento de filtro por correlação, optamos por um procedimento de seleção de preditores que reúne uma série de técnicas de seleção de atributos diferentes, conhecido como *ensemble feature selection* ou comitê de técnicas de seleção de atributos. Técnicas de comitê são utilizadas com frequência em problemas de classificação e regressão. O comitê de classificadores consiste basicamente em treinar diferentes modelos de classificação ou regressão, sendo o resultado final determinado pelo consenso entre as previsões dos diversos modelos gerados.

Na área de seleção de atributos, técnicas de comitê funcionam de forma similar aos de classificação e regressão. Os resultados de técnicas diferentes de seleção de atributos são combinados por meio de uma regra de consenso para gerar um subconjunto ótimo de preditores que foram selecionados por métodos de busca diferentes e com representações heterogêneas (Tsybal, Cunningham, & Pechenizkiy, 2005).

No nosso comitê, selecionamos quatro técnicas de seleção de atributos por ordenação, cujos resultados foram agregados mediante um sistema de votação. Para seleção de atributos utilizamos duas técnicas de modo de busca por filtro – univariado: gain ratio e multivariado: rank correlation – e duas técnicas de busca baseadas em algoritmos de classificação (*embedded filters*) – OneR e Random Forest. Dividimos os dados de ocorrência em subconjuntos, por meio do método de validação cruzada (*K fold cross validation*) e submetemos os subconjuntos ao procedimento de seleção.

A regra de consenso que estabelecemos consistiu em criarmos uma lista ordenada dos atributos considerando o número de vezes que o atributo foi escolhido em cada técnica. Segundo o número de técnicas e subconjuntos, um atributo poderia ser selecionado, no máximo, 40 vezes (consenso máximo). Escolhemos todos os atributos que foram votados pelos menos 20 vezes para serem utilizados como fatores ambientais ou preditores nos modelos de distribuição de meso escala.

2.9. Método de avaliação dos modelos

Como método de avaliação de qualidade dos modelos, utilizamos as características de operação do receptor parcial (partialROC) (Peterson et al., 2008). Esta abordagem avalia modelos apenas em uma faixa de previsões relevantes e permite a ponderação diferencial de erros de omissão e de comissão e, portanto, é preferível em relação a abordagens tradicionais ROC. De forma bem resumida, restringimos o espaço ROC a previsões que correspondem a erros de omissão $\leq 5\%$ e subamostramos 1000 vezes a metade dos dados disponíveis (bootstrapping) para a avaliação. Apresentamos como resultado a proporção de AUC, obtida a partir da razão dos valores de área sob a curva ROC de cada subconjunto aleatorizado e os valores de área sob curva ROC obtidos sob a expectativa de modelos nulos. O resultado final consiste na frequência de contagens de valores de proporção de AUC menores que 1.

2.10. Índice de concordância entre as escalas

O procedimento para obter o índice de concordância entre as escalas consistiu em cruzar pixel por pixel as informações dos mapas binários produzidos pelos modelos de meso e macro escala, criando índices de concordância ou de discordância segundo a Tabela 7.

Tabela 7 – Tabela resumindo a classificação dos índices de comparação entre escalas

Macro	Meso	Índice	Classificação
Presença	Presença	Presença em macro – presença em meso	Concordância
Ausência	Ausência	Ausência em macro – ausência em meso	Concordância
Presença	Ausência	Presença em macro – ausência em meso	Discordância
Ausência	Presença	Ausência em macro - ausência em meso	Discordância

3. Resultados

3.1. *Megathysrus maximus*

Para os modelos de meso escala utilizamos um total de 239 pontos de presença de *M. maximus* no estado de São Paulo (Figura 118) obtidos pelo processo de filtro por distância. Os modelos de macro escala baseados apenas em características climáticas indicam que praticamente todo o estado de São Paulo é suscetível à ocorrência de *M. maximus* (Figura 119), resultado que é coerente com a distribuição observada a partir dos pontos de ocorrência da espécie registrados no estado. Os modelos de meso escala também prevêem grande parte do estado como suscetível para o estabelecimento da espécie. Neste caso, porém, o modelo classifica uma faixa na região sul – sudeste do estado como não suscetível (Figura 120). Nesta região predomina a Floresta Ombrófila Densa Montana, com amplas extensões de florestas naturais remanescentes.

Figura 118 – Distribuição dos pontos de ocorrência de *Megathysrus maximus* registrados no estado de São Paulo. Em vermelho estão os pontos selecionados pelo procedimento de filtro por distância.

Figura 119 – Distribuição potencial de *Megathyrus maximus*, gerada a partir de dados climáticos em escala global e projetados para o Estado de São Paulo. No mapa estão representados os pontos de ocorrência da espécie obtidos para o estado de São Paulo. Em coloração verde estão as áreas que, segundo o modelo, podem ser invadidas pela espécie.

Figura 120 - Distribuição potencial de *Megathyrus maximus*, gerada a partir dos atributos de meso escala para o Estado de São Paulo. No mapa estão representados os pontos de ocorrência da espécie obtidos para o estado de São Paulo. Em coloração verde estão as áreas que, segundo o modelo, podem ser invadidas pela espécie.

Figura 121 – Curvas de resposta do modelo de MaxEnt de distribuição em meso escala para *Megathyrus maximus*. As curvas mostram como as previsões logísticas de adequabilidade se modificam quando a variável ambiental varia, mantendo todas as outras variáveis em seus valores médios. A – índice de aridez; B – índice topográfico composto; C – EVI médio; D – EVI mínimo; E – distância de corpos hídricos; F – temperatura mínima de superfície; G – temperatura média de superfície; H – evapotranspiração potencial; I – distância de rodovias; J – declividade e K – SRTM (elevação). A linha vermelha representa o comportamento médio e a faixa azul representa o desvio padrão considerando as 10 repetições dos modelos gerados.

Figura 122 – Mapa de concordância entre os produtos gerados em macro e meso escala, representando o cruzamento das informações de presença e ausência gerados pelos modelos de distribuição potencial de *Megathysus maximus* em diferentes escalas. Em branco estão as regiões classificadas como ausência tanto em macro quanto em meso escala; em cinza estão as regiões classificadas como presença em macro e ausência em de meso escala; em verde claro estão as regiões classificadas como ausência em macro escala e presença em meso escala e, por fim, em verde escuro, estão as regiões classificadas como presença tanto em macro quanto em meso escala. No mapa estão representados os pontos de ocorrência da espécie obtidos para o estado de São Paulo.

Figura 123 – Frequência de cada classe de probabilidade de ocorrência de *Megathyrus maximus* a partir do mapa de concordância dos modelos de macro e meso escala.

As curvas de respostas do modelo de distribuição potencial de *M. maximus* (Figura 121), indicam que a variável de EVI médio não aparenta contribuir muito para a classificação de presença do modelo. No entanto, a maior probabilidade de presença ocorre com um valor mínimo de EVI, indicando que a espécie pode ocupar qualquer fisionomia que contenha um valor mínimo de “verde”. A variável de SRTM aparenta estar inversamente relacionada com o potencial de distribuição de *M. maximus*, indicando que a espécie tem preferência por baixas altitudes e que sua probabilidade de ocorrência diminui conforme aumenta a altitude. A probabilidade de ocorrência de *M. maximus* diminui quase linearmente em função da distância de rodovias e aumenta em função da evapotranspiração potencial. A relação com a evapotranspiração potencial indica que a espécie tem preferência por regiões sujeitas a altas temperaturas e radiação elevada, o que também se confirma pela curva baseada na temperatura média de superfície.

As comparações entre os resultados dos modelos de macro e meso escala mostram que existe um alto grau de concordância entre os modelos para *Megathyrus maximus* (Figura 122), resultado que reforça nossa hipótese de que os modelos de macro e meso escala para uma espécie generalista devem ser muito semelhantes. Em relação às regiões previstas pelo modelo em macro escala como suscetíveis à invasão pela espécie, o modelo de meso escala discorda de cerca de 18% da área, em grande parte na região sul/sudeste do estado de São Paulo, principalmente na região de domínio da Floresta Ombrófila Densa Montana e no litoral (Figura 123). Em uma escala menor estão as regiões classificadas como não suscetíveis pelos modelos de macro e como suscetíveis pelo modelo de meso escala, correspondendo a cerca de 4% das áreas de comparação.

3.2. *Schizolobium parahyba*

Dos 141 pontos de ocorrência para *S. parahyba* no estado de São Paulo, 78 pontos foram utilizados para gerar os modelos de distribuição (Figura 124). Segundo o modelo de macro escala, com exceção da porção noroeste, que compreende as mesorregiões de Ribeirão Preto, São José do Rio Preto e Araçatuba, praticamente todo o restante do estado de São Paulo foi indicado como climaticamente suscetível para o estabelecimento de *S. parahyba* (Figura 125). O modelo de meso escala determina que a porção a extremo oeste do estado não é suscetível para a espécie, assim como porções na região sudeste onde a vegetação natural é Floresta Ombrófila Densa (Figura 126). Porém, as regiões classificadas como não suscetíveis pelo modelo de macro escala na porção noroeste nas mesorregiões de Ribeirão Preto e São José do Rio Preto são classificadas como suscetíveis pelo modelo de meso escala.

Figura 124 – Distribuição dos pontos de ocorrência de *Schizolobium parahyba* no estado de São Paulo. Em vermelho estão os pontos selecionados pelo procedimento de filtro por distância.

Figura 125 – Distribuição potencial de *Schizolobium parahyba*, gerada a partir de dados climáticos em escala global e projetados para o Estado de São Paulo. No mapa estão representados os pontos de ocorrência da espécie obtidos para o estado de São Paulo. Em verde estão as áreas em que o modelo aponta como possível a ocorrência da espécie.

Figura 126 - Distribuição potencial de *Schizolobium parahyba*, gerada a partir dos atributos de meso escala para o Estado de São Paulo. No mapa estão representados os pontos de ocorrência da espécie obtidos para o estado de São Paulo. Em verde estão as áreas em que o modelo aponta como possível a ocorrência da espécie.

Figura 127 – Curvas de resposta do modelo de MaxEnt de distribuição em meso escala para *Schizolobium parahyba*. As curvas mostram como as previsões logísticas de adequabilidade se modificam quando a variável ambiental varia, mantendo todas as outras variáveis em seus valores médios. Legenda: A – índice de aridez; B – índice topográfico composto; C – EVI médio; D – EVI mínimo; E – distância de corpos hídricos; F – mediana de temperatura de superfície; G – evapotranspiração potencial; H – distância de rodovias; I – declividade e J – SRTM (elevação). A linha vermelha representa o comportamento médio e a faixa azul representa o desvio padrão considerando as 10 repetições dos modelos gerados.

Figura 128 – Mapa de concordância entre os produtos gerados pela modelagem em macro e meso escala, representando o cruzamento das informações de presença e ausência gerados por cada modelo de *Schizolobium parahyba* nas diferentes escalas. Em branco estão as regiões classificadas como ausência tanto em macro quanto em meso escala; em cinza estão as regiões classificadas como presença em macro e ausência em de meso escala; em verde claro estão as regiões classificadas como ausência em macro escala e presença em meso escala e, por fim, em verde escuro estão as regiões classificadas como presença tanto em macro quanto em meso escala. No mapa estão representados os pontos de ocorrência da espécie obtidos para o estado de São Paulo.

Figura 129 – Frequência de cada classe de probabilidade de ocorrência de *Schizolobium parahyba* com base no mapa de concordância dos modelos de macro e meso escala.

No modelo de distribuição a partir de variáveis em meso escala, *S. parahyba* parece não ser tão influenciada pela distância de corpos hídricos (Figura 127). A distância de rodovias parece apontar a presença da espécie preferencialmente em áreas mais próximas a estradas e rodovias, sendo indiferente a distâncias maiores que este limite. O índice de aridez e a evapotranspiração potencial também parecem influenciar a distribuição da espécie. A análise conjunta destas curvas e da resposta à temperatura de superfície aponta maior probabilidade de ocorrência da espécie em áreas com maior disponibilidade hídrica e maior evapotranspiração potencial. Se a declividade não aparenta ser um problema para *S. parahyba*, a elevação parece restringir a distribuição da espécie a áreas de baixa altitude. Com relação à suscetibilidade das áreas à ocupação pela espécie, percebemos um pico negativo para os valores referentes ao EVI médio e um pico positivo referente ao EVI mínimo. Com relação ao EVI médio, os resultados ressaltam que a espécie prefere os valores extremos, mas não parece ser por demais afetada na faixa correspondente ao pico negativo, já que os valores de probabilidade de presença são mantidos em valores médios acima de 50%. O pico positivo do EVI mínimo parece ser mais importante, uma vez que fora dos valores correspondentes ao pico positivo, os valores de probabilidade de ocorrência são bem baixos. Esta curva pode ser uma indicação de que a espécie ocorre preferencialmente em áreas com algum grau de cobertura, evitando áreas mais abertas.

Observamos um índice de concordância de cerca de 70% entre as previsões dos modelos de macro e meso escalas (Figura 129). Entre as discordâncias, a maior proporção corresponde a classificações geradas no extremo oeste do estado de São Paulo, onde os modelos de macro classificam a espécie como provável invasora e os modelos de meso classificam estas áreas como não suscetíveis à invasão pela espécie. Há discordância também na porção norte do estado, em uma faixa central, classificada como não suscetível à invasão pelo guapuruvu pelo modelo de macro escala e como suscetível à invasão pelo modelo de meso escala (Figura 128).

3.3. *Pinus elliottii* var. *elliottii*

Dos 407 pontos de ocorrência para *P. elliottii* no estado de São Paulo, utilizamos 227 pontos para gerar os modelos de distribuição potencial (Figura 130). Segundo a distribuição potencial em macro escala, a região norte e parte da região central do estado de São Paulo não apresentam suscetibilidade para o estabelecimento de *P. elliottii* (Figura 131). O modelo de meso escala restringe ainda mais as áreas suscetíveis, expandindo áreas não suscetíveis para as mesorregiões de Presidente Prudente, Marília, Araçatuba e parte da mesorregião de Bauru. Ao mesmo tempo, classifica como suscetível a maior parte das áreas da região central do estado, classificadas como não suscetíveis à invasão pela espécie pelo modelo de macro escala (Figura 132).

Figura 130 — Distribuição dos pontos de ocorrência de *Pinus elliottii* no estado de São Paulo. Em vermelho estão os pontos selecionados pelo procedimento de filtro por distância.

Figura 131 – Distribuição potencial de *Pinus elliottii*, gerada a partir de dados climáticos em escala global e projetados para o Estado de São Paulo. No mapa estão representados os pontos de ocorrência da espécie obtidos para o estado de São Paulo. Em coloração verde estão as áreas que, segundo o modelo, podem ser invadidas pela espécie.

Figura 132 - Distribuição potencial de *Pinus elliottii*, gerada a partir dos atributos de meso escala para o Estado de São Paulo. No mapa estão representados os pontos de ocorrência da espécie obtidos para o estado de São Paulo. Em coloração verde estão as áreas que, segundo o modelo, podem ser invadidas pela espécie.

Figura 133 – Curvas de resposta do modelo de MaxEnt de distribuição em meso escala para *Pinus elliottii*. As curvas mostram como as predições logísticas de adequabilidade se modificam quando a variável ambiental varia, mantendo todas as outras variáveis em seus valores médios. Legenda: A – índice de aridez; B – face de exposição; C – EVI médio; D – EVI mínimo; E – distância de corpos hídricos; F – temperatura média de superfície; G – amplitude de temperatura de superfície; H – evapotranspiração potencial; I – distância de rodovias; J – declividade e K – SRTM (elevação). A linha vermelha representa o comportamento médio e a faixa azul representa o desvio padrão considerando as 10 repetições dos modelos gerados

Figura 134 – Mapa de concordância entre os modelos preditivos de invasão pela espécie *P. elliottii* gerados a partir de variáveis em macro e meso escala. Em branco estão as regiões classificadas como ausência da espécie tanto em macro quanto em meso escala; em cinza estão as regiões classificadas como presença em macro e ausência em meso escala; em verde claro estão as regiões classificadas como ausência em macro escala e presença em meso escala e, por fim, em verde escuro estão as regiões classificadas como suscetíveis à invasão pela espécie tanto em macro quanto em meso escala. No mapa estão representados os pontos de ocorrência da espécie obtidos para o estado de São Paulo.

Figura 135 – Frequência de cada classe de probabilidade de invasão por *Pinus elliottii* no Estado de São Paulo, com base no mapa de concordância dos modelos de macro e meso escalai.

As variáveis face de exposição, declividade e elevação parecem não influenciar muito a suscetibilidade das diferentes regiões do Estado de SP à invasão por *Pinus elliottii* nos modelos de distribuição. *P. elliottii* responde de forma negativa quanto maior for a distância de rodovias e/ou a distância de corpos d'água. Em ambos os casos, a suscetibilidade à invasão diminui conforme aumenta a distância (Figura 133). A suscetibilidade à invasão por *P. elliottii* está inversamente relacionada às variáveis de temperatura da superfície. A espécie é mais tolerante a oscilações na temperatura média da superfície e regiões com valores mais elevados de temperatura são menos suscetíveis à invasão pela espécie. O mesmo comportamento é observado para o índice de vegetação. A probabilidade de invasão por *P. elliottii* diminui linearmente à medida que aumentam os valores de EVI. Este resultado, avaliado em conjunto com o comportamento observado para curva dos valores mínimos do índice de vegetação, indica que a espécie prefere fisionomias mais abertas, que mantenham um valor mínimo de cobertura vegetal. A curva do índice de aridez reflete a existência de um valor mínimo abaixo do qual a invasão pela espécie é muito pouco provável. Apesar do pico observado na curva de resposta para a evapotranspiração potencial, a suscetibilidade das diferentes regiões do Estado de SP à invasão por *P. elliottii* não se mostrou dependente deste fator ambiental.

O mapa de concordância nas previsões de invasão por *Pinus elliottii* evidencia que as contradições e as concordâncias nas decisões de classificação entre as escalas ocorrem em áreas pequenas (Figura 134). O índice de concordância entre as escalas é de cerca de 70% e o maior índice de discordância fica entre as regiões classificadas como suscetíveis em macro e não suscetíveis em meso escala, que correspondem a cerca de 26% da área (Figura 135).

4. Discussão

A modelagem de distribuição de espécies invasoras é uma ferramenta preditiva importante para a biologia da conservação. Em escala global é possível identificar regiões ou países com suscetibilidade climática para determinada espécie não nativa, pela simples projeção de sua distribuição para outras áreas ainda não invadidas. Contudo, previsões de larga escala baseadas apenas em atributos climáticos permitem inferências muito genéricas para tomadores de decisão em escala regional ou estadual. Tomadores de decisão necessitam de dados e informações mais precisas sobre as características ambientais, fitofisionomias e configurações de paisagem que tornam determinadas áreas mais propensas à invasão por determinada espécie (Berry, Dawson, Harrison, Pearson, & Butt, 2003).

Neste estudo, utilizamos uma abordagem em meso escala que explora atributos ecossistêmicos locais como o índice de vegetação, temperatura de superfície, morfologia e disponibilidade hídrica e outras informações em resolução mais fina do que as variáveis climáticas, como fatores que podem potencializar ou restringir a suscetibilidade de estabelecimento de uma espécie não nativa. Esta abordagem possibilita refinar as previsões obtidas por modelos em macro escala, que utilizam variáveis climáticas de resolução grosseira. Os resultados obtidos em meso escala expõem padrões e relações do potencial de distribuição de espécies invasoras com as variáveis investigadas, fornecendo aos tomadores de decisão informações mais precisas para ações em escalas de cidades, municípios, regiões ecológicas ou bacias hidrográficas.

Para explorar a distribuição de espécies não nativas em escala regional é necessário compatibilizar a resolução dos pontos de ocorrência e das variáveis correlatas (Pearson et al. 2004), sejam elas relacionadas ao clima, paisagem ou filtros abióticos. Os mapas de distribuição gerados em meso escala incluem informações sobre atributos que potencialmente influenciam ou representam características climáticas locais, atuam como barreiras (filtros abióticos) que impedem o estabelecimento ou agentes indiretos de facilitação que promovem a dispersão da espécie na paisagem nesta escala. Hipóteses sobre a preferência de habitat, sobre barreiras e facilitadores podem ser avaliados mediante avaliação do comportamento das curvas em função da probabilidade logística de presença da espécie.

Entre as hipóteses que estabelecemos a priori com relação à distribuição das espécies alvo em escala regional, fomos capazes de confirmar a dependência de umidade relativa do ar e água do solo para o estabelecimento da espécie *Pinus elliottii*; a ausência de fatores ambientais em meso escala atuando como barreiras para o estabelecimento de *Megathyrus maximus* e a importância do índice de vegetação, representativo da quantidade de cobertura florestal, na distribuição regional de *Schizolobium parahyba* no estado de São Paulo. Pudemos observar também como outros fatores ambientais interagem e atuam no sentido de potencializar ou limitar a distribuição das espécies em escala regional, em comparação aos resultados obtidos pelos modelos de macro escala.

Os resultados indicam que um alto índice de concordância das previsões pode ser obtido na transição entre as escalas e que a variação do índice de concordância depende muito das características da espécie. O índice de concordância entre as escalas é maior para uma espécie mais generalista como *Megathyrus maximus* e menor para espécies com maiores limitações ambientais como *Pinus elliottii* e *Schizolobium parahyba*. As diferenças obtidas estão relacionadas aos fatores ambientais que restringem a distribuição localmente, aos padrões de distribuição capturados em

escala regional e que não podem ser identificados em macro escala e/ou na forma e na magnitude como as variáveis de meso escala podem modificar as características ambientais e climáticas localmente, em uma resolução não detectada pelos modelos de macro.

Os modelos de meso escala oferecem resultados mais robustos para que tomadores de decisão possam identificar fitofisionomias e regiões ecológicas mais propensas à invasão por determinada espécie, além de permitirem identificar os atributos que facilitam ou restringem a distribuição da espécie na paisagem. Desta forma é possível alocar e avaliar de forma mais efetiva esforços e os escassos recursos destinados a prevenir novas invasões de ecossistemas naturais (Foxcroft et al., 2013). No entanto, os modelos de meso escala ainda não incorporam de forma explícita processos relacionados à dinâmica e demografia das espécies invasoras, como a dispersão, taxa de dispersão ou tamanho populacional. Para tanto, modelos mecânicos e modelos que incluam autocorrelação espacial na análise de correlação entre atributos e registros de ocorrência podem fornecer mais informações sobre a forma como estas espécies podem se dispersar na paisagem.

4.1. Transposição de escalas

Inicialmente, os modelos de distribuição de espécies baseavam-se exclusivamente em dados climáticos (Franklin, 1995; Guisan & Zimmermann, 2000b). Aos poucos, foram incorporando variáveis que representam outros aspectos do meio, como uso de solo, tipo de solo, impacto antrópico ou produtividade (Ficetola et al., 2007a). No entanto, apenas inserir novos fatores ambientais pode não ser o bastante. É necessário que se defina de forma apropriada a escala e a resolução espacial dos dados de ocorrência que serão utilizados nos modelos correlacionais. É amplamente aceito que processos importantes para a distribuição de espécies são dependentes da escala (Levin, 1992).

Em estudo sobre plantas britânicas, Crawley et al. (2001) avaliaram curvas espécie-área para plantas vasculares, utilizando como unidades parcelas de 0.01 m² até 100 km² em área. Esses autores demonstraram que os ângulos das funções de log-espécie/log área não eram constantes, mas variavam sistematicamente em função da escala espacial. Concluíram, a partir daí, que não existe um processo determinando a riqueza de espécies entre as escalas, mas que diferentes processos provavelmente determinavam a diversidade das espécies vegetais nas diferentes escalas observadas. Mudanças observáveis na riqueza de espécies em função das escalas de abordagem são determinadas por diferentes processos que operam nestas diferentes escalas (Willis & Whittaker, 2002).

O presente estudo demonstra como a compartimentação em escalas de forma hierárquica pode esclarecer padrões de distribuição potencial de espécies vegetais que se manifestam em diferentes escalas, sugerindo uma dominância de fatores de larga escala sobre fatores de escalas menores, com os fatores de menor escala se tornando mais importantes conforme se transpõe a investigação para escalas mais finas. Richardson et al. (2000) propõem que o processo de invasão seja entendido como um *continuum* onde a espécie não nativa deve superar uma série de barreiras ou filtros bióticos e abióticos antes que consiga se estabelecer. Da forma como entendemos, o processo hierárquico de modelagem segue a mesma lógica de transposição de barreiras, onde as barreiras representam as escalas de abordagem. Utilizando um esquemático adaptado de Milbau et al. (2009), o clima deve ser considerado o fator dominante em escala continental, enquanto em escala regional e de paisagem, o uso do solo, geologia e a cobertura do solo começam a se tornar

heterogeneidade é homogeneizada em um pixel contendo os valores médios de clima local, que pode ser produzido pelos componentes da paisagem (Figura 138). Assim, discordâncias de previsão de suscetibilidade à invasão entre os modelos de distribuição de macro e meso escala não são apenas previstas, mas sim esperadas.

Figura 137 – Imagem de uma região do estado de São Paulo que exemplifica a heterogeneidade contida em uma célula de resolução de 10' (arc minuto) e maior detalhamento em uma célula de 3' (arc minuto).

Figura 138 – Representação esquemática da transposição de macro e meso escalas, destacando como algumas variáveis podem interagir com as variáveis climáticas em macro escala mas o seu efeito não é detectado em macro escala por limitações de resolução. Em escala local, a heterogeneidade observada em verde será homogeneizada em termos de valores médios na camada de resolução grosseira dos modelos de macro escala. Outras variáveis não interagem com as variáveis climáticas de larga escala, mas estruturam a população em escala regional.

Partindo da premissa de que as populações estejam em equilíbrio em macro e meso escala, as discordâncias existentes entre as saídas dos modelos de macro e meso podem resumidas na Tabela 8 e podem ser explicadas por: 1) áreas climaticamente suscetíveis à invasão em função das variáveis climáticas continentais mas que não são suscetíveis em função dos fatores de escala regional (é o caso da maioria das classificações de presente em macro e ausente em meso); 2) áreas que não são climaticamente suscetíveis à invasão, mas as variáveis regionais são tão influentes que tornam a área suscetível em escala regional (estes casos são classificações de ausente em macro e presente em meso e devem ocorrer em uma proporção menor que o caso anterior); 3) adaptações das características climáticas locais, promovidas por fatores de escala regional que não são capturados na resolução grosseira dos modelos de macro, mas podem gerar classificações tanto de presença em macro e ausência em meso quanto de ausência em macro e presença em meso. Nas alternativas 1 e 2, as variáveis (fatores) não obrigatoriamente interagem com as características climáticas em escalas mais finas. Na alternativa 3 os fatores de escala regional necessariamente interagem com as características climáticas regionais.

Tabela 8 – Hipóteses de discordância entre as escalas, variáveis de meso escala associadas e as classes de discordância.

Hipóteses	Variável de meso associada	Discordância
Variáveis que atuam como barreiras ou filtros ambientais em escala regional	elevação, índices de vegetação, índice de aridez	presença em macro e ausência em meso
Variáveis alteram características climáticas regionalmente	elevação, índice de aridez, temperatura de superfície, índice de vegetação.	Ausência em macro e presença em meso ou Presença em macro e ausência em meso
Variáveis que podem facilitar e promover o estabelecimento regionalmente	elevação, distância de corpos hídricos e distância de rodovias	Ausência em macro e presença em meso ou Presença em macro e ausência em meso

Exemplos de abordagens multi-hierárquicas apontam para uma variedade de situações em que as variáveis regionais e locais passam a ser variáveis dominantes em escalas espaciais mais finas. Pearson et al. (2004) descrevem o efeito dominante do clima em comparação à cobertura de solo quando ambos os fatores são avaliados na escala do continente Europeu. Contudo, em uma resolução fina, a variável dominante passa a ser a cobertura do solo e o clima passa a ser um atributo secundário para a distribuição de determinada espécie. Em estudo sobre a distribuição e abundância de duas espécies de orquídeas em um gradiente ambiental, Diez e Pulliam (2007) descobriram que a luz disponível no sub-bosque e a umidade do solo ajudavam a explicar padrões de presença e ausência em micro escala (4 m²), enquanto a matéria orgânica presente no solo era importante para explicar os padrões em nível de população (400 m²). Outro estudo sobre fatores que podem influenciar a invasibilidade de talhões florestais por uma espécie de arbusto, Bartuszevige et al. (2006) demonstraram como a estrutura da paisagem (distância da cidade mais próxima) foi o principal fator e variáveis da comunidade florestal tiveram importância secundária para determinar o grau de invasibilidade desses talhões.

Segundo esses estudos, em escala espacial mais fina, as características climáticas passam a ter um papel cada vez menos relevante e o padrão de distribuição das espécies passa a ser governado apenas por fatores ambientais que atuam mais localmente, como os relacionados a eventos estocásticos de distúrbios e dispersão em micro escala (Richard G Pearson & Dawson, 2003b). No entanto, para escalas espaciais muito finas é possível que os modelos correlacionais não sejam mais adequados e técnicas como modelos lineares generalizados com arquitetura bayesiana passem a ser mais indicados para lidar com a autocorrelação espacial dos dados de ocorrência (Diez & Pulliam, 2007).

Um percentual muito grande de discordância entre as classificações de presença da espécie em macro e ausência em meso escala podem indicar casos onde a espécie ainda não entrou em equilíbrio no ambiente invadido. Se a espécie ainda não ocupou toda as áreas suscetíveis do ponto de vista regional é improvável que os modelos correlacionais sejam capazes de capturar estas relações e, por consequência, o potencial de distribuição nesta escala será subestimado. O estado do equilíbrio populacional de espécies invasoras é dependente da escala, sendo mais facilmente obtido em escala continental (em termos climáticos) e mais dificilmente obtido em regiões recentemente invadidas.

4.3. Fatores de meso escala

O índice de aridez representa o balanço entre água e energia, informação não disponibilizada nos modelos de macro escala, mas que exerce influência direta na fisiologia das plantas (Stephenson, 1990), relacionada com o desempenho da produtividade das espécies vegetais (Vicente-Serrano, Cuadrat-Prats, & Romo, 2006). As curvas geradas pelos modelos de distribuição destacam o papel do índice de aridez na abordagem de meso escala, com menor intensidade para *M. maximus* e com maior intensidade para *P. elliotti* e para *S. parahyba*. Em especial para *S. parahyba*, verifica-se que a espécie ocupa preferencialmente regiões com baixos valores para o índice de aridez, mas com altos valores de evapotranspiração potencial. Zonas ripárias em regiões de clima seco, como as várzeas do Rio Paraná, passam a ser suscetíveis à invasão pela espécie, padrão que não é detectável em macro escala. *P. elliotti* parece ser a espécie mais dependente do recurso água, que se manifesta na

ausência da espécie em trechos da paisagem onde o armazenamento de água no solo é prejudicado pela estiagem prolongada, pela elevação do terreno ou distância de corpos hídricos.

A elevação do terreno é responsável por promover modificações significativas tanto em escala regional quanto em escala geográfica (Beniston, Diaz, & Bradley, 1997; Ferguson & Messier, 1996), estando relacionada à orografia e aos padrões de circulação atmosférica de larga escala (Broccoli & Manabe, 1987). Em escala local, a elevação está relacionada com modificações climáticas locais de temperatura – geralmente menor quando maior for a elevação – precipitação (Wipf, Stoeckli, & Bebi, 2009) e velocidade do vento – que tende a ser maior em grandes elevações (McVicar et al., 2010). Terrenos e regiões mais elevadas tendem, adicionalmente, a ter menos acúmulo de água no solo, uma vez que o escoamento superficial e subsuperficial levam a acúmulo em terrenos de menor elevação.

A declividade e a face de exposição também estão relacionadas à quantidade de água disponível no solo, ao fluxo da água, a processos erosivos, sombreamento, energia solar recebida, refletância da superfície e temperatura (Cirilo & Mendes, 2001). Quanto maior o ângulo de inclinação, menor a infiltração e o armazenamento de água no solo (Chaplot & Le Bissonnais, 2000; Janeau, Bricquet, Planchon, & Valentin, 2003). No entanto, estas variáveis não aparentam ser determinantes para a distribuição em escala regional para nenhuma das espécies avaliadas. A elevação parece ser um fator importante apenas para *S. parahyba* que, segundo os modelos, tem a ocorrência favorecida em terrenos mais inclinados (maior exposição à luz, já que a espécie é pioneira) e desfavorecida em maiores altitudes, onde o recurso água é mais escasso, tanto no ar quanto no solo, e as temperaturas tendem a ser mais baixas (a espécie prefere regiões com alta temperatura e umidade).

O índice de vegetação aprimorado é uma medida da “quantidade de verde” utilizada para estimativas de clorofila foliar, área foliar, cobertura de copas e arquitetura de copas (Baret, Clevers, & Steven, 1995). É uma variável que permite estimativas sobre o uso do solo e provê indícios sobre cobertura e o tipo de vegetação. Por este motivo, em muitos estudos de distribuição de espécies, o EVI é utilizado isoladamente como variável preditora nos modelos correlacionais. A temperatura da superfície da terra (LST) é uma medida de temperatura da superfície e não da temperatura do ar (Wan, Zhang, Zhang, & Li, 2004). Avaliada em conjunto com o índice de vegetação, é possível obter estimativas sobre a atividade fisiológica da cobertura de copas, desde que a cobertura de copas seja grande o suficiente para que o LST não seja afetado pela temperatura do solo. Desta forma, quando avaliamos as curvas para *S. parahyba* notamos que a espécie tem preferência por altos valores de EVI e de LST, indicando que a espécie tende a ocorrer em áreas florestais conservadas – com alto valor de quantidade de verde e temperatura elevada da superfície. De fato, o guapuruvu vem sendo registrado como espécie invasora em fragmentos de floresta estacional semidecidual no oeste do estado de SP (Abreu et al., 2013). Segundo o modelo *M. maximus* é indiferente tanto ao EVI quanto a LST, indicando que a espécie pode ocorrer em qualquer fitofisionomia. No entanto, sabemos pelos resultados dos capítulos anteriores que *M. maximus* não ocorre no interior de fragmentos florestais conservadas, esta característica não pode ser capturada em uma abordagem de escala regional. Para *P. Elliottii*, as áreas mais suscetíveis estão associadas a baixos valores de EVI e de LST, indicando a preferência por áreas mais abertas mas com um grau mínimo de cobertura (vide o pico observado para valores de EVI mínimo). Segundo estes resultados, podemos associar a preferência de *P. Elliottii* por áreas de savana conservadas ou áreas florestais degradadas, como exemplo a floresta estacional semidecidual.

Para plantas, a distância de corpos hídricos está diretamente relacionada com a disponibilidade de umidade no solo (Gregory, Swanson, McKee, & Cummins, 1991). Zonas ripárias podem, portanto, funcionar como corredores para a dispersão de algumas espécies (Johansson, Nilsson, & Nilsson, 1996) e, quando associadas à vegetação natural, podem propiciar condições microclimáticas diferenciadas (Larue, Bélanger, & Huot, 1995). Como hipotetizamos e já demonstrado em relação ao atributo índice de aridez, a distância de corpos hídricos parece ser mais importante para *P. elliotii* e de menor relevância para *M. maximus*.

Outra variável de distância, a distância de rodovias, aparece associada à distribuição de *P. elliotii* e *M. maximus*, não apresentando correlação para *S. parahyba*. Rodovias estão intimamente relacionadas com a frequência de distúrbios (Fyumagwa et al., 2013; Parendes & Jones, 2000) e com a dispersão de espécies exóticas formando corredores que interligam áreas anteriormente não conectadas (Menuz & Kettenring, 2012; Suárez-Esteban, Delibes, & Fedriani, 2013; Veldman & Putz, 2010). Portanto, estes resultados são lógicos e esperados em se tratando de espécies invasoras, segundo nossas análises referentes à coleta dos pontos de ocorrência, tanto *P. elliotii* quanto *M. maximus* aparecem frequentemente associados a rodovias ou margem de rodovias (respectivamente 24,13% e 43,5% do total de pontos). Por outro lado, *S. parahyba* invade fragmentos florestais, que raramente estão localizados juntos às rodovias.

5. Conclusões

A abordagem multi-hierárquica proporciona um ponto de partida para se estimar a complexidade extrema dos ecossistemas naturais com relação à distribuição geográfica e preferência ambiental de espécies não nativas. Permite identificar escalas apropriadas para análise de diferentes fatores ambientais e validar a dependência entre as escalas. Em qualquer escala, porém, a predição da distribuição de espécies vegetais é dependente principalmente da qualidade e da resolução espacial dos dados ambientais (Thuiller et al., 2005).

Para a modelagem de distribuição de espécies não nativas, a abordagem multi-hierárquica mostra-se como uma ferramenta preditiva importante e possibilita esclarecer os mecanismos que determinam a invasibilidade dos habitats e a invasividade das espécies. De forma exploratória, como ferramenta de pesquisa, esta abordagem pode ser aplicada desde a escala continental à micro-escala, para uma espécie ou para um conjunto de espécies, identificando quais são os fatores que de fato estruturam a distribuição das espécies em cada escala. Para *M. maximus* por exemplo, os modelos de meso indicam que a espécie pode ocorrer em qualquer fisionomia, mas sabemos que *M. maximus* não é capaz de se estabelecer no interior de fragmentos florestais conservados. Esta limitação só deve ser capturada em modelos com resolução mais fina e por meio de variáveis que possam refletir o estado de conservação do fragmento. Na prática, esta abordagem deve ajudar pesquisadores, tomadores de decisão e práticos de manejo para prevenir futuras invasões em áreas potenciais e, em escalas mais finas, fornece informações que podem até mesmo permitir o manejo de invasões estabelecidas. Relacionando um número maior de espécies é possível identificar fatores ambientais comuns que estimulam ou inibem o processo de invasão, como o índice de aridez, que se mostrou extremamente importante como limitador da distribuição das espécies em escala regional.

6. Referências Bibliográficas

- Abreu, R. C. R. De, Santos, F. F. D. M., & Durigan, G. (2013). Changes in plant community of Seasonally Semideciduous Forest after invasion by *Schizolobium parahyba* at southeastern Brazil. *Acta Oecologica*, 54, 57–64. doi:10.1016/j.actao.2013.03.013
- Austin, M. (2002). Spatial prediction of species distribution: an interface between ecological theory and statistical modelling. *Ecological Modelling*, 157(2-3), 101–118. doi:10.1016/S0304-3800(02)00205-3
- Baret, F., Clevers, J. G. P. W., & Steven, M. D. (1995). The robustness of canopy gap fraction estimates from red and near-infrared reflectances: A comparison of approaches. *Remote Sensing of Environment*, 54(2), 141–151. doi:10.1016/0034-4257(95)00136-O
- Bartuszevige, A. M., Gorchov, D. L., & Raab, L. (2006). The relative importance of landscape and community features in the invasion of an exotic shrub in a fragmented landscape. *Ecography*, 29(2), 213–222. doi:10.1111/j.2006.0906-7590.04359.x
- Barve, N., Barve, V., Jiménez-Valverde, A., Lira-Noriega, A., Maher, S. P., Peterson, a. T., ... Villalobos, F. (2011). The crucial role of the accessible area in ecological niche modeling and species distribution modeling. *Ecological Modelling*, 222(11), 1810–1819. doi:10.1016/j.ecolmodel.2011.02.011
- Bellard, C., Bertelsmeier, C., Leadley, P., Thuiller, W., & Courchamp, F. (2012). Impacts of climate change on the future of biodiversity. *Ecology Letters*, 15(4), 365–377. doi:10.1111/j.1461-0248.2011.01736.x
- Beniston, M., Diaz, H. F., & Bradley, R. S. (1997). Climatic change at high elevation sites: an overview. *Climatic Change*, 36, 233–251. doi:10.3406/rga.2005.2342
- Berry, P. M., Dawson, T. P., Harrison, P. a., Pearson, R. G., & Butt, N. (2003). The sensitivity and vulnerability of terrestrial habitats and species in Britain and Ireland to climate change. *Journal for Nature Conservation*, 23, 15–23. doi:10.1078/1617-1381-00030
- Broccoli, A. J., & Manabe, S. (1987). The influence of continental ice, atmospheric CO₂, and land albedo on the climate of the last glacial maximum. *Climate Dynamics*, 1, 87–99.
- Chapin, F. S., Zavaleta, E. S., Eviner, V. T., Naylor, R. L., Vitousek, P. M., Reynolds, H. L., ... Díaz, S. (2000). Consequences of changing biodiversity. *Nature*, 405(6783), 234–242. doi:10.1038/35012241
- Chaplot, V., & Le Bissonnais, Y. (2000). Field measurements of interrill erosion under –different slopes and plot sizes. *Earth Surface Processes and Landforms*, 25(2), 145–153. doi:10.1002/(sici)1096-9837(200002)25:2<145::aid-esp51>3.0.co;2-3

- Collingham, Y. C., Wadsworth, R. a., Huntley, B., & Hulme, P. E. (2000). Predicting the spatial distribution of non-indigenous riparian weeds: Issues of spatial scale and extent. *Journal of Applied Ecology*, 37(SUPPL. 1), 13–27. doi:10.1046/j.1365-2664.2000.00556.x
- Crawley, M. J., Crawley, M. J., Harral, J. E., & Harral, J. E. (2001). Scale dependence in plant biodiversity. *Science (New York, N.Y.)*, 291(5505), 864–8. doi:10.1126/science.291.5505.864
- Davis, A. J., Jenkinson, L. S., Lawton, J. H., Shorrocks, B., & Wood, S. (1998). Making mistakes when predicting shifts in species range in response to global warming. *Nature*, 391(6669), 783–786. doi:10.1038/35842
- Diez, J. M., & Pulliam, H. R. (2007). Hierarchical analysis of species distributions and abundance across environmental gradients. *Ecology*, 88(12), 3144–3152. doi:10.1890/07-0047.1
- Elith, J., Phillips, S. J., Hastie, T., Dudík, M., Chee, Y. E., & Yates, C. J. (2011). A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Diversity and Distributions*, 17(1), 43–57. doi:10.1111/j.1472-4642.2010.00725.x
- ESRI 2011. ArcGIS Desktop: Release 10. Redlands, CA: Environmental Systems Research Institute.
- Ferguson, S. H., & Messier, F. (1996). Ecological Implications of a Latitudinal Gradient of Inter-Annual Climate Variability: A Test Using Fractal and Chaos Theories. *Ecography*, 19(1986), 382–392.
- Ficetola, G. F., Thuiller, W., & Miaud, C. (2007). Prediction and validation of the potential global distribution of a problematic alien invasive species - the American bullfrog. *Diversity and Distributions*, 13(4), 476–485. doi:10.1111/j.1472-4642.2007.00377.x
- Foxcroft, Llewellyn C., et al. "Invasive alien plants in protected areas: Threats, opportunities, and the way forward." *Plant Invasions in Protected Areas*. Springer Netherlands, 2013. 621-639.
- Franklin, J. (1995). Predictive vegetation mapping geographic modelling of biospatial patterns in relation to environmental gradients.pdf. *Progress in Physical Geography*, 19(4), 474–499.
- Fyumagwa, R., Gereta, E., Hassan, S., Kideghesho, J. R., Kohi, E. M., & Keyyu, J. (2013). Roads as a Threat to the Serengeti Ecosystem, 00(0), 1–4. doi:10.1111/cobi.12116
- Gallien, L., Münkemüller, T., Albert, C. H., Boulangeat, I., & Thuiller, W. (2010). Predicting potential distributions of invasive species: where to go from here? *Diversity and Distributions*, 16(3), 331–342. doi:10.1111/j.1472-4642.2010.00652.x
- Gregory, S. V., Swanson, F. J., McKee, W. A., & Cummins, K. W. (1991). An Ecosystem Perspective of Riparian Zones. *BioScience*. doi:10.2307/1311607
- Guisan, A., & Zimmermann, N. E. (2000). Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling*, 135, 147–186. doi:10.1016/S0304-3800(00)00354-9

- Huete, a., Didan, K., Miura, T., Rodriguez, E. P., Gao, X., & Ferreira, L. G. (2002). Overview of the radiometric and biophysical performance of the MODIS vegetation indices. *Remote Sensing of Environment*, 83(1-2), 195–213. doi:10.1016/S0034-4257(02)00096-2
- Janeau, J. L., Bricquet, J. P., Planchon, O., & Valentin, C. (2003). Soil crusting and infiltration on steep slopes in northern Thailand. *European Journal of Soil Science*, 54(3), 543–553. doi:10.1046/j.1365-2389.2003.00494.x
- Johansson, M. E., Nilsson, C., & Nilsson, E. (1996). Do Rivers Function as Corridors for Plant Dispersal? *Journal of Vegetation Science*. doi:10.2307/3236309
- Larue, P., Bélanger, L., & Huot, J. (1995). Riparian edge effects on boreal balsam fir bird communities. *Canadian Journal of Forest Research*. doi:10.1139/x95-063
- Levin, S. A. (1992). The Problem of Pattern and Scale in Ecology: The Robert H. MacArthur Award Lecture. *Ecology*, 73(6), 1942–1967. doi:10.2307/1941447
- Levine, J. M., & D'Antonio, C. M. D. (2003). Forecasting biological invasions with increasing international trade. *Conservation Biology*, 17(1), 322–326. Recuperado de <Go to ISI>://000251764200038
- Mack, R. N., Simberloff, D., Lonsdale, W. M., Evans, H., Clout, M., & Bazzaz, F. A. (2000). Biotic Invasions : Causes , Epidemiology , Global Consequences , and Control. *Ecological Applications*, 10(3), 689–710.
- McVicar, T. R., Van Niel, T. G., Roderick, M. L., Li, L. T., Mo, X. G., Zimmermann, N. E., & Schmatz, D. R. (2010). Observational evidence from two mountainous regions that near-surface wind speeds are declining more rapidly at higher elevations than lower elevations: 1960-2006. *Geophysical Research Letters*, 37(6), 1–6. doi:10.1029/2009GL042255
- Mendes, C.A.B.; Cirilo, J.A. (2001) - Geoprocessamento em recursos hídricos: princípios, integração e aplicação. Porto Alegre: ABRH, 2001. 535p.
- Menuz, D. R., & Kettenring, K. M. (2012). The importance of roads, nutrients, and climate for invasive plant establishment in riparian areas in the northwestern United States. *Biological Invasions*, 15(7), 1601–1612. doi:10.1007/s10530-012-0395-6
- Milbau, A., Stout, J. C., Graae, B. J., & Nijs, I. (2009). A hierarchical framework for integrating invasibility experiments incorporating different factors and spatial scales. *Biological Invasions*, 11(4), 941–950. doi:10.1007/s10530-008-9306-2
- Parendes, L. a., & Jones, J. a. (2000). Role of Light Availability and Dispersal in Exotic Plant Invasion along Roads and Streams in the H. J. Andrews Experimental Forest, Oregon. *Conservation Biology*, 14(1), 64–75. doi:10.1046/j.1523-1739.2000.99089.x
- Pearson, R. G., & Dawson, T. P. (2003). Predicting the impacts of climate change on the distribution of species : are bioclimate envelope models useful ? *Ecology*, 361– 371.

- Pearson, R. G., Dawson, T. P., & Liu, C. (2004). Modelling species distribution in Britain: a hierarchical integration of climate and land cover. *Ecography*, 27(December 2003), 285–298.
- Peterson, A. T., & Vieglais, D. A. (2001). Predicting Species Invasions Using Ecological Niche Modeling : New Approaches from Bioinformatics Attack a Pressing Problem. *BioScience*, 51(5), 363–372.
- Peterson, A. T., Papes, M., & Eaton, M. (2007). Transferability and model evaluation in ecological niche modeling : a comparison of GARP and Maxent. *Ecography*, 30, 550–560. doi:10.1111/j.2007.0906-7590.05102.x
- Peterson, A. T., Papes, M., & Soberón, J. (2008). Rethinking receiver operating characteristic analysis applications in ecological niche modeling. *Ecological Model*, 213, 63–72. doi:10.1016/j.ecolmodel.2007.11.008
- Phillips, S. J., & Dudík, M. (2008). Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography*, 31, 161–175.
- Phillips, S. J., Anderson, R. P., & Schapire, R. E. (2006). Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190(3-4), 231–259. doi:10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026
- Pimentel, D. (2001). Economic and environmental threats of alien plant, animal, and microbe invasions. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 84(1), 1–20. doi:10.1016/S0167-8809(00)00178-X
- Poorter, L., & Hayashida-Oliver, Y. (2000). Effects of seasonal drought on gap and understorey seedlings in a Bolivian moist forest. *Journal of Tropical Ecology*, 16(4), 481–498. doi:10.1017/S026646740000153X
- Rejmánek, M. (2005). Invasive plants: what we know and what we want to know. *American Journal of Botany*, 92(6), 901–902. doi:10.3732/ajb.92.6.901
- Richardson, D. M., Ek, P. P. Y. S., Rejmánek, M., Barbour, M. G., Panetta, F. D., & West, C. J. (2000). Naturalization and invasion of alien plants : concepts and definitions. *Diversity & distributions*, 6, 93–107.
- Soberón, J., & Peterson, a T. (2005). Interpretation of Models of Fundamental Ecological Niches and Species ' Distributional Areas. *Biodiversity Informatics*, 2, 1–10. doi:10.1093/wber/lhm022
- Stephenson, N. L. (1990, maio). Climatic Control of Vegetation Distribution: The Role of the Water Balance. *The American Naturalist*. doi:10.1086/285067
- Suárez-Esteban, A., Delibes, M., & Fedriani, J. M. (2013). Barriers or corridors? The overlooked role of unpaved roads in endozoochorous seed dispersal. *Journal of Applied Ecology*, 50(3), 767–774. doi:10.1111/1365-2664.12080

- Thuiller, W., Richardson, D. M., Pysek, P., Midgley, G. F., Hughes, G. O., & Rouget, M. (2005). Niche-based modelling as a tool for predicting the risk of alien plant invasions at a global scale. *Global Change Biology*, (April), 2234–2250. doi:10.1111/j.1365-2486.2005.01018.x
- Tsybmal, A., Cunningham, P., & Pechenizkiy, M. (2005). Sequential genetic search for ensemble feature selection. In *IJCAI International Joint Conference on Artificial Intelligence*.
- Turchetto-Zolet, A. C., Cruz, F., Vendramin, G. G., Simon, M. F., Salgueiro, F., Margis-Pinheiro, M., & Margis, R. (2012). Large-scale phylogeography of the disjunct Neotropical tree species *Schizolobium parahyba* (Fabaceae-Caesalpinioideae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 65(1), 174–182. doi:10.1016/j.ympev.2012.06.012
- Turner, M.G., Gardner, R.H. & O'Neill, R.V. (2001) *Landscape Ecology: in Theory and Practice*. Springer-Verlag, New York.
- Veldman, J. W., & Putz, F. E. (2010). Long-distance Dispersal of Invasive Grasses by Logging Vehicles in a Tropical Dry Forest. *Biotropica*, 42(6), 697–703. doi:10.1111/j.1744-7429.2010.00647.x
- Vicente-Serrano, S. M., Cuadrat-Prats, J. M., & Romo, a. (2006). Aridity influence on vegetation patterns in the middle Ebro Valley (Spain): Evaluation by means of AVHRR images and climate interpolation techniques. *Journal of Arid Environments*, 66(2), 353–375. doi:10.1016/j.jaridenv.2005.10.021
- Wan, Z., Zhang, Y., Zhang, Q., & Li, Z.-L. (2004). Quality assessment and validation of the MODIS global land surface temperature. *International Journal of Remote Sensing*, 25(1), 261–274. doi:10.1080/0143116031000116417
- Whittaker, R. J., Willis, K. J., & Field, R. (2001). Scale and species richness : towards a general , hierarchical theory of species diversity, 453–470.
- Willis, K. J., & Whittaker, R. J. (2002). Ecology. Species diversity--scale matters. *Science* (New York, N.Y.), 295(5558), 1245–8. doi:10.1126/science.1067335
- Wipf, S., Stoeckli, V., & Bebi, P. (2009). Winter climate change in alpine tundra: Plant responses to changes in snow depth and snowmelt timing. *Climatic Change*, 94(1-2), 105–121. doi:10.1007/s10584-009-9546-x

1. Conclusões Gerais

1.1. Sobre invasões no estado de São Paulo

Em um país com dimensões continentais como o Brasil, de políticas e recursos limitados para a conservação e a compreensão de seus ecossistemas, avaliar a diversidade e os impactos causados por espécies exóticas permanece um grande desafio. Apresentamos resultados e desenvolvemos uma metodologia para prever a ocorrência de espécies vegetais invasoras em diferentes escalas e acreditamos que este é um pequeno passo rumo à melhor compreensão do status e do processo de invasão, que pode ser replicado para outras regiões ou outros estados do país.

Existe o receio de que o panorama de invasões biológicas no Brasil se torne tão dramático quanto em outros países do hemisfério Sul, como África do Sul e a Nova Zelândia. Com o conhecimento atual sobre o panorama de invasões, este receio continua a nos assombrar, sem uma resposta definida. Com base nos resultados deste estudo e nas observações em campo durante a coleta de dados concluímos que, de forma geral e considerando o conjunto de espécies de plantas invasoras avaliado, se bem conservados e protegidos, a probabilidade de invasão é muito reduzida para todos os tipos de vegetação. Os pontos de invasão registrados no interior de fragmentos de unidades de conservação, em sua maioria, estão quase sempre relacionados a eventos históricos de distúrbios, naturais ou decorrentes da presença humana em período anterior à criação das unidades de conservação, como consta dos relatos em nosso diário de campo para diversas unidades como o Parque Estadual da Cantareira, no Parque Estadual de Campos do Jordão, no Parque Estadual de Juquery, Núcleo Santa Virginia do Parque estadual da Serra do Mar.

No entanto, é preciso ressaltar que outras espécies, entre não nativas e espécies problema, não incluídas no conjunto avaliado, podem modificar as previsões de resistência ecológica obtidas neste estudo. Espécies como açai *Euterpe oleracea* Mart., jaqueira *Artocarpus integrifolia* L.f., pau-incenso *Pittosporum undulatum* Vent., uva japonesa *Hovenia dulcis* Thunberg e palmeira leque *Livistona chinensis* R.Brown são consideradas invasoras em ecossistemas florestais e algumas dessas espécies são encontradas mesmo no interior de fragmentos conservados, que, neste estudo, apresentaram alta resistência ecológica.

Outras espécies são consideradas problemáticas de forma mais isolada pelos gestores de algumas unidades de conservação. No parque estadual da Serra do Mar, por exemplo, a banana flor – *Musa rosacea* Jacq. e a samambaia em forma de asas de anjo *Dicranopteris linearis* (Burm.) Underw foram relatadas como alvo de preocupação recente por seus gestores. No parque estadual de Furnas do Bom Jesus, a gramínea africana mais problemática foi o capim napier - *Pennisetum purpureum*, Schum, dominando áreas extensas e deslocando os núcleos invasão pela braquiária *Uruchloa decumbens* e pelo lírio do brejo *Hedychium coronarium*.

1.2. Implicações práticas para conservação e prevenção de invasões

Nas decisões de manejo deve ser adotada como premissa a recomendação de Collautti e MacIsaac (2004) de que invasões biológicas sejam tratadas como questões biogeográficas e não taxonômicas. Ou seja, listas de espécies invasoras para países inteiros ou regiões amplas compreendendo diferentes tipos de vegetação e condições ambientais são questionáveis dado a influência das características ambientais, configurações de paisagem e eventos estocásticos no sucesso de invasões. Em invasões biológicas, o estado de conservação da vegetação e sua configuração na

paisagem são atributos condicionais tão importantes quanto o próprio conjunto de espécies invasoras em si. Nossos dados refletem como a resistência ecológica dos ecossistemas é dinâmica e dependente do estado de conservação e da localização do terreno na paisagem. Em casos como grande parte das unidades de conservação do estado de São Paulo, onde os ecossistemas são pulverizados em pequenos fragmentos, isolados e imersos em matrizes antrópicas, a resistência ecológica pode ser tão baixa que qualquer espécie considerada invasora terá alta probabilidade de se estabelecer, pelo menos nas bordas da vegetação nativa. Os distúrbios e a pressão de propágulos podem eliminar quase que por completo a resistência ecológica, tornando os tipos de vegetação extremamente vulneráveis à invasão.

Contudo, o conjunto e a classificação de risco de espécies invasoras são importantes no contexto de prevenção de invasões biológicas. Do ponto de vista de gestores e tomadores de decisão, uma pergunta relevante seria: Para quais espécies devemos direcionar nossas atenções? A resposta para esta questão exige uma clara distinção entre as categorias dentro do espectro de invasão: presente, estabelecida ou invasora, que, pelo menos no Brasil, ainda apresenta muitas incongruências e falta de consenso. Do conjunto de espécies analisadas neste estudo, somente a espécie nativa *Schizolobium parahyba* é classificada, na análise de risco realizada pelo Instituto Horus, como oferecendo risco moderado de invasão. Todas as demais são classificadas como de risco alto ou muito alto. No entanto, algumas das espécies apontadas como invasoras neste estudo não apresentaram características que justifiquem sua categorização como de alto risco. Análises de risco servem, usualmente, para evitar a introdução de espécies exóticas que possam vir a se tornar invasoras. Este estudo mostra que a validade da análise de risco para diagnosticar ou prever o impacto real de espécies exóticas invasoras é discutível, pois seus impactos reais são muito diferentes dependendo do ecossistema e das condições em que se encontra a população.

Determinar um conjunto de espécies em uma lista comum de espécies invasoras ou problemáticas sem considerar a capacidade de invasão e como a espécie se comporta entre os diferentes tipos de vegetação pode vir a ser um procedimento inadequado, já que pode direcionar a atenção dos gestores e tomadores de decisão para espécies que não apresentam ameaça real para aquela determinada unidade de conservação. De forma geral, com base na extensa campanha de registros de ocorrência de espécies exóticas realizada neste estudo, espécies como *Leucaena leucocephala*, que só foram encontradas em áreas antropizadas e em borda de fragmentos, *Calotropis procera*, com região de ocorrência limitada na porção noroeste do estado e *Psidium guajava*, que é encontrada quase sempre como indivíduos isolados, não devem ser classificadas como de alto risco de invasão em nenhum dos tipos de vegetação e o manejo e controle dessas espécies deveria ser secundário entre ações para conservação.

No caso de espécies que representam ameaça real ou potencial, outras questões podem ser relevantes para gestores e tomadores de decisão como: 1) Quais são as áreas suscetíveis à invasão pela espécie? e 2) Quais dessas áreas devem ser prioritárias para o controle e monitoramento? Os modelos de nicho ecológico são ferramentas que podem responder adequadamente a estas questões, ao identificar áreas suscetíveis à invasão e as rotas prováveis das espécies invasoras após sua introdução. A identificação de áreas com alta probabilidade de invasão e de fontes de propágulos constituem passos fundamentais dentro da análise de risco potencial de invasão de uma área alvo em múltiplas escalas.

Os modelos de nicho podem contribuir também para o planejamento de ações de manejo e erradicação de espécies invasoras. Se o objetivo for a erradicação/controle de uma espécie invasora alvo em toda uma região ou unidade de conservação, os modelos de nicho podem apontar regiões onde os esforços e a busca pela espécie devem ser concentrados, evitando o desperdício de recursos humanos, financeiros e de tempo durante o processo de identificação, manejo, erradicação ou controle. Também é possível determinar o tamanho ou a proporção das áreas de interesse que são suscetíveis à invasão. Determinar a extensão da invasão é essencial para o manejo, uma vez que a erradicação de uma espécie invasora é considerada viável somente para pequenas extensões. Adicionalmente, os modelos de nicho podem identificar as fontes de propágulos e os caminhos preferenciais potenciais na vizinhança da área alvo de erradicação, considerando que eliminar a fonte de propágulos também é fundamental para garantir que não haja risco de reinfestação.

A previsão da ocorrência de espécies por meio da análise multi-hierárquica, para que seja uma ferramenta ainda mais robusta no campo das invasões biológicas, deveria ser aplicada para escalas espaciais ainda mais finas. Alguns padrões observados durante as coletas de campo, como os relacionados a distúrbios e características da paisagem ou do ambiente, só devem ser detectados em microescala. Estas análises devem levar em consideração a autocorrelação espacial entre os pontos amostrados, utilizar fatores ambientais locais, como tipo de solo e condições de drenagem, nível de distúrbio, presença de fatores de impacto, métricas de paisagem e utilizar pontos de presença e ausência das espécies ou até mesmo dados sobre o tamanho populacional como variável resposta. Estes modelos permitiriam distinguir de forma mais clara, dentro de regiões com características ambientais similares, o que as diferencia em termos de suscetibilidade à invasão. A análise em microescala também poderia responder a perguntas mais específicas sobre a ecologia, preferências de habitat e barreiras ambientais que atuam sobre a chegada, o estabelecimento e a proliferação de espécies não nativa.

1.3. Próximos passos

Investigamos os padrões de distribuição do conjunto de espécies em escala continental e regional para o estado de São Paulo e, deste modo, fomos capazes de identificar filtros e relações entre as variáveis ambientais que podem influenciar a distribuição das espécies nestas duas escalas. Em alguns casos, como para as gramíneas africanas *Urochloa decumbens* e *Melinis minutiflora*, os filtros ambientais não podem ser identificados em meso escala. Em micro escala é possível detalhar ainda mais as características que potencializam ou restringem o estabelecimento de uma espécie. Na escala de unidades de conservação ou de regiões que incluem pequenas cidades ou até mesmo um pequeno conjunto de fragmentos, os modelos de micro escala devem ser capazes de explorar melhor as variáveis, características e configurações locais que estejam mais relacionadas com o estabelecimento do que com os limites ambientais. Em outras palavras, estes modelos devem ser capazes de indicar, dentro dos extremos dos limites de uma variável, quais seriam as regiões dentro deste intervalo de preferência ambiental para as espécies e quais seriam os habitats suscetíveis mas pouco utilizados.

Para tanto, os modelos de micro escala devem considerar a autocorrelação espacial (por conta das características de agrupamento e dispersão das espécies invasoras) e como variável resposta o tamanho populacional das espécies. Outros atributos adicionais também podem ser coletados em alguns pontos de ocorrência e ausência para complementar as variáveis locais que foram amostradas durante o procedimento de coleta. Em micro escala, os modelos também podem ser

gerados considerando de forma separada pontos coletados em fragmentos conservados e em áreas antropizadas e, desta forma, explorar quais as porções do nicho são ocupadas pela espécie nestas duas condições.

Apêndice

Apresentamos a seguir o resumo dos resultados da metodologia multi-hierárquica aplicada no capítulo 4 para todo o conjunto de espécies selecionado. Para cada espécie, disponibilizamos os mapas resultantes das abordagens em macro escala (escala global) e meso escala (escala regional), bem como os limites de temperatura e precipitação médios para todo o mundo e para o estado de São Paulo, com base nos modelos de escala global. Disponibilizamos ainda uma tabela indicando a importância de cada variável com base em um procedimento de Jackknife dos modelos de meso escala e a relação destas variáveis com a suscetibilidade de cada área à ocorrência de cada espécie. Nesta tabela, categorizamos a relação entre a suscetibilidade e as variáveis de meso escala em: Inverso II (acentuada correlação inversa), Inverso I (correlação inversa), Neutro (sem correlação), Direto I (correlação direta), Direto II (acentuada correlação direta) e Limitada (quando os valores de suscetibilidade ficam limitados em um intervalo).

Megathyrsus maximus

MACRO

MESO

	Inverso II	Inverso I	Neutro	Direta I	Direta II	Limitado	Importância
Aridez				X			10.3
CTI				X			6.4
Evi Médio						X	9.4
Evi Mínimo				X			13.5
Dist. Hídrico			X				3.1
LST Mínimo			X				5.5
LST Médio					X		14.8
Pot. Evap.					X		13.7
Dist. Estradas	X						8.2
Decliv.			X				6.3
SRTM		X					8.9

Schizolobium parahyba

MACRO

MESO

	Inverso II	Inverso I	Neutro	Direta I	Direta II	Limitado	Importância
Aridez	X						15.4
CTI		X					2.3
Evi Médio						X	2.7
Evi Mínimo					X		6.6
Dist. Hídrico			X				2
LST Mediana	X						7.9
PET				X			10.4
Dist. Estradas			X				17.5
Decliv.				X			12
SRTM	X						23.3

Pinus elliottii

MACRO

Temperatura

Precipitação

MESO

	Inverso II	Inverso I	Neutro	Direta I	Direta II	Limitado	Importância
Aridez						X	9.9
Aspecto			X				6.2
Evi Médio	X						14.1
Evi Mínimo					X		6.7
Dist. Hídrico	X						4.5
LST Médio	X						29.8
LST Amplitude						X	6.8
PET						X	6.6
Dist. Estradas	X						3
Decliv.		X					7.8
SRTM			X				4.7

Hedychium coronarium

MACRO

MESO

	Inverso II	Inverso I	Neutro	Direta I	Direta II	Limitado	Importância
Aridez					X		17
PET				X			15.8
Evi Médio					X		5.1
Evi Mínimo						X	11.7
Dist. Hídrico	X						6.8
LST Médio		X					9.8
CTI					X		9
Dist. Estradas	X						3.6
Decliv.		X					8.3
SRTM						X	7.5

Psidium guajava

MACRO

MESO

	Inverso II	Inverso I	Neutro	Direta I	Direta II	Limitado	Importância
Aridez		X					16.3
CTI			X				8.5
Evi Médio			X				12.8
Evi Mínimo					X		6.4
Dist. Hídrico	X						4.7
Aspecto			X				16.3
LST Mediana		X					8.6
PET		X					19.4
SRTM	X						6.9

Leucaena leucocephala

MACRO

MESO

	Inverso II	Inverso I	Neutro	Direta I	Direta II	Limitado	Importância
Aridez			X				15.6
Aspecto						X	7.4
Evi Médio		X					13.9
Evi Mínimo				X			8.7
Dist. Hídrico		X					1.7
LST Médio					X		30.2
PET			X				10.6
Dist. Estradas				X			5.6
Decliv.					X		6.2

Urochloa decumbens

MACRO

MESO

	Inverso II	Inverso I	Neutro	Direta I	Direta II	Limitado	Importância
Aridez				X			8.4
Aspecto			X				7.2
Evi Médio						X	14.5
Evi Mínimo						X	10.1
Dist. Hídrico				X			3.5
CTI						X	13.4
LST Médio				X			11.9
PET					X		15.8
Dist. Estradas		X					6.1
SRTM		X					9.1

Pteridium arachnoideum

MACRO

MESO

	Inverso II	Inverso I	Neutro	Direta I	Direta II	Limitado	Importância
Aridez			X				7.1
Aspecto			X				6.5
Evi Médio		X					7.6
Evi Mínimo						X	8.3
Dist. Hídrico				X			4.5
CTI				X			8.5
LST Médio	X						27.2
PET					X		12.9
Declividade			X				4.9
SRTM					X		12.4

Melinis minutiflora

MACRO

MESO

	Inverso II	Inverso I	Neutro	Direta I	Direta II	Limitado	Importância
Aridez					X		6
CTI			X				7.2
Evi Médio		X					6.9
Evi Mínimo				X			9.1
Dist. Hídrico				X			2.7
LST Médio		X					29.5
PET					X		10.8
Dist. Estradas				X			4.4
Decliv.			X				2.9
SRTM					X		12.7

Calotropis procera

MACRO

MESO

	Inverso II	Inverso I	Neutro	Direta I	Direta II	Limitado	Importância
Aridez	X						17.3
CTI			X				1
Evi Médio					X		8.2
Evi Mínimo						X	4
Dist. Hídrico		X					0.6
LST Médio					X		54
PET			X				2
Aspecto			X				2.6
SRTM		X					10.3